

Ю.А. Коряк

Изменение сократительных свойств трехглавой мышцы голени и электромеханической задержки под влиянием 120-суточной моделируемой микрогравитации с использованием физической тренировки

Исследовали влияние продолжительного (120 сут) постельного режима в антиортостатическом положении (наклон головы -5°) с применением физической тренировки (ФТ) на сократительные свойства и жесткость мышечно-сухожильного комплекса (МСК) трехглавой мышцы голени (ТМГ) у группы молодых женщин ($n = 4$; 28 лет). ФТ выполнялась 6 дней в неделю на протяжении 14 нед. Продолжительность ФТ составляла 60 мин/день, а за две недели до подъема с постельного режима ФТ выполнялась 2 раза в день по 30–40 мин. Сократительные свойства ТМГ оценивали по максимальной произвольной силе (МПС), силы одиночного сокращения ТМГ в ответ на одиночный супрамаксимальный стимул, приложенный к п. tibialis в области подколенной ямки (Рос), максимальной силы (Ро; частота 150 имп/с), по времени одиночного сокращения (ВОС), времени полурасслабления (1/2 ПР) и общему времени сокращения (ОВС). По дельте между МПС и Ро определяли величину силового дефицита (Рд). Скоростно-силовые свойства ТМГ оценивали по относительным показателям развития «взрывного» произвольного и вызванного (непроизвольного) сокращения в ответ на тетаническое ритмическое раздражение п. tibialis частотой 150 имп/с. Жесткость МСК определялась по величине электромеханической задержки (ЭМЗ) при выполнении произвольного «взрывного» сокращения. Использовался специальный таймер, позволяющий синхронно с предъявлением светового сигнала выполнять сокращение мышцы. По механограмме определяли общее время реакции (ОВР), пре-моторное время (ПМВ) и электромеханическую задержку (ЭМЗ). После экспериментальных воздействий с применением ФТ ВОС, время 1/2 ПР и ОВС ТМГ снизились на 4, 17 и 19 % соответственно относительно контрольных показателей. МПС, Рос и Ро уменьшились в среднем на 3 ($P > 0,05$), 14 и 9 % соответственно. Значение Рд уменьшилось на 10 % ($P < 0,05$). Скорость нарастания электрически вызванного тетанического сокращения существенно не изменялась, но скорость развития произвольного изометрического сокращения увеличилась. ЭМЗ после экспериментальных воздействий в применении ФТ уменьшилась в среднем на 12,2 % ($P < 0,05$), ПМВ и ОВР – на 5,3 и 7,3 % ($P < 0,01$) соответственно. Полученные результаты показывают, что данный комплекс физических упражнений, входящий в состав ФТ, ослабляет негативное влияние механической разгрузки, но объем нагрузки, как и интенсивность, по-видимому, недостаточен, чтобы полностью предотвратить изменения механических свойств мышечного аппарата, хотя и отмечается как нервная, так и мышечная адаптация в ответ на ФТ.

Ключевые слова: постельный режим, физическая тренировка, трехглавая мышцы голени, электромеханическая задержка, мышечно-сухожильная жесткость, сократительные свойства.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что разгрузка скелетно-мышечной системы, вызванная реальной или модели-

руемой микрогравитацией, сопровождается многочисленными неблагоприятными скелетно-мышечными изменениями и, в частности, атрофией мышц, снижением силы сокраще-

© Ю.А. Коряк

ния мышц как после относительно коротких (10–17 сут) [1, 3, 4, 33], так и продолжительных (больше 5 нед) периодов разгрузки [5, 4, 8, 20, 24]. Ухудшение скелетно-мышечной функции непосредственно не представляет опасности для здоровья или работоспособности человека во время кратковременных космических миссий, но после большой продолжительности могут появиться серьезные проблемы при возвращении на Землю, если не противодействовать негативным влияниям микрогравитации. Поэтому предупреждающие меры от развития полной адаптации человека к условиям микрогравитации с поддержанием эффективного функционирования всех его систем, фило- и онтогенетически приспособленных для жизни в условиях гравитационного поля Земли, чрезвычайно важны.

Потенциальным средством для поддержания массы и особенно функций мышц является физическая тренировка (ФТ) [21, 34]. Известно, что высокорезистивные упражнения являются эффективным средством для увеличения размера (или площади поперечного сечения) и силы сокращения мышц [2, 43]. Поэтому ФТ с резистивными упражнениями и с высокой интенсивностью могут успешно использоваться в условиях разгрузки, чтобы противостоять снижению сократительных функций мышц.

Для исследования активности мышц во время выполнения движения регистрируют электромиограмму (ЭМГ). Однако между моментом появления ЭМГ активности мышцы-агониста движения и началом проявления биомеханической силы или движения обнаруживается задержка времени – электромеханическая задержка (ЭМЗ). Сила мышцы регистрируется лишь тогда, когда сократительные ее элементы укорачиваются, растягивая серию эластических компонент (СЭК), участвующих в передаче силы к сухожилию и суставу [18, 19].

Существенные изменения обнаруживаются в показателях ЭМЗ при изменении уровня силы сокращения и, следовательно, в СЭК

[32, 35]. Это поддерживает точку зрения, что время, требуемое для растяжения СЭК, является первичным детерминантом ЭМЗ [35]. Кроме того, структуры СЭК, классически составленные из активной части (расположенной в миофибриллах) и пассивной части (главным образом представленной апоневрозом и сухожилием) [48], которые могут внести свой вклад в ЭМЗ.

ЭМЗ включает время, связанное с электрохимическим возбуждением мышцы, активацией поперечных мостиков и растяжением СЭК [35]. Преобладающий компонент ЭМЗ – это время, требуемое для растяжения эластических компонентов мышечно-суставной структуры [12] и, таким образом, является мерой изменения серии эластической жесткости. Известно, что жесткость мышечно-сухожильного комплекса (МСК) увеличивается после тренировки [10, 22, 23] и, следовательно, можно ожидать, что ЭМЗ у испытуемых, применявших ФТ в условиях разгрузки, будет короче по сравнению с обследованными, без ФТ [5].

Изменения в ЭМЗ приписаны, прежде всего, изменениям в жесткости СЭК мышцы. Жесткость мышцы описывается отношением между силой и длиной ее растяжения. Механически жесткая мышца передаст большие силы при очень небольшом растяжении СЭК и, наоборот, механически «послушная» (или «слабая») ткань требует, чтобы мышца намного больше сократилась, чтобы растянуть СЭК и произвести измеряемую силу. «Послушные» ткани требуют большего количества времени от активации до начала генерирования силы, т.е. их ЭМЗ более продолжительна и укорачивается, когда жесткость мышцы увеличена ее преднапряжением [35, 44]. Таким образом, ЭМЗ может быть критерием различия в жесткости МСК мышцы при различных ее условиях.

Разгрузка вызывает не только снижение массы и функций мышц, что, по-видимому, имеет клиническую важность, но изменяет и другие функционально важные структуры скелетно-мышечной системы, которые

изменяются под влиянием разгрузки и, в частности, в сухожилии, последовательно соединенном с мышцей. Известно, что сухожилие обеспечивает не только структурную связь между мышцей и костью, но выполняет также основную роль в передаче силы, развиваемой сократительными элементами мышцы к скелету. Таким образом, сухожилие способно изменять длину и, соответственно, сила сократительных элементов, включенных последовательно, зависит от степени изменения растяжимости, которой они подвергаются [38, 48]. Степень деформации сухожилия в ответ на сокращение мышцы зависит от механических свойств сухожилия [27, 20, 29], поскольку сухожилие не инертная структура и также как мышца обладает пластичностью к изменению уровня физиологической нагрузки. Механические свойства сухожилия могут быть адаптированы к изменению уровня нагрузки [10, 17, 37, 46, 47]. Так, увеличенная нагрузка сопровождается гипертрофией сухожилия [46, 47]. Таким образом, если разгрузка является причиной снижения МСЖ мышцы, то тогда крайне важно знать, может ли нагрузка (тренировочные упражнения) предотвратить потенциально отрицательный эффект разгрузки.

Цель настоящего исследования, во-первых, оценить эффективность ФТ на сократительные свойства ТМГ у группы молодых женщин для уменьшения негативных влияний механической разгрузки, вызванной продолжительным постельным режимом, и, во-вторых, количественно оценить степень изменения ЭМЗ у обследованных, находящихся продолжительное время на жестком постельном режиме с использованием ФТ.

МЕТОДИКА

Обследовали практически здоровых женщин-добровольцев ($n = 4$) в возрасте $28,0 \pm 1,1$ лет (диапазон 26–31), ростом $162,3 \text{ см} \pm 4,2$ см (диапазон 174–155) и массой тела $59,9 \text{ кг} \pm 2,3$ кг (диапазон 53–62,2). Все женщины

во время предварительного посещения лаборатории были информированы о целях и методах, подробно ознакомлены с процедурами исследования произвольных и электрически вызванных сокращений мышц. После этого каждая из них подписала информированное согласие на участие в эксперименте.

Отбор добровольцев базировался на анализе медицинской истории болезни, общего анализа крови, мочи, электрокардиограммы (в покое и при физической нагрузке), биохимического анализа крови, включая анализ глюкозы (натошак), содержание азота в моче-вине крови, креатинина, молочной кислоты, билирубина, мочевой кислоты и холестерина, а также оценки физического состояния при выполнении нагрузочного теста на велоэргометре, представляющий непрерывную ступенчато-возрастающую работу с частотой педалирования 60 об/мин и с начальной нагрузкой 50 Вт в течение 3 мин. Нагрузка последующих «ступеней» повышалась на 25 Вт и критерием прекращения работы было достижение субмаксимальных значений ЧСС. Все обследованные клинически были оценены как здоровые и находились в хорошем физическом состоянии, не употребляли медикаментозных средств во время исследования и были некурящими.

Все процедуры были выполнены в соответствии с Хельсинской Декларацией 1975 г. по правам человека на участие в эксперименте в качестве испытуемого и программа исследований была одобрена местной комиссией по биомедицинской этике при Институте медико-биологических проблем.

Постельный режим. В качестве воздействия, имитирующего длительное влияние фактора невесомости, использовали модель постельного режима в антиортостатическом положении (угол наклона головы – 5°). Длительность экспозиции составляла 120 сут.

Обследованные постоянно оставались в антиортостатическом положении, включая прием пищи и выделительные функции. Во время экспозиции на протяжении 24 ч

они постоянно находились под контролем медицинского персонала и дополнительно проводился мониторинг их поведения. Во время транспортировки, выполнении личной гигиены, включая прием пищи, женщины находились под медицинским наблюдением.

Физическая тренировка. Основным средством для тренировки была беговая дорожка в горизонтальном положении. Обследованные были обучены к выполнению физических упражнений динамического характера в положении лежа на спине с использованием специальной системы «притяга» к полотну беговой дорожки (степень «притяга» регулировалась в диапазоне от 0 до 70 кг). Добровольцы приступали к ФТ через 12–16 сут после экспозиции на постельный режим.

ФТ, используемая в длительных космических полетах на российской станции «МИР», включала разминку (ходьба на беговой дорожке в течение 5 мин), бег в медленном (2 мин), умеренном (2 мин) и максимальном темпе (1 мин). ФТ выполнялась на протяжении трех дней, а затем следовал день отдыха [6]. Длительность ФТ составляла 60 мин/сут в течение 6 дней в неделю на протяжении 14 нед. За 2 нед до окончания постельного режима обследованные перешли на двухразовые тренировки в день, продолжительностью каждая по 30–40 мин. Более того, учитывая анатомо-физиологические особенности женского организма, общая нагрузка ФТ была снижена и составляла 70 % от нагрузки мужчин, а при использовании экспандеров, предназначенных для выполнения силовых упражнений, на 25–30 %.

Тестирующая процедура и измерения. Методы и установка для измерения произвольной и электрически вызванной (непроизвольной) силы сокращения отдельной мышцы у человека в условиях *in situ* подробно описаны ранее [3, 4].

Сократительные свойства ТМГ исследовали дважды – за 10–8 сут до начала эксперимента и на 2–3-и сутки после подъема с постельного режима и протокол испытания до

и после постельного режима был идентичен.

Силовые свойства. Сократительные свойства ТМГ оценивали по механическим показателям произвольного и электрически вызванного сокращения (одиночного, парного и тетанического).

Перед выполнением произвольного (при волевом усилии обследованной) сокращения всех женщин инструктировали, как реагировать на звуковой сигнал – «сократить максимально сильно». Им предоставлялось от 2 до 3 попыток максимальных сокращений. Наилучшая из 3 попыток принималась за показатель максимальной произвольной силы (МПС), а если 3-я попытка была наибольшей, то выполнялась 4-я, и если она была большей, то измерение повторяли пока не установится максимум. Интервал отдыха между каждой попыткой составлял не менее 1 мин.

Изометрические одиночные, парные и тетанические сокращения ТМГ вызывали электрическим раздражением *n. tibialis*, используя прямоугольные импульсы длительностью 1 мс супрамаксимальной силы и частотой 150 имп/с [4, 5] от универсального нейромышечного электростимулятора (тип «ЭСУ-1», СССР) через изолирующую приставку. Общая длительность тетанического раздражения составляла ~ 0,5 с.

Для стимуляции *n. tibialis* использовали монополярный электрод – активный электрод (катод) диаметром 1 см устанавливали под коленной ямкой (место наименьшего сопротивления), а пассивный (анод) размером 6 x 4 см – на нижней трети передней поверхности бедра. Большой электрод заземления (Ag-AgCl-пластина 7,5 x 6,5 см) устанавливали в проксимальной части голени между отводящими и раздражающими электродами. Положение стимулирующих электродов подбирали таким образом, чтобы при некоторой «минимальной» силе раздражения регистрировать (по ЭМГ залпу *m. soleus*) наибольший прямой ответ мышцы (М-ответ). В дальнейшем силу раздражения увеличивали в 1,5–2 раза (на 30–40 % больше «минимальной» силы, при

которой впервые достигается максимальный М-ответ), что позволяло использовать супра-максимальную силу раздражения n. tibialis.

Для регистрации М-ответа мышцы применяли поверхностные биполярные чашечные (диаметр 8 мм) Ag-AgCl-электроды с межэлектродным расстоянием 25 мм, которые устанавливали на брюшко m. soleus. Электроды располагали на уровне 6 см ниже головок m. gastrocnemius по средней линии m. soleus. Место постановки регистрирующих ЭМГ электродов тщательно обрабатывалось абразивной пастой и протиралось изопропиловым спиртом. Таким способом уменьшалось межэлектродное сопротивление, которое составляло менее чем 5 кΩ. Амплитуда М-ответа была измерена от пика до пика [39].

Амплитуда сокращения мышцы в ответ на одиночный электрический импульс, приложенный к n. tibialis, являлась показателем изометрической силы одиночного сокращения (P_{oc}), а при тетанической ритмической (частота 150 имп/с) стимуляции n. tibialis – показателем максимальной силы (P_o) сокращения ТМГ [3].

Для количественной оценки степени совершенства центрально-нервных (координационных) механизмов управления произвольным движением рассчитывали силовой дефицит (Рд), определяемый как дельта между P_o и МПС [3, 4].

При парном раздражении второй электрический импульс подавали с интервалом в 3, 4, 5, 10, 20 и 50 мс после первого и определяли максимальную амплитуду второго (суммированного) механического ответа ТМГ [3].

Скоростные свойства. По тендограмме изометрического одиночного сокращения ТМГ в ответ на одиночный электрический импульс, приложенный к n. tibialis, рассчитывали временные показатели развития P_{oc} [3, 4]. Рассчитывали: время от момента раздражения до пика P_{oc} (время одиночного сокращения – ВОС), время от пика до половины расслабления – 1/2 ПР и время от момента раздражения до полного расслабления (общее

время сокращения – ОВС). Точность измерений составляла 2 мс. Тетанический индекс (ТИ) определяли по отношению амплитуд P_{oc} / P_o [3].

Скоростно-силовые свойства. По тендограмме изометрического произвольного сокращения ТМГ, выполненного при условии «сократить максимально быстро и сильно», рассчитывали время нарастания мышечного сокращения до уровня 25, 50, 75 и 90 % от максимума [3, 4, 7]. Произвольное сокращение ТМГ в ответ на световой стимул принималось как «взрывное» баллистическое.

Аналогично по тендограмме электрически вызванного сокращения при стимуляции n. tibialis с частотой 150 имп/с [3, 4] определяли время его нарастания. Точность измерения составляла 2 мс.

Дополнительно в кривой сила–время изометрического произвольного сокращения рассчитывали максимальную скорость (dP_{oc}/dt) нарастания напряжения путем дифференцирования аналогового сигнала [3]. Так же рассчитывали максимальную скорость [dP_{oc}/dt] электрически вызванного сокращения.

Электромеханическая задержка. Обследованным на предъявляемый световой сигнал выполняли подошвенное сгибание стопой при условии «сократить как можно быстро и сильно» [5]. Сигналом к движению «взрывного» характера был световой диод (диаметр 7 мм, 1 Вт), помещенный на расстоянии 1 м перед ней, подаваемый от электронного блока. Длительность сигнала составляла 2,5 с и пауза между сигналами в случайном порядке составляла от 1,4 до 4,0 с.

В исследовании использовался специальный таймер, позволяющий синхронно с предъявлением светового сигнала к началу движения выполнять запись развития механического ответа ТМГ. По механограмме определяли общее время реакции (ОВР), рассчитываемое как временной интервал от предъявления светового стимула до начала развития силы сокращения. ОВР было представлено премоторным временем (ПМВ),

определяемым как временной интервал от предъявления светового стимула до начала изменений в электромиографической активности мышцы, и моторным временем (МВ, или электромеханическая задержка – ЭМЗ), определяемым как временной интервал от момента появления электрической активности мышцы-агониста движения до начала самого движения, т.е. момента развития сокращения [45].

Каждая женщина выполняла три попытки с интервалом отдыха между попытками не менее 1 мин и лучшая попытка использовалась для определения ОВР, ПМВ и ЭМЗ.

Статистика. При обработке полученных результатов исследования использовали общепринятые статистические методы. Весь анализ был выполнен, используя SuperANOVA и StatView статистического пакета. Физические характеристики испытуемых, различия между фоновыми (контрольными) показателями МПС, P_0 , Рд, ТИ, ВОС, 1/2 ПР, ОВС, dP/dt , ЭМЗ, ПМВ, ОВР и времени развития изометрического напряжения ТМГ и показателями, зарегистрированными после подъема с постельного режима, были проанализированы с использованием параметрического критерия t Стьюдента и значение $P < 0,05$ принимали как существенную. Изменения показателей мышечного сокращения до и после постельного режима при использовании парного электрического раздражения с разными межимпульсными интервалами были проанализированы с использованием двухфакторного анализа ANOVA. Данные представлены как средняя и стандартная ошибка средней ($M \pm m$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средние данные изменения силовых сократительных свойств ТМГ в результате длительной механической разгрузки, вызванной 120-суточным постельным режимом с использованием ФТ, представлены графически на рис. 1 (верхняя панель). Анализ полученных результатов показал незначительное

снижение силовых свойств мышцы. Так, изометрическая P_{oc} уменьшилась в среднем на 13,6 % ($10,3 \pm 1,8$ против $8,9 \text{ кг} \pm 0,7 \text{ кг}$; $P > 0,05$), еще меньше снизилась МПС – на 3,1 % ($35,9 \pm 5,7$ против $34,8 \text{ кг} \pm 2,6 \text{ кг}$; $P > 0,05$) и P_0 – на 9,4 % ($60,6 \pm 6,8$ против $54,9 \text{ кг} \pm 2,6 \text{ кг}$; $P > 0,02$). Рд – показатель степени совершенства центральнонервного произвольного управления мышечным аппаратом, уменьшился в среднем на 10,0 % ($40,2 \pm 8,2$ против $36,2 \text{ \%}$ 5,5 %; $P < 0,05$).

Динамика изменений изометрической силы сокращения ТМГ в зависимости от межимпульсного интервала при парной сти-

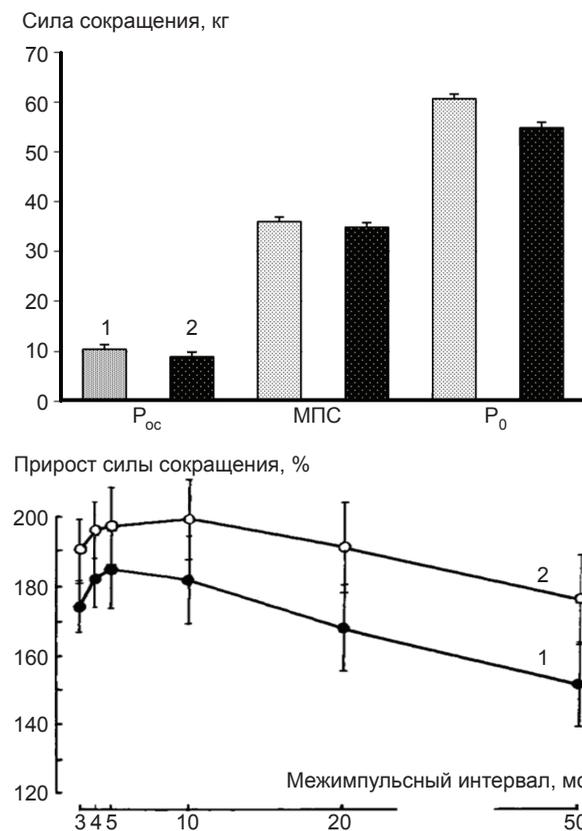


Рис. 1. Влияние 120-суточного постельного режима с применением физической тренировки на силу одиночного изометрического сокращения (P_{oc}), максимальную произвольную силу (МПС), электрически вызванное (или P_0) тетаническое сокращение трехглавой мышцы голени – ТМГ (верхняя панель) и на максимальную силу изометрических сокращений ТМГ при парном раздражении с разными межимпульсными интервалами (нижняя панель): 1 – до; 2 – после тренировки

муляции двигательного нерва, когда второй импульс наносился через 3, 4, 5, 10, 20, 50 мс после первого, графически представлена на рисунке 1 (нижняя панель). Как следует из анализа данных, сила сокращения ТМГ в ответ на второе раздражение при интервалах между импульсами 4–20 мс примерно одинакова, а уменьшение или увеличение межимпульсных интервалов сверх указанных сопровождается значительным ее снижением ($P < 0,05$), не изменяя общей тенденции развития напряжения мышцы. Одновременно изменялся характер расположения кривых при одном и том же межимпульсном интервале, относительный прирост силы сокращения после 120-суточной механической разгрузки был значительно больше по сравнению с контролем ($P < 0,001$).

Анализ временных показателей развития изометрического Рос ТМГ (обратная величина скорости сокращения) после 120-суточного постельного режима с применением ФТ показал, что временные параметры сокращения мышцы после разгрузки незначительно изменились (рис. 2). Так, ВОС уменьшилось в среднем на 3,5 % ($135,5 \text{ мс} \pm 11,7 \text{ мс}$ после $130,8 \text{ мс} \pm 6,0 \text{ мс}$), 1/2 ПР и ОВС – на 17,4 % ($101,5 \text{ мс} \pm 10,0 \text{ мс}$ после $94,0 \pm 10,2 \text{ мс}$; $P < 0,05$) и 19,3 %

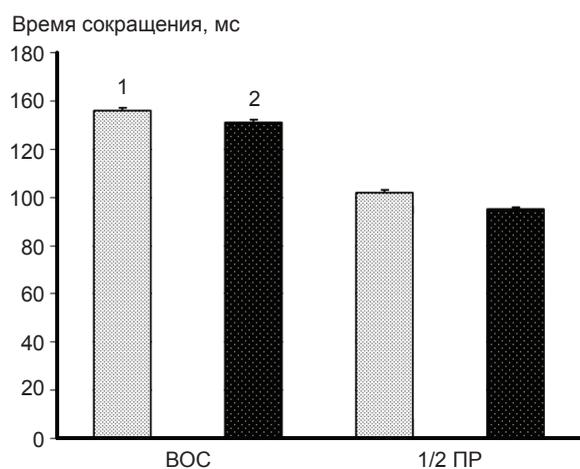


Рис. 2. Влияние постельного режима (120 сут) с применением физической тренировки на время одиночного сокращения (ВОС) и время полурасслабления (1/2 ПР) ТМГ: 1 – до; 2 – после тренировки

($546,8 \text{ мс} \pm 25,3 \text{ мс}$ после $441,3 \text{ мс} \pm 19,8 \text{ мс}$; $P < 0,001$) соответственно.

Косвенный показатель скоростных свойств мышц (ТИ), уменьшился на 15,8 % ($P < 0,05$).

Данные об изменении времени нарастания, или иначе градиент, изометрического сокращения ТМГ графически представлены на рис. 3. Из их анализа следует, во-первых, что скорость нарастания изометрического напряжения ТМГ при произвольном сокращении значительно меньше по сравнению с электрически вызванным сокращением и, во-вторых, форма кривых сила–время различается до и после механической разгрузки. Время достижения любого «относительного» уровня изометрического напряжения после разгрузки с использованием ФТ уменьшилось: отмечается увеличение выпуклости кривой сила–время. Анализ максимальной нормализованной $dP_{ис}/dt$ обнаружил незначительное снижение (в среднем на 8,4 %) по сравнению с исходным значением ($0,83 \text{ %/мс}$ против $0,78 \text{ %/мс}$; $P < 0,001$).

Изучение развития электрически вызванного сокращения не обнаружило существенных различий на всем протяжении

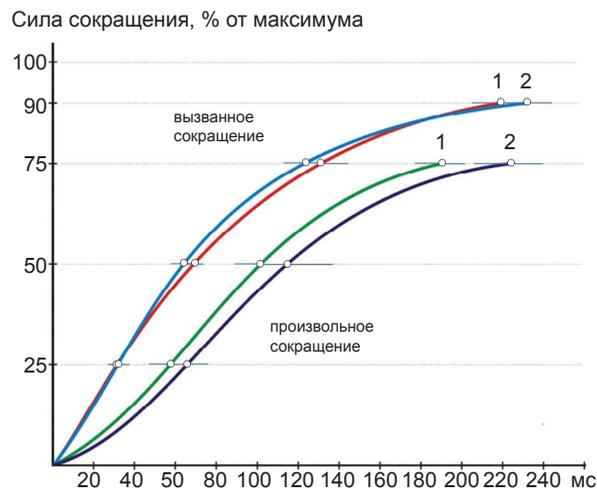


Рис. 3. Усредненные кривые сила–время, выраженные в относительных величинах, при выполнении «взрывного» произвольного и электрически вызванного сокращений ТМГ (частота 150 имп/с): 1 – до и 2 – после 120-суточного постельного режима с применением физической тренировки

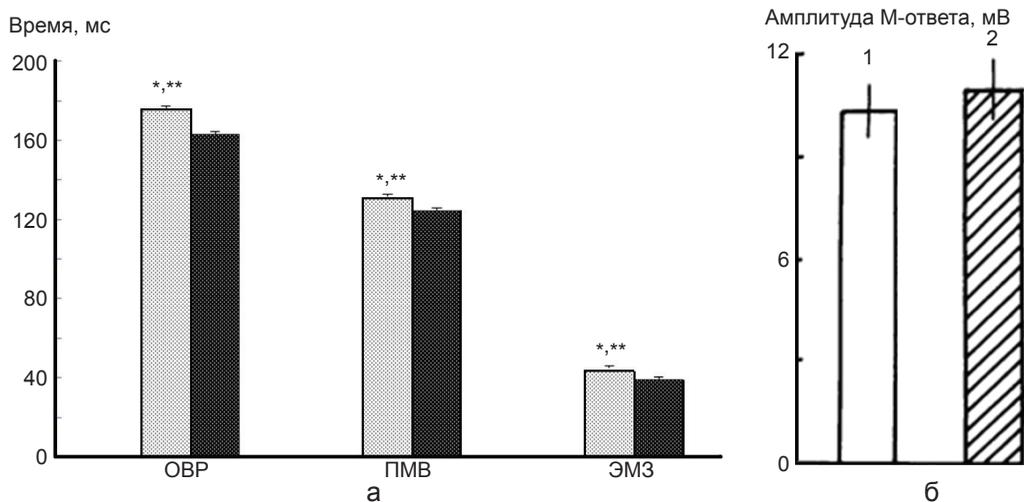


Рис 4. Влияние 120-суточного постельного режима с применением физической тренировки на общее время реакции (ОВР), премоторное время (ПМВ) и электромеханическую задержку (ЭМЗ): на а – (для сравнения символы: * – до; ** – после без физической тренировки (по: 7)). На б – амплитуда поверхностного потенциала действия камбаловидной мышцы

развития изометрического напряжения (см. рис. 3; $P > 0,05$), но вместе с тем отмечается небольшое (в среднем на 14,5 %) увеличение максимальной dP_{vc}/dt по сравнению с исходной величиной (1,17 %/мс против 1,34 %/мс; $P < 0,001$).

ЭМЗ при «взрывном» произвольном сокращении ТМГ на предъявляемый световой стимул была существенно меньше (в среднем на 12,2 %) после продолжительной механической разгрузки по сравнению с исходным значением ($44,9 \pm 2,0$ против $39,4 \text{ мс} \pm 3,1$ мс; $P < 0,05$). Данные ПМВ после механической разгрузки уменьшились в среднем на 5,3 % ($131,8 \pm 6,4$ против $124,8 \text{ мс} \pm 8,1$ мс; $P < 0,01$) и ОВР было меньше в среднем на 7,3 % ($176,2 \pm 9,7$ против $163,4 \text{ мс} \pm 8,3$ мс; $P < 0,01$; рис. 4,а).

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей работе впервые представлены результаты влияния хронической разгрузки на механические свойства мышц-разгибателей стопы у молодых взрослых женщин с использованием ФТ и исследована эффективность программы упражнений на сохранение функции мышц во время разгрузки. Объектом

исследования была ТМГ, поскольку показано, что при разгрузке в большей степени подвергнуты изменениям именно мышцы-разгибатели стопы по сравнению с другими мышцами-разгибателями нижних конечностей [1, 15].

Это исследование рассматривает программу упражнений, выполненную обследованными на протяжении 120 сут жесткого постельного режима, в то время как члены экипажей на борту космической станции применяют аналогичную программу в течение 6 мес. Мы исследовали преимущество этой программы упражнений для того, чтобы защитить различные механические аспекты скелетной мышцы.

Основной результат данного исследования состоит в том, что 120-суточная разгрузка с использованием ФТ сопровождалась несущественным снижением сократительных, в частности силовых, скоростных и скоростно-силовых свойств ТМГ. Так, МПС после 120-суточного жесткого постельного режима с использованием ФТ уменьшилась на 14 %, ВОС – на 4 % и кривая нарастания изометрического произвольного сокращения претерпела меньшие изменения, что подтверждает в целом значимость использования ФТ для поддержания функций мышц, особенно в

условиях их механической разгрузки. Однако, используемая программа тренировочных упражнений, режим выполненных упражнений, полностью не предотвратила отрицательного влияния разгрузки на функции ТМГ.

Меньшее изменение МПС в ответ на разгрузку может означать, что ФТ способствовала не столько относительному сохранению функций мышцы, сколько способствовала повышению роли центральнонервной регуляции, фактором, определяющим МПС. Последнее подтверждается меньшими изменениями Рд, что указывает об увеличении центрального драйва в моторном контроле произвольного движения нервной системой. Эти результаты согласуются с ранее полученными данными, что ФТ способствует увеличению синхронизации и активации двигательных единиц [31] и позволяет предположить, что нервная адаптация вносит существенный вклад в увеличение МПС, которая отмечается в условиях 120-суточного постельного режима с применением ФТ. Таким образом, ФТ противодействует потере массы мышцы, связанной с неупотреблением, и предотвращает изменения в композиции (составе) мышечных волокон, вызванных неупотреблением [26]. Это согласуется с ранее полученными данными, что сократительная адаптация мышц к ФТ происходит независимо от изменений типа волокон [9]. Поскольку мы не могли количественно определить интенсивность выполняемых упражнений то, вероятно, это и предопределило выполнение членами эксперимента упражнений большего объема, но низкой интенсивности.

Данные по использованию высокорезистивных упражнений с высокой интенсивностью подтверждают их значимость в сохранении функций мышц от атрофии. Так, сбалансированная ФТ, включающая выполнение высокорезистивных и интенсивных упражнений (2–3 дня в неделю) и аэробных упражнений (~ 4 дня в неделю), более эффективна, чтобы сохранить сократительные характеристики мышцы во время продол-

жительного постельного режима [40–42] по сравнению с программой, используемой на космической станции, в частности на Международной космической станции (МКС). Так, тренировки с высокоинтенсивными резистивными упражнениями продолжительностью ~7 мин в неделю во время постельного режима были более эффективны по сравнению с тренировками > 60 мин в неделю членами экипажа на МКС [41], что подтверждает эффективность применения высокоинтенсивных резистивных упражнений в тренировочном процессе в условиях невесомости.

Мы ожидали, что изменения в R_{oc} и R_o будут соответствовать изменениям МПС, а именно увеличением после ФТ и уменьшением при постельном режиме без ФТ [21]. Однако в настоящем исследовании после ФТ R_o даже слегка уменьшилась (~ 9 %) и, таким образом, появляется тенденция для уменьшения отношения R_{oc}/R_o после 120-суточного постельного режима с использованием ФТ. Изменения отношения R_{oc}/R_o может отражать степень изменения растяжимости мышцы. Как указывает клиническая литература неупотребление вызывает увеличение жесткости в мышце и суставе и уменьшение диапазона движения сустава [7]. Уменьшение растяжимости мышцы позволяет более эффективно передавать развиваемое напряжение саркомерами сократительной ткани и, таким образом, отношение R_{oc}/R_o увеличивается. Наоборот, увеличение растяжимости мышцы может быть причиной уменьшения отношения R_{oc}/R_o [25]. Мы предполагаем, что в нашем эксперименте в условиях постельного режима ФТ способствовала в некоторой степени увеличению растяжимости мышцы, что, возможно, является причиной уменьшения R_{oc} .

В настоящем исследовании ФТ выполнялась каждый третий день, что допускает возможность выполнения только двух тренировок в неделю. Более того, учитывая, что общая нагрузка ФТ была снижена (см. «Методику»), то, по-видимому, общий объ-

ем, особенно интенсивность выполняемых упражнений, был недостаточен, чтобы поддержать механические свойства сухожилия ТМГ. Вместе с тем ФТ действительно уменьшала до некоторой степени уровень снижения жесткости МСК по сравнению с разгрузкой без тренировки [5]. Следует отметить, что сухожилие – это не инертная структура, и также как и скелетная мышца показывает пластичность к изменению физиологической нагрузки, иными словами, механические свойства сухожилия могут приспосабливаться к изменениям нагрузки.

Во время гравитационной нагрузки (условия Земли) сухожилие ТМГ у человека подвергнуто крайне высокой ритмической нагрузке, благодаря непрерывному применению и перемещению сил мышцы, связанной с активностью «пятки» (перекат с «пятки на носок»), требующей стабилизации, и продвижению тела при движении (ходьбе и беге) [16]. Поэтому во время разгрузки полный объем упражнений (уровень нагрузки, частота и продолжительность) должен превышать пороговый уровень, чтобы полностью предотвратить изменения механических свойств в сухожилии. Во время ходьбы нагрузка, генерированная ахилловым сухожилием, составляет порядка $\sim 210 \text{ кг/см}^2$ [14], т.е. для человека массой 70 кг подъем и опускание массы тела в 1 г привели бы к развитию напряжения в ахилловом сухожилии порядка $\sim 200 \text{ кг/см}^2$. Таким образом, если предположить, что обычная ходьба – это достаточный стимул, чтобы поддержать механические свойства сухожилия при нормальных гравитационных условиях, то пороговая нагрузка ФТ, необходимая для предотвращения любого ухудшения во время разгрузки, возможно, должна приблизиться или превышать массу тела. Следовательно, можно предположить, что если нагрузка, используемая в настоящем исследовании, и была достаточной, однако режим упражнений, выполненный во время разгрузки был значительно ниже частоты нагрузки при обычной ходьбе. Поэтому, по-

видимому, необходимая частота нагрузки должна быть увеличенной, чтобы превысить пороговый объем. Последнее подтверждается исследованием, когда во время 20-суточного постельного режима применялась не только ежедневная ФТ (16 дней из 20), но использовались нагрузки/грузы, приближающиеся к массе тела [8]. Более того, анализируя упражнения тренировочного процесса, используемого в настоящем исследовании, не обнаружено упражнений, направленных непосредственно для тренировки мышц-разгибателей стопы, а учитывая, что общая нагрузка ФТ была сниженной, то все эти факторы в совокупности могут быть основными, если не главными, причинами неполного сохранения функций мышц при их разгрузке.

ФТ и разгрузку обычно связывают с гипертрофией и атрофией мышцы соответственно [26]. В настоящем исследовании мы не делали прямого измерения массы ТМГ, однако амплитуда (пик-до-пика) максимального электрического ответа мышцы (М-ответ), которая является косвенной мерой возбудимости мышечной массы, существенно не изменялась как при тренировке ($10,4 \text{ мВ} \pm 0,9 \text{ мВ}$), так и при разгрузке ($11,0 \text{ мВ} \pm 1,0 \text{ мВ}$; см. рис. 4, б). Это позволяет предположить, что все-таки в массе мышцы произошли небольшие изменения.

Во многих ежедневных ситуациях способность производить высокую силу мышцы в единицу времени более важна, чем способность ее генерировать. Скорость развития силы зависит от многих факторов, в частности, от продолжительности процесса возбуждение–сокращение, скоростно-силовых характеристик волокон мышцы (даже во время изометрического сокращения из-за деформации структур сухожилия) и жесткости СЭК. Таким образом, причиной уменьшения скорости развития сокращения ТМГ после разгрузки может быть снижение жесткости МСК, поскольку, как известно, жесткость СЭК – важный фактор, определяющий скорость развития мышечной силы [11]. Иными

словами, время растяжения СЭК сократительными элементами определяет величину ЭМЗ [12]. Следовательно, изменения в жесткости МСК, или иначе СЭК, после гиперактивности или гипоактивности главным образом объясняют изменения в ЭМЗ.

В настоящем исследовании обнаружено, что скорость развития изометрического произвольного сокращения, выполненного при условии «сократить как можно быстрее», уменьшилась после разгрузки, что поддерживает теоретическую связь между снижением МСЖ мышцы и уменьшением скорости передачи сократительной силы и, соответственно, скорости развития сокращения, но существенно в меньшей степени по сравнению с аналогичными условиями, но без ФТ (см. рис. 3). Эти впервые полученные результаты указывают на уменьшение этого показателя после ФТ в условиях разгрузки мышечного аппарата и позволяют предположить, что ФТ в условиях разгрузки увеличивает жесткость МСК, в то время как отсутствие тренировки сопровождается снижением этого параметра [5]. Таким образом, ФТ в условиях разгрузки мышечного аппарата уменьшает ЭМЗ. Полученные результаты хорошо согласуются с данными об уменьшении ЭМЗ после изометрической тренировки в условиях постельного режима [22]. Изменения ЭМЗ при тренировке главным образом приписывают изменениям в структурах сухожилия, но следует отметить, что жесткость сухожилия всегда увеличивается при любой форме физической активности как выносливостной [10], так и изометрической силовой тренировке [22, 23]. Более того, изменения в ЭМЗ тесно коррелируют с жесткостью МСК мышцы, особенно с активной фракцией СЭК при тренировке [13, 30, 36].

Таким образом, настоящее исследование показало, что ЭМЗ – достаточно чувствителен и может быть косвенным маркером измерения жесткости МСК мышцы, чтобы обнаружить хроническую адаптацию мышечно-сухожильной структуры мышцы к меха-

нической разгрузке при использовании ФТ в условиях, моделирующих ее, или в условиях реальной микрогравитации. Полученные результаты указывают, что 120-суточная моделируемая микрогравитация привела к снижению механических свойств ТМГ (МПС, P_0 , ВОС и скорости развития произвольной силы) и, хотя эти неблагоприятные влияния были уменьшены в связи с применением ФТ, однако полностью они не были предотвращены тренировочной программой. Это позволяет предположить, что объем и особенно интенсивность выполняемых упражнений не превышали пороговый уровень, требуемый, чтобы полностью предотвратить изменения в механических свойствах мышцы. В настоящем исследовании программа упражнений ФТ имела главным образом умеренную интенсивность, тем самым повышая аэробную способность, но не силовые, мощностные, сократительные свойства мышц, как исполнительного рабочего, органа. Более того, анализ тренировочного процесса, используемого в настоящем исследовании, показал отсутствие упражнений для целенаправленной тренировки мышц-разгибателей стопы, что может быть дополнительным фактором в снижении сократительных свойств. Кроме того, хорошо известно, что только высокоинтенсивные резистивные нагрузки и/или «взрывные» упражнения представляются особенно перспективным для предотвращения «слабости» мышц [12, 29].

Полученные механические ответы мышцы и перечень упражнений, используемый членами настоящего эксперимента, поддерживают значимость ФТ, необходимой для защиты функций и работоспособности скелетных мышц при продолжительном пребывании в условиях микрогравитации. В настоящем исследовании программа упражнений ФТ имела главным образом умеренную интенсивность. Включение в тренировочный процесс упражнений с большей нагрузкой и высокой интенсивностью способствовало более эффективной программе упражнений для

тренировки скелетных мышц и уменьшило бы общее время тренировки в условиях невесомости. В целом, ФТ в условиях микрогравитации позволяет создать увеличенный функциональный запас, уменьшает влияние разгрузки, наблюдаемое в условиях реальной микрогравитации (космический полет).

Yu.A. Koryak

INFLUENCE OF PHYSICAL TRAINING UNDER CONDITIONS OF 120-DAY SIMULATED MICROGRAVITY ON CONTRACTILE PROPERTIES AND MUSCULO-TENDINOUS STIFFNESS OF THE HUMAN TRICEPS SURAE MUSCLE

The effect of a 120-day -5° head-down tilt (HDT) bed rest with countermeasures (physical training) on the mechanical properties of the human triceps surae muscle was studied in four healthy young women aged 28.0. The results showed that the contractile properties of the skeletal muscle studied changed considerably. After HDT without countermeasures the maximal voluntary contraction (MVC) had decreased by 36 % ($P < 0.05$), and the electrically evoked tetanic tension at 150 Hz (P_o) and isometric twitch contraction (P_t) had decreased by 24 % ($P < 0.05$) and 12 % ($P < 0.05$), respectively. Time-to-peak tension (TPT) of the twitch had significantly increased by 14% ($P < 0.05$), but half-relaxation time (1/2 RT), and total contraction time (TCT) had decreased by 19 % ($P < 0.05$) and 18 % ($P < 0.05$), respectively. The difference between P_o and MVC expressed as a percentage of P_o and referred to as force deficiency (P_d), was also calculated. The P_d had increased by 40 % ($P < 0.001$). The rate of increase of voluntary contractions calculated according to a relative scale had significantly reduced, but for the electrically evoked contraction no substantial changes were observed. After HDT with countermeasures TPT, 1/2 RT and TCT had decreased by 4 %, 7 %, 19 %, respectively in relation to the control condition. Training had caused a decrease of 3% ($P > 0.05$) in MVC, and P_t and in P_o of 14 %, and of 9 % ($P > 0.05$), respectively. The P_d had decreased significantly by 10 % ($P < 0.05$). The rate of increase of electrically evoked tetanic tension did not change significantly during HDT with countermeasures but the rate of increase in isometric voluntary tension development was increased. Physical training provided a reserve of neuromuscular function, which attenuated the effect of bed rest. The experimental findings indicated that neural as well as muscle adaptation occurred in response to HDT with countermeasures.

Key words: head-down bed rest; triceps surae muscle; physical training; contraction properties; musculo-tendinous stiffness; electromechanical delay.

State science Center of Russia, Institute of Medical Biological Problems, RAS, Moscow, Russia

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Козловская И.Б., Григорьева Л.С., Гевлич Г.И. Сравнительный анализ влияний невесомости и ее модели на скоростно-силовые свойства и тонус скелетных мышц человека // Косм. биологии и авиакосм. медицина. – 1984. – **18**. – С. 22–26.
2. Коряк Ю.А. Функциональные свойства нервно-мышечного аппарата у спортсменов разных специализаций // Физиология человека. – 1993. – **19**. – С. 95–104.
3. Коряк Ю. Адаптация скелетных мышц человека к изменению нагрузки. Экспериментальное исследование / Germany. LAM LAMBERT Acad. Publ. GmbH & Co. KG. – 2011. – С. 402.
4. Коряк Ю.А. Нервно-мышечная адаптация к кратковременным и продолжительным космическим полетам человека. – В кн.: Международная космическая станция Российской сегмент / Под ред. Григорьева А.И., Ушакова И.Б. М.: РАН ИМБРП РАН. – 2011. – **2**. – С. 93–123.
5. Коряк Ю.А. Сократительные свойства и мышечно-сухожильная жесткость трехглавой мышцы голени и их изменения в результате продолжительного постельного режима // Физиол. журн. – 2012. – **58**. – С. 66–79.
6. Степанцов В.И., Тихонов М.А., Еремин А.В. Физическая тренировка как метод предупреждения гиподинамического синдрома // Косм. биология и авиакосм. медицина. – 1972. – **6**. – С. 64–69.
7. Akeson W.H., Amiel D., Abel M.F., Garfin S.R., Woo S.L. Effects of immobilization on joints // Clin. Orthop. – 1987. – **219**. – P. 28–37.
8. Akima H., Ushiyama J., Kubo J., Tonosaki S., Itoh M., Kawakami Y., Fukuoka H., Kanehisa H., Fukunaga T. Resistance training during unweighting maintains muscle size and function in human calf // Med. Sci. Sports Exerc. – 2003. – **35**. – P. 655–662.
9. Alway S.E., MacDougall J.D., Sale D.G., Sutton J.R., McComas A.J. Functional and structural adaptations in skeletal muscle of trained athletes // J. Appl. Physiol. – 1998. – **64**. – P. 1114–1120.
10. Buchanan C.I., Marsh R.L. Effects of long-term exercise on the biomechanical properties of the Achilles tendon of guinea fowl // Ibid. – 2001. – **90**. – P. 164–171.
11. Bojsen-Møller J., Magnusson S.P., Rasmussen L.R., Kjaer M., Aagaard P. Muscle performance during maximal isometric and dynamic contractions is influenced by the stiffness of the tendinous structures // Ibid. – 2005. – **99**. – P. 986–994.
12. Cavanagh P.R., Komi P.V. Electromechanical delay in human skeletal muscle under concentric and eccentric contractions // Eur. J. Appl. Physiol. – 1979. – **42**. – P. 159–163.
13. Ducomps C., Mauriege P., Darce B., Combes S., Lebas F., Doutreloux J.P. Effects of jump training on passive mechanical stress and stiffness in rabbit skeletal muscle: role of collagen // Acta Physiol. Scand. – 2003. – **178**. – P. 215–224.

14. Finni T., Komi P.V., Lukkariniemi J. Achilles tendon loading during walking: application of a novel optic fiber technique // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 1998. – **77**. – P. 289–291.
15. Fitts R.H., Riley D.R., Widrick J.J. Physiology of a microgravity environment invited review: microgravity and skeletal muscle // *J. Appl. Physiol.* – 2000. – **89**. – P. 823–839.
16. Fukunaga T., Kubo K., Kawakami Y., Fukashiro S., Kanehisa H., Maganaris C.N. In vivo behaviour of human muscle tendon during walking // *Proc. R. Soc. London. B Biol. Sci.* – 2001. – **268**. – P. 229–233.
17. Hansen P., Aagaard P., Kjaer M., Larsson B., Magnusson S.P. Effect of habitual running on human Achilles tendon load-deformation properties and cross-sectional area // *J. Appl. Physiol.* – 2003. – **95**. – P. 2375–2380.
18. Hill A.V. The heat of shortening and the dynamic constants of muscle // *Proc. Royal. Soc. London Series B Containing Papers of a Biological Character.* – 1938. – **126**. – P. 136–195.
19. Hof A.L., van den Berg J.W. EMG to force processing I: an electrical analog of the Hill muscle model // *J. Biomech.* – 1981. – **14**. – P. 747–758.
20. Koryak Yu. Contractile properties of the human triceps surae muscle during simulated weightlessness // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 1995. – **70**. – P. 344–350.
21. Koryak Yu. Effect of 120 days of bed-rest with and without countermeasures on the mechanical properties of the triceps surae muscle in young women // *Ibid.* – 1998. – **78**. – P. 128–135.
22. Kubo K., Kanehisa H., Ito M., Fukunaga T. Effects of isometric training on the elasticity of human tendon structures in vivo // *J. Appl. Physiol.* – 2001. – **91**. – P. 26–32.
23. Kubo K., Kanehisa H., Kawakami Y., Fukunaga T. Elastic properties of muscle–tendon complex in long-distance runners // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2000. – **81**. – P. 181–187.
24. Lambertz D., Perot C., Kaspranski R., Goubel F. Effects of longterm spaceflight on mechanical properties of muscles in humans // *J. Appl. Physiol.* – 2001. – **90**. – P. 179–188.
25. Less M., Krewer S.E., Eickelberg W.W. Exercise effect on strength and range of motion of hand intrinsic muscles and joints // *Arch. Phys. Med. Rehabil.* – 1977. – **58**. – P. 370–374.
26. MacDougall J.D., Elder G.C.B., Sale D.G., Moroz J.R., Sutton J.R. Effect of strength training and immobilization on human muscle fibres // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 1980. – **43**. – P. 25–34.
27. Maganaris C.N. Tensile properties of in vivo human tendinous tissue // *J. Biomech.* – 2002. – **35**. – P. 1019–1027.
28. Maganaris C.N., Paul J.P. Tensile properties of the in vivo human gastrocnemius tendon // *Ibid.* – 2002. – **35**. – P. 1639–1646.
29. Magnusson S.P., Aagaard P., Dyhre-Poulsen P., Kjaer M. Load-displacement properties of the human triceps surae aponeurosis in vivo // *J. Physiol.* – 2001. – **531**. – P. 277–288.
30. Malisoux L., Francaux M., Nielens H., Theisen D. Stretch-shortening cycle exercises: an effective training paradigm to enhance power output of human single muscle fibers // *J. Appl. Physiol.* – 2006. – **100**. – P. 771–779.
31. Milner-Brown H.S., Stein R.B., Lee R.G. Synchronization of human motor units: possible roles of exercise and supraspinal reflexes // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1975. – **38**. – P. 245–254.
32. Muraoka T., Muramatsu T., Fukunaga T., Kanehisa H. Influence of tendon slack on electromechanical delay in the human medial gastrocnemius in vivo // *J. Appl. Physiol.* – 2004. – **96**. – P. 540–544.
33. Narici M., Kayser B., Barattini P., Cerretelli P. Effects of 17-day spaceflight on electrically evoked torque and cross-sectional area of the human triceps surae // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2003. – **90**. – P. 275–282.
34. Nicogossian A.E. Countermeasures to space deconditioning. – In: *Space physiology and medicine / Nicogossian A.E., Huntoon C., Pool S.L., eds. Lea and Febiger, Philadelphia,* – 1982. – P. 294–311.
35. Norman R.W., Komi P.V. Electromechanical delay in skeletal muscle under normal movement conditions // *Acta Physiol. Scand.* – 1979. – **106**. – P. 241–248.
36. Pousson M., Pérot C., Goubel F. Stiffness changes and fibre type transitions in rat soleus muscle produced by jumping training // *Pflügers Arch.* – 1991. – **419**. – P. 127–130.
37. Reeves N.D., Maganaris C.N., Narici M.V. Effect of strength training on human patella tendon mechanical properties of older individuals // *J. Physiol.* – 2003. – **548**. – P. 971–981.
38. Reeves N.D., Narici M.V., Maganaris C.N. In vivo human muscle structure and function: adaptations to resistance training in old age // *Exp. Physiol.* – 2004. – **89**. – P. 675–689.
39. Sica R.E.P., McComas A.J. An electrophysiological investigation of limb-girdle and facioscapulohumeral dystrophy // *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* – 1971. – **34**. – P. 469–474.
40. Trappe T.A., Burd N.A., Louis E.S., Lee G.A., Trappe S.W. Influence of concurrent exercise or nutrition countermeasures on thigh and calf muscle size and function during 60 days of bed rest in women // *Acta Physiol.* – 2007. – **191**. – P. 147–159.
41. Trappe S., Costill D., Gallagher P., Creer A., Peters J.R., Evans H., Relley D.A., Fitts R.H. Exercise in space: human skeletal muscle after 6 months aboard the International Space Station // *J. Appl. Physiol.* – 2009. – **106**. – P. 1159–1168.
42. Trappe S., Creer A., Minchev K., Slivka D., Louis E., Luden N., Trappe T. Human soleus single muscle fiber function with exercise or nutrition countermeasures during 60 days of bed rest // *Amer. J. Physiol.* – 2008. – **294**. – P. R939–R947.
43. Tesch P.A. Training for bodybuilding. – In: *The encyclopedia of sports medicine. Strength and power in*

- sports. (Komi P.A. ed.). Blackwell Oxford. – 1991. – P. 370–380.
44. Vos E.G., Harlaar J., van Schenau I. Electromechanical delay during knee extensor contractions // Med. Sci. Sports Exerc. – 1991. – **23**. – P. 1187–1193.
45. Weiss A.D. The locus of reaction time change with set, motivation and age // J. Gerontol. – 1965. – **20**. – P. 60–64.
46. 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. – **19**. – P. 397–408.
47. Woo S.L., Ritter M.A., Amiel D., Sanders T.M., Gomez M.A., Kuei S.C., Garfin S.R., Akeson W.H. The biomechanical and biochemical properties of swine tendons—long term effects of exercise on the digital extensors // Connect Tissue Res. – 1980. – **7**. – P. 177–183.
48. Zajac F.E. Muscle and tendon: properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control // Crit. Rev. Biomed. Eng. – 1989. – **17**. – P. 359–411.

*Гос. науч. центр РФ – Ин-т мед.-биол. проблем РАН,
Москва, Россия
E-mail: yurikoryak@mail.ru*

*Материал поступил в
редакцию 30.08.2012*