

УДК 612.74-02:612.014.477-064-07

## ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОГО КОСМИЧЕСКОГО ПОЛЕТА НА ИЗОКИНЕТИЧЕСКИЙ КОНЦЕНТРИЧЕСКИЙ И ЭКСЦЕНТРИЧЕСКИЙ СУСТАВНОЙ МОМЕНТ РАЗНЫХ МЫШЦ И КОНЦЕНТРИЧЕСКУЮ РАБОТОСПОСОБНОСТЬ МЫШЦ-РАЗГИБАТЕЛЕЙ БЕДРА

Коряк Ю.А.

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

Исследовали влияние продолжительных ( $213,0 \pm 30,5$  сут) космических полетов (КП) на станции «МИР» и кратковременных (~ 10 дней) на Международной Космической Станции (МКС) на суставной момент разных мышц и работоспособность мышц-разгибателей бедра у космонавтов-мужчин. Суставной момент и выносливость мышц оценивали с использованием изокинетического динамометра (LIDO Multi-Joint II, Loredan Biomedical) за 30 сут до и на 5 сут после КП. Изменение максимального суставного момента после КП было большим во всех мышцах-разгибателях спины, бедра и голени по сравнению с мышцами-сгибателями и эти различия особенно отмечаются после продолжительных КП. Работоспособность мышечной системы снижалась как после кратковременных, так и после продолжительных КП. Однако после продолжительных КП площадь под участками тестируемого сокращения снижалась значительно в большей степени и под всеми участками кривой сокращения мышцы. Снижение в большей степени сократительной функции и работоспособности мышечного аппарата у космонавтов после продолжительных КП, несмотря на использование физической тренировки определенной направленности с определенным комплексом упражнений, позволяет допустить, что, по-видимому, физические тренировки в продолжительных КП были недостаточны, чтобы купировать ежедневную механическую нагрузку, которую испытывали члены экипажей перед КП.

**Ключевые слова:** реальная микрогравитация, космический полет, сократительные свойства, изокинетическая динамометрия

## INFLUENCE OF LONG-TERM SPACE FLIGHT ON THE ISOKINETIC CONCENTRIC AND ECCENTRIC PEAK TORQUE OF DIFFERENT MUSCLES AND CONCENTRIC PERFORMANCE CAPABILITY OF MUSCLE KNEE EXTENSION

Koryak Y.A.

State Scientific Center of the Russian Federation – Institute of Biomedical Problems of the Russian Academy of Sciences RUSSIA, Moscow, e-mail: yurikoryak@mail.ru

The decline of the contractile function of skeletal muscle during space missions could be responsible task in solving operator actions and research. The aim of the study was to quantify the changes in contractile function of muscles and endurance (efficiency) crew members and short duration space flight (SF). The strength of the muscle contraction was measured by an isokinetic dynamometer from a group of members of the visiting crew, made a space mission duration ~ 7-10 days ( $37,8 \pm 3,7$  years,  $175,8 \pm 1,7$  cm,  $72,8 \pm 2,8$  kg) on the International Space Station (ISS) and the group of the expedition ( $45,1 \pm 2,0$  years,  $176,0 \pm 2,3$  cm,  $79,9 \pm 2,0$  kg), committed long-term SF ( $213,0 \pm 30,5$  days) on the orbital station «Mir». Changes in the contractile function was greater in all the extensor muscles as the back, thigh and leg, compared with flexor and these differences are particularly marked after prolonged space missions. The efficiency of the musculoskeletal system was reduced after the short-term, and after long duration SF. However, after a long duration SF area under the sections of the test cuts down significantly and increasingly under all sections of the curve of muscle contraction. The decline to a greater extent the contractile function and efficiency of muscular system in astronauts after long duration SF, despite the use of physical exercise a certain direction with a certain set of exercises, the assumption is that, apparently, in the long physical training manual were insufficient to arrest the daily mechanical load crews to SF.

**Keywords:** real microgravity, space flight, contractile properties, isokinetic dynamometry

Космический полет (КП) является уникальным условием, при котором сила взаимодействия тела с опорой отсутствует, что создает ряд физиологически неблагоприятных проблем разным системам человека и в частности, двигательной системе. В результате устранения гравитации, возникают изменения в массе/объеме мышц и сократительных функций крайне сложны и многочисленные исследования поддерживают эту концепцию, несмотря на использование во время продолжительных КП физической тренировки (ФТ). Более того,

снижение сократительных функций мышц во время КП может подвергнуть опасности не только здоровье членов экипажей, успех космической миссии, но и ограничить выполнение операторской деятельности.

Предыдущие исследования показали, что у астронавтов после 8-суточного КП на «Shuttle» (USA) были обнаружены потери массы мышц в пределах 4–10% [44]. С увеличением длительности КП от 9 до 16 суток было обнаружено несколько большее снижение объема мышц от 6 до 16% [21]. Более того, после 11-го суточного

КП была обнаружена атрофия миофибрилл в *m. vastus lateralis* в пределах 16–36% [32].

С увеличением продолжительности КП, несмотря на использование программы ФТ, потери в объеме мышцы были еще большими. Так, измерения, выполненные у членов экипажа, которые возвратились из приблизительно 6 месячной миссии на станции «МИР» и Международной Космической Станции (МКС), показали 10–24% снижения объема мышц [33, 43, 49, 57]. Однако была обнаружена некоторая стабилизация или новое устойчивое состояние массы мышц у человека после пребывания на жестком постельном режиме в течение 120-суток в антиортостатическом положении [43].

Уменьшение силы сокращения мышц происходит параллельно с потерями в их объеме, но величина изменения в силе мышцы была несколько большей. Так, после кратковременного КП на кораблях «Союз» (2–5 суток) у космонавтов отмечалось существенное снижение силы сокращения (до ~ 14%) мышц кисти [4], а у астронавтов в КП на «Shuttle» (5–17 дней) было обнаружено снижение силы мышц-разгибателей бедра на 12%, а сила мышц-сгибателей на 23% [28, 34] и работоспособности до 16% [21, 43, 44, 49, 54].

Исследования скоростно-силовых свойств мышц-сгибателей и разгибателей стопы методом конвенционной изокинетической динамометрии после 7 суток КП обнаружили снижение силовых показателей мышц-разгибателей стопы во всем тестируемом скоростном диапазоне, включая и изометрический режим, и величина снижения составляла 20–30% от исходной за исключением изометрического режима, при котором снижение (около 15%) было несколько меньшим [2, 5, 40].

Измерения, выполненные у членов экипажа, которые возвратились из 16–28 недельной миссии на станции «МИР» показали до 48% снижения максимальной произвольной силы (МПС) мышц-сгибателей стопы [57] и увеличение на 31% максимальной скорости укорочения мышечных волокон [42]. После 129–145 суток КП у членов экипажа на МКС было обнаружено снижение приблизительно на 26% силы сокращения мышц-разгибателей колена и выносливости мышц-сгибателей [46]. Trappe et al. [56] сообщили о снижении величины максимальной мощности (на 32%) и максимальной силы мышц-разгибателей стопы (на 20–29%) при выполнении произвольных движений в широком спектре изокинетической скорости после ~ 6-месячной миссии на МКС. В целом, признано, что большинство потерь происходит в мышцах

туловища и нижних конечностей, как группа мышц с очень высокой активностью в нормальных условиях (условия 1-g). Показано, что сила мышц верхних конечностей изменяется в меньшей степени по сравнению с мышцами нижних конечностей [2, 30].

Большая потеря силы мышцы, чем ее масса (объем), как после КП, так и после модельных условий (иммерсия, постельный режим, «вывешивание» конечности), выдвинула гипотезу, что микрогравитация причина фундаментальных изменений в моторном контроле [11, 20, 41]. Так, после 180 дней КП мощность, развиваемая мышцами-разгибателями бедра, была снижена на 45%, что значительно больше, чем можно объяснить исключительно потерей массы мышцы [23]. Снижение мощности мышц-разгибателей бедра во время взрывного произвольного сокращения сопровождалось с существенным уменьшением электромиографической (ЭМГ) активности мышц [23]. Zange et al. [57] применив метод магнитно-резонансной томографии (МРТ) обнаружили большие изменения в процентах силы сокращения мышц-разгибателей голени (изменение на 20–48%) по сравнению с изменением объема мышцы (6–20%). Lambert et al. [42] также наблюдали 17% уменьшение в изометрической силе после 90–180 суток.

Снижение силы сокращения мышц сопровождалось уменьшением ЭМГ активности в мышцах-разгибателях стопы, составляя в среднем 39% [42]. Сопутствующие изменения после КП отмечались и в наземных условиях, моделирующих разгрузку мышечного аппарата. Так, Nather et al. [36], используя метод МРТ, показали, что после 6 недельной односторонней разгрузки нижней левой конечности, ППС мышц-разгибателей бедра у группы испытуемых уменьшилась на 12% по сравнению с правой неразгруженной конечности. Более того, общая ППС мышц левой конечности была на 14% меньше, чем в правой конечности. МРТ изображение обнаружило неравномерное снижение ППС мышц бедра. Так, отмечалось двукратное снижение ППС в мышцах-разгибателях бедра (-16%), чем сгибателях (-7%). Интересно, что *m. rectus femoris* не обнаружила изменений ППС, тогда как все три головки *m. vastus femoris* показали приблизительно 16% снижение ППС. Авторы предполагают, что общее снижение ППС разгруженной конечности обусловлено, главным образом, снижением ППС *m. soleus* (-17%) и *m. gastrocnemius* (-26%). Berg et al. [27] обнаружили снижение изометрической МПС и величины концентрической силы

мышц-разгибающей бедра (на 25–30%) у испытуемых после 42 дней постельного режима, тогда как площадь поперечного сечения (ППС) уменьшилась только на 14%, а максимальная ЭМГ уменьшилась на 19%.

Большее изменение в силе мышцы, чем ППС, свидетельствует об изменениях внутренних свойств двигательных единиц, рекрутированию двигательных единиц или из-за изменений в нервном драйве. Последнее подтверждается снижением электромеханической эффективности, что указывают данные увеличением ЭМГ активности мышц (на 44%) при выполнении одного и то же абсолютного уровня (100 Нм) генерированной изометрической силы после пребывания на 6 недельном постельном режиме [18, 27]. Следовательно, изменения в активации мышцы могут иметь существенное воздействие после приземления в способности членов экипажей исполнить операторские, функциональные, задачи после пребывания в условиях микрогравитации.

В настоящем исследовании мы сообщаем об изменениях в максимальном суставном моменте разных групп мышц и работоспособности у 9 членов экипажа после 213,0 ( $\pm 30,5$ ) суточной космической миссии на станции «МИР» и у 5 членов экипажа после  $\sim 7$ –10 суточной миссии на МКС.

Уникальный аспект этого исследования – это прямое сопоставление степени изменений сократительных свойств мышечного аппарата после космических миссий разной продолжительности и интерпретации мышечных изменений относительно использования и не использования ФТ во время КП.

Целью настоящего исследования было количественно определить степень изменения сократительных функций и работоспособности мышц у космонавтов после кратковременных и продолжительных космических миссий при выполнении произвольных сокращений с использованием изокинетического динамометра

### Материалы и методы исследования

#### *Испытуемые*

Все экспериментальные 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 комиссией по биомедицинской этике при Институте медико-биологических проблем.

В исследовании приняли участие две группы космонавтов-мужчин. Первую группу ( $n = 9$ ;  $45,1 \pm 2,0$  лет,  $176,0 \pm 2,3$  см,  $79,9 \pm 2,0$  кг) составили члены экипажей основных экспедиций, совершивших продолжительные КП (213,0  $\pm 30,5$  суток) на орбитальной станции «МИР», а вторую группу ( $n = 5$ ;  $37,8 \pm 3,7$  лет,  $175,8 \pm 1,7$  см,  $72,8 \pm 2,8$  кг) – члены экспедиций посещений ( $\sim 7$ –10 дней) на МКС. Все члены экипажа были проинформированы о целях

и методах исследования сократительной функции мышц, ознакомлены с процедурами исследования, о степени их риска и важности настоящего исследования и после этого каждый член экипажа подписал информированное согласие на добровольное участие в эксперименте с участием человека.

Космонавты в ходе коротких космических миссий не применяли ФТ, тогда как космонавты в длительных КП использовали комплекс российской штатной программы ФТ [3, 19].

#### *Физическая тренировка*

Для сохранения сократительных свойств мышечного аппарата в длительных космических миссиях космонавты использовали ФТ преимущественно локомоторного характера продолжительностью  $\sim 1,5$ –2 часа. ФТ выполнялась по 4-дневному микроциклу: 3 дня тренировки и 1 день отдыха [3, 19].

Основным средством для ФТ космонавтов являлась беговая дорожка и велоэргометр, обеспечивающие тренировку сердечно-сосудистой и дыхательной системы. Беговая дорожка была снабжена специальной системой «притяга» космонавта к полотну дорожки (частично имитирующей массу тела по продольной оси, аналогично весу тела, создавая эффект «опоры») и позволяла регулировать степень «притяга» в диапазоне от 0 до 70 кг. Велоэргометр обеспечивал нагрузку в диапазоне от 50 до 225 Вт при частоте педалирования от 40 до 80 об/мин.

#### *Тестирующая процедура*

Суставной момент определяли при разгибании и сгибании мышц туловища, бедра и голени. Суставной момент мышц нижней конечности измеряли на правой конечности. Пиковый суставной момент разных мышц у членов экипажей был получен с использованием изокинетического динамометра LIDO® Active Multi-Joint Isokinetic Rehabilitation System, Loredan Biomedical [47], который был модернизирован, чтобы регистрировать максимальный суставной момент при эксцентрическом режиме сокращения мышц более 400 Н  $\times$  м.

Испытуемые были ознакомлены с протоколом и процедурами исследований функций мышц с помощью динамометра LIDO® за 30 дней до КП.

Обследуемый удобно располагался на специальном универсальном столе изокинетического динамометра LIDO® (рис. 1). Перед каждым тестированием динамометр LIDO® калибровался внешними грузами и внутренним (электронным) устройством, а также выполнялась гравитационная коррекция для устранения влияния массы конечности на показатель измеряемого суставного момента. Затем член экипажа выполнял разминку для данного сустава, состоящую из выполнений 3–5 ритмических субмаксимальных движений и со скоростью реальным тестированием. После  $\sim 2$ –3 мин отдыха выполнялся сбор данных. При выполнении тестового движения члена экипажа инструктировали «развивать максимальное усилие только в одном направлении в каждом движении», а во время тестирования устная поддержка не давалась.

Пред- и послеполетное тестирование максимального суставного момента, развиваемого разными мышцами, состояло из трех протоколов: i) измерениях суставных моментов при выполнении концентрических движений с разными угловыми скоростями при разгибании и сгибании мышц туловища, бедра и голени; ii) измерениях суставных моментов при выполнении эксцентрических движений с разными угловыми скоростями при разгибании и сгибании

мышц туловища, бедра и голени и iii) ритмических концентрических движений для мышц стопы при скорости  $60^{\circ} \times s^{-1}$  с. Каждый член экипажа выполнял 3 движения при заданной скорости и режиме движений с интервалом отдыха между каждым движением не менее  $\sim 1$  мин. Сила мышц определялась как пик суставного момента, выполненный во всем диапазоне концентрических (рис. 2, *верхняя панель*) или эксцентрических (рис. 2, *средняя панель*) движений, и наибольшая величина из последовательно выполненных произвольных сокращений, как для мышц-сгибателей, так и мышц-разгибателей принималась как максимальный суставной момент.

Тестирование мышц-сгибателей и разгибателей туловища обследуемого выполнялось в положении сидя и угол в тазобедренном суставе составлял  $\sim 130$ – $140^{\circ}$  и ось тазобедренного сустава совпадала с осью

вращения регистрирующего устройства изокINETического динамометра (рис. 1, *верхняя панель*). Диапазон движений при разгибании-сгибании мышц туловища составлял  $75$ – $130^{\circ}$  с угловой скоростью  $30$  и  $75^{\circ}/с$

Тестирование мышц-разгибателей и сгибателей бедра обследуемого выполнялось в положении сидя и угол в коленном суставе составлял  $\sim 90^{\circ}$ , а ось в коленном суставе совпадала с осью вращения регистрирующего устройства динамометра. Диапазон движений при разгибании-сгибании составлял  $90^{\circ}$ – $60^{\circ}$ , как в случае измерения максимального суставного момента при концентрических движениях, так и работоспособности, и  $33^{\circ}$ – $90^{\circ}$  – в случае измерения максимального суставного момента при эксцентрических движениях. Угловые скорости сокращения мышц бедра при концентрических режимах составляли  $30$ ,  $60$ ,  $120$  и  $180^{\circ}/с$ , а в эксцентрических –  $30$ ,  $60$ ,  $90$  и  $120^{\circ}/с$ .



*Рис. 1. Позиция обследуемого при тестировании силовых свойств мышц туловища и стопы с использованием изокINETического динамометра LIDO®*

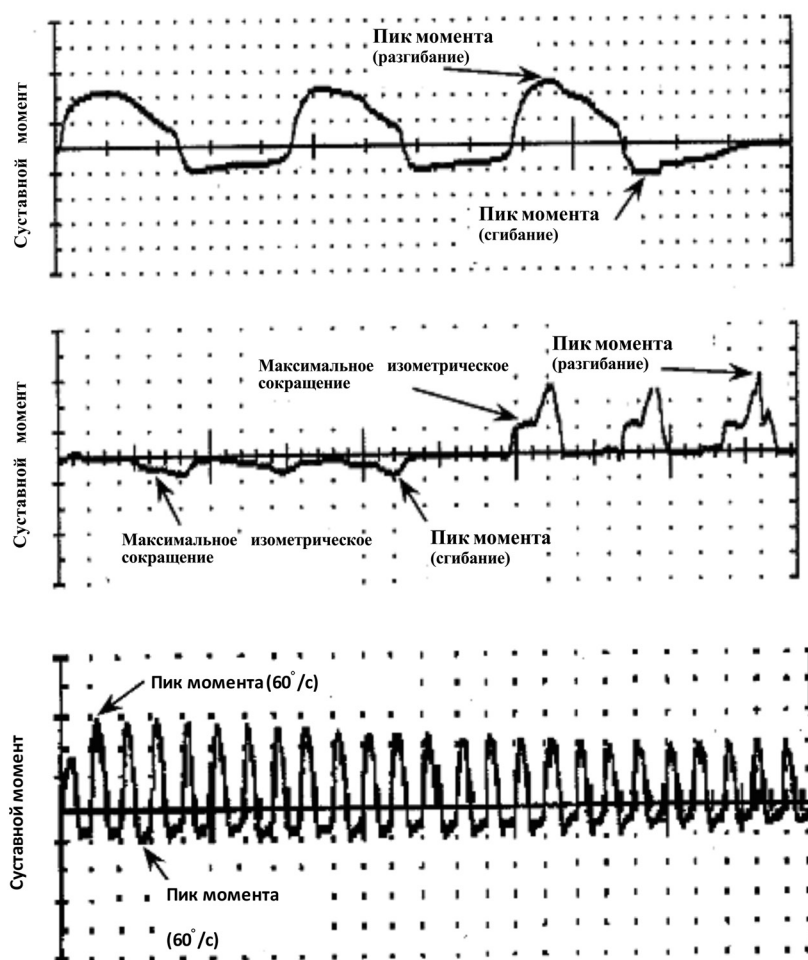


Рис. 2. Пример трех изокинетических концентрических (верхняя панель) и эксцентрических (средняя панель) произвольных сокращений мышцы и произвольных ритмических изокинетических сокращений (нижняя панель)

Тестирование мышц-разгибателей и сгибателей стопы выполнялось в положении испытуемого «стоя на коленях» и угол в коленном и голеностопном суставах составлял  $\sim 90^\circ$  и ось голеностопного сустава совпадала с осью вращения регистрирующего устройства динамометра (рис. 1, нижняя панель). Диапазон движений при разгибании-сгибании мышц стопы составлял при максимальном разгибании  $\sim 25^\circ$  и при минимальном сгибании  $20^\circ$  при концентрических и эксцентрических движениях. Угловые скорости сокращения мышц стопы при концентрических режимах составляли 30, 60, 120 и  $180^\circ/\text{с}$ , а в эксцентрических – 30, 60, 90 и  $120^\circ/\text{с}$ .

После 2–3 мин отдыха член экипажа выполнял тест на утомление (выносливость) при выполнении 25 ритмических произвольных концентрических движений при разгибании мышц бедра с угловой скоростью  $60^\circ/\text{с}$  в ритме 1 с сокращение – 1 с расслабление (рис. 2, нижняя панель). Движение конечности начиналось из положения угол бедро-голень –  $90^\circ$ .

Перед выполнением локальной дозированной мышечной работы обследуемого инструктировали «каждое движение выполнять с максимальным уси-

лием». Степень утомляемости, или иначе работоспособность, оценивали по показателю индекса утомления (ИУ), рассчитываемого как отношение средней величины максимального суставного момента пяти последних сокращений в ряду произвольных ритмических концентрических сокращений мышцы к средней величине максимального суставного момента пяти первых сокращений [12].

Все тестирующие процедуры (исключая туловище) были выполнены на «ведущей» конечности, если не было противопоказаний. Положение сустава (конфигурация) и диапазон движения конечности были зарегистрированы у каждого обследуемого и воспроизводились в момент тестирования на  $3 (\pm 1)$  сутки после приземления.

Все обследуемые были проинструктированы до начала тестирования воздержаться от приема пищи (за 2 часа), кофеина (за 4 часа) и применения тренировочных упражнений (за 12 часов).

#### Статистика

При обработке полученных результатов исследования использовали общепринятые статистические методы: рассчитывали среднюю и стандартную

ошибку средней ( $M \pm m$ ). Анализ суставного момента и работоспособность были выполнены отдельно для каждой группы мышц.

Различие между фоновыми (контрольными) показателями и показателями, зарегистрированными после завершения космической миссии, оценивали с помощью параметрического  $t$ -критерия Стьюдента и величину значения  $p < 0,05$  принимали как существенную.

### Результаты исследования и их обсуждение

#### Кратковременные полеты.

Анализ изменений функций разных мышц обнаружил, что максимальный суставной момент мышц-сгибателей при выполнении произвольных движений, как при концентрических, так и при эксцентрических режимах сокращений был постоянно

меньше по сравнению с исходными данными на всех угловых скоростях.

Однако градиент снижения максимального суставного момента для мышц-разгибателей бедра (рис. 3, *верхняя панель*) существенно различается: наибольшие различия отмечаются при выполнении произвольных концентрических движений в низкоскоростном, силовом, режиме с угловой скоростью 30 и 60°/с (на 16 и 13%, соответственно) и наименьшие в высокоскоростных режимах – 120 и 180°/с (на 9 и 11%, соответственно). Анализ динамики изменения максимальных суставных моментов для мышц-сгибателей бедра обнаружил достаточно незначительное во всем скоростном диапазоне (30, 60, 120 и 180°/с) снижение силовых свойств на 3, 8, 11 и 6%, соответственно.

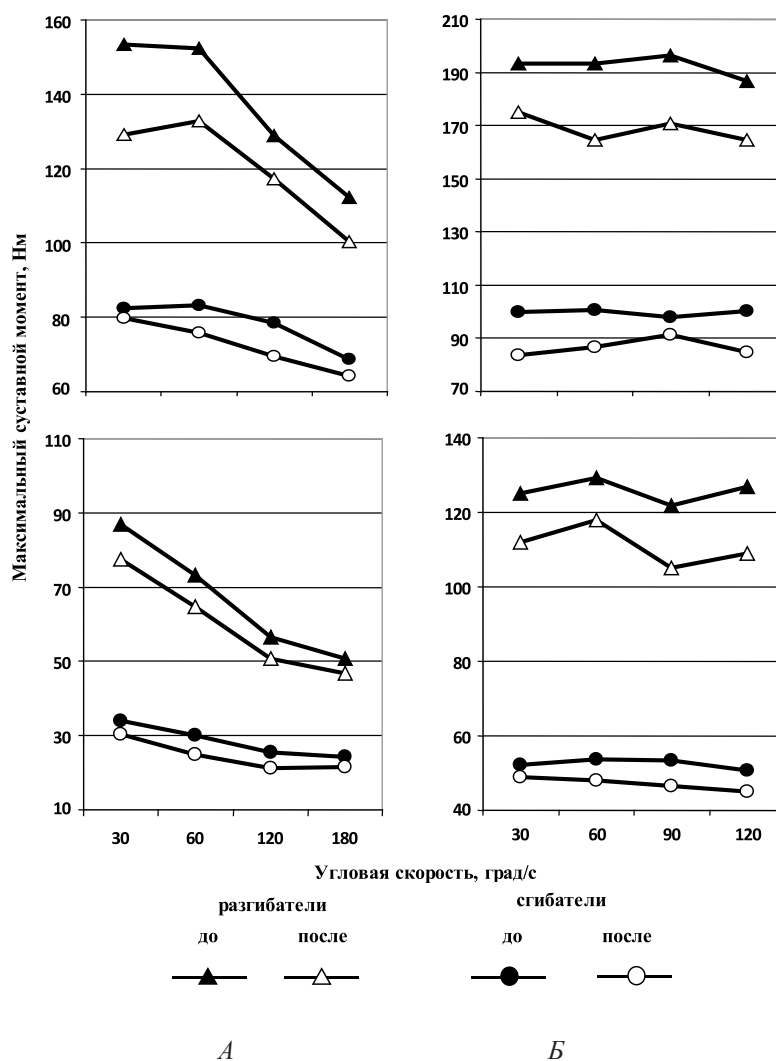


Рис. 3. Максимальный суставной момент мышц-сгибателей и разгибателей бедра (верхняя панель) и стопы (нижняя панель) при выполнении произвольных сокращений в концентрическом (А) и эксцентрическом (Б) режимах с разной угловой скоростью и их изменения после кратковременного космического полета

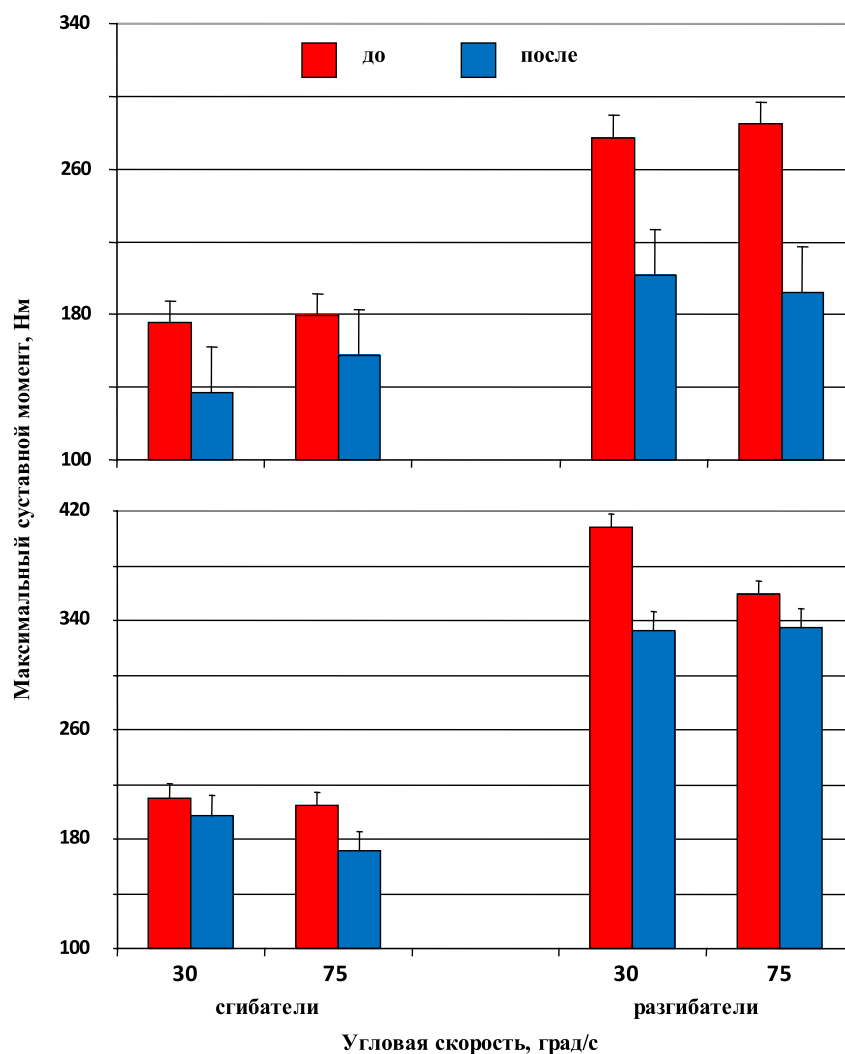


Рис. 4. Максимальный суставной момент мышц-сгибателей и разгибателей туловища при выполнении произвольных движений в концентрическом (верхняя панель) и эксцентрическом (нижняя панель) режимах с разной угловой скоростью и их изменения после кратковременного космического полета

При анализе максимальных суставных моментов, развиваемых мышцами бедра при выполнении произвольных изокинетических движений в эксцентрических режимах, отмечается равномерное (около 14%) снижение сократительных возможностей в диапазоне тестируемой скорости 60, 90 и 120 °/с и лишь в низкоскоростном (силовом) режиме отмечается небольшое снижение (в среднем на 9%).

Максимальный суставной момент, развиваемый мышцами-разгибателями стопы (рис. 3, нижняя панель) при выполнении произвольных изокинетических движений при эксцентрических режимах, существенно не отличался при диапазоне тестируемой скорости 30, 90 и 120 °/с (около 13%), тогда как для мышц-сгибателей стопы наимень-

шие изменения (~ 6%) отмечаются в низкоскоростном (силовом) режиме (30 °/с).

Влияние КП на силовые возможности мышц туловища было более существенным, как при концентрических, так и эксцентрических режимах на всех используемых угловых скоростях. Наибольшее снижение силовых возможностей мышц-разгибателей спины (рис. 4) отмечалось при высокоскоростном диапазоне (33%) и относительно меньшие изменения обнаружены в низкоскоростном (силовом) режиме (27%). Анализ динамики изменения максимального суставного момента для мышц-сгибателей туловища обнаружил большее снижение силовых возможностей в высокоскоростном режиме (16%) по сравнению с низкоскоростным, силовым, режимом (около 6%).

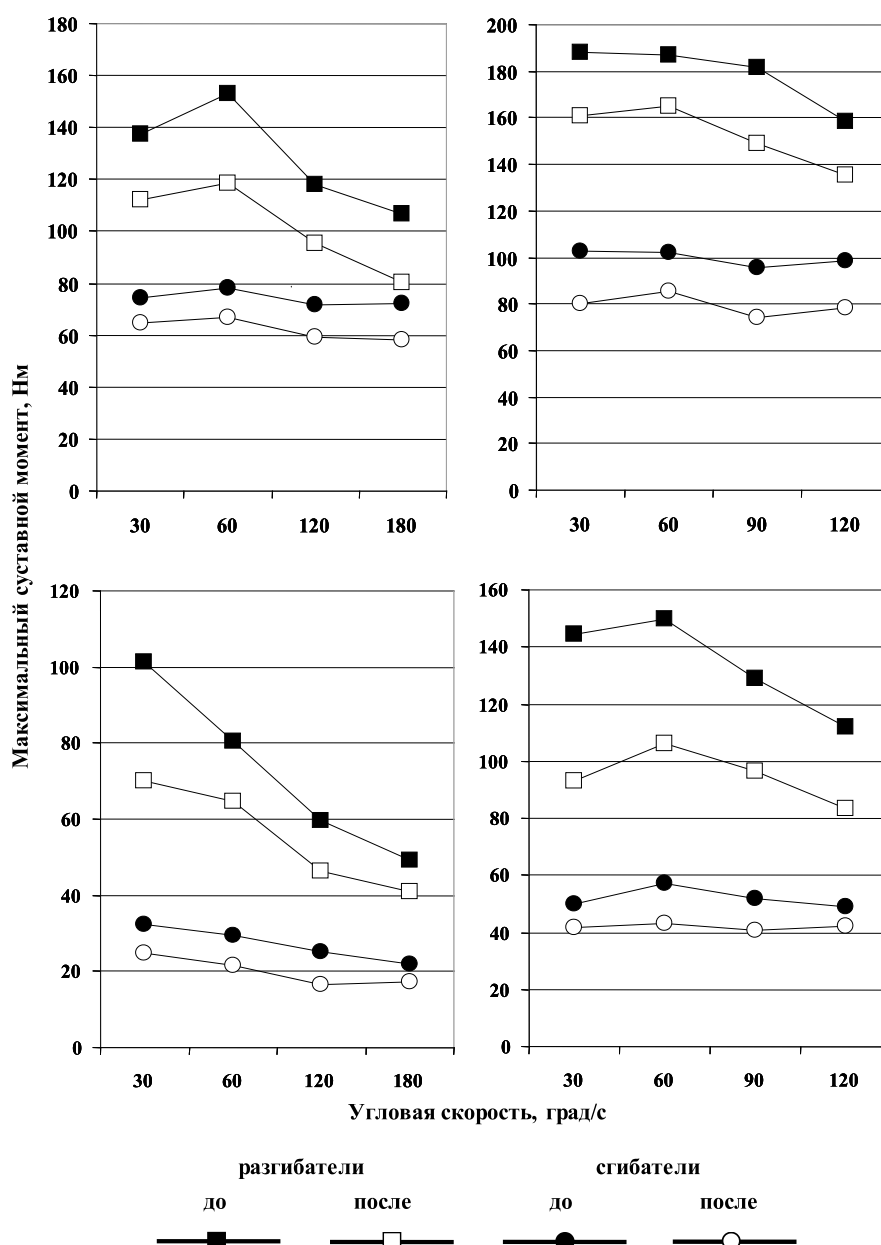


Рис. 5. Максимальный суставной момент мышц-разгибателей (две верхних кривых) и сгибателей (две нижних кривых) бедра (верхняя панель) и стопы (нижняя панель) при выполнении произвольных концентрических (слева) и эксцентрических (справа) движений с разной угловой скоростью до и после продолжительного космического полета

На рис. 7 (верхняя панель) представлена динамика изменения максимального суставного момента мышц-разгибателей бедра у членов космической миссии до и после КП при выполнении динамических концентрических ритмических движений (сокращений) с постоянной угловой скоростью 60°/с. Анализ данных показал, в целом, снижение максимального суставного момента мышц-разгибателей бедра на

протяжении ритмических сокращений, но существенных различий в кинетике снижения суставного момента до и после КП не обнаружено, или иными словами, уровень работоспособности мышц-разгибателей бедра или утомляемость мышечной системы существенно не изменилась после КП.

Показатель ИУ, составлявший в исходный (фоновый) период в среднем  $0,90 \pm 0,03$ , после КП не изменился и составил  $0,90 \pm 0,04$ .



### *Продолжительные полеты.*

Анализ изменения скоростно-силовых показателей мышц-сгибателей и разгибателей бедра (рис. 5, *верхняя панель*) обнаружил, во-первых, что величина максимального суставного момента, развиваемого мышцами-сгибателями и разгибателями бедра при эксцентрическом режиме сокращения мышц, значительно выше по сравнению с концентрическим режимом. Во-вторых, анализ данных изокинетической динамометрии обнаружил, что у всех членов космических экспедиций, как до, так и после КП отмечалось значительное снижение максимального суставного момента мышц бедра на всех тестируемых угловых скоростях движений конечности. При этом значительные изменения обнаруживались для мышц-разгибателей, как в концентрическом режиме, так и эксцентрическом. Однако степень этих изменений значительно различалась: наибольшие изменения отмечаются при концентрическом режиме по сравнению с эксцентрическим. При этом снижение силовых возможностей мышц бедра после КП было достаточно равномерным во всем диапазоне угловой скорости (около 20%) для мышц-сгибателей, как при концентрическом, так и эксцентрическом режиме. Тогда как для мышц-разгибателей такая особенность отсутствовала и отмечалась неравномерность изменений. Отмечалось значительное снижение максимального суставного момента при концентрическом движении в высокоскоростном (180°/с; около 25%) и силовом (60°/с; около 23%) режиме, а при движении с угловой скоростью 120°/с и 30°/с отмечалось равномерное уменьшение этого показателя.

Аналогичная динамика изменений скоростно-силовых свойств обнаруживается и для мышц-сгибателей и разгибателей стопы (рис. 5, *нижняя панель*). Следует отметить, что изменения в показателях максимальных суставных моментов для мышц-сгибателей и разгибателей стопы, более выражены по сравнению с изменениями в показателях максимальных суставных моментов для мышц бедра. Наибольшие изменения отмечаются при выполнении движений, как в концентрическом режиме, так и эксцентрическом силовом, низкоскоростном, режиме (30°/с), но в большей степени при эксцентрическом режиме. Тогда как в высокоскоростном режиме (120°/с и 180°/с) наибольшие изменения наблюдаются при эксцентрическом режиме. Анализ данных для мышц-сгибателей стопы обнаружил однонаправленность изменений (уменьшение) максимального суставного момента, как при концентрических, так и эксцентрических движениях на всем диапазоне угловых скоростей. Однако сте-

пень изменений максимального суставного момента была несколько выше при выполнении произвольных движений в концентрическом режиме.

Анализ изменения максимального суставного момента, развиваемого мышцами-сгибателями и разгибателями туловища при эксцентрических и концентрических режимах (рис. 6), обнаружил, что величина максимального суставного момента, развиваемого мышцами-сгибателями и разгибателями туловища при эксцентрическом режиме сокращения мышц, во-первых, была значительно выше по сравнению с концентрическим режимом, как до, так и после КП. Во-вторых, обнаруживается неоднозначная реакция мышц на воздействие разгрузки при выполнении произвольных движений в концентрических и эксцентрических режимах. При концентрическом низкоскоростном режиме сокращения мышц-сгибателей туловища отмечается существенно меньшие изменения по сравнению с эксцентрическим движением. Тогда как для мышц-разгибателей туловища отмечаются прямо противоположные изменения. Вместе с тем выполнение произвольных движений в концентрическом режиме с большей угловой скоростью (75°/с) отмечаются прямо противоположные изменения. Наибольшие изменения в мышцах-сгибателях отмечаются при выполнении концентрических движений по сравнению с эксцентрическим режимом, а для мышц-разгибателей туловища – наибольшие изменения отмечаются при эксцентрическом режиме по сравнению с концентрическим.

Анализ динамики изменения силы сокращения мышц-разгибателей бедра у членов космической миссии до и после продолжительного КП (см. рис. 7, *нижняя панель*) при выполнении динамических концентрических ритмических движений (сокращений) с постоянной угловой скоростью 60°/с обнаружил снижение силы сокращения на протяжении 25 ритмических сокращений, иными словами, уровень работоспособности мышц-разгибателей бедра существенно уменьшился, т.е. утомляемость мышечной системы после КП увеличилась ( $p < 0,05$ ).

Показатель ИУ, составлявший в исходный (фоновый) период в среднем  $0,71 \pm 0,04$ , после КП увеличился и его величина составила  $0,81 \pm 0,02$  ( $p < 0,05$ ).

Результаты настоящей работы вносят дополнительный вклад в литературу, описывающую влияние кратковременных и продолжительных КП на сократительные функции мышц у человека. Общая тенденция исследования состоит в том, что величина максимального суставного момента мышц нижних конечностей, как в концентрических, так

и эксцентрических изокинетических режимах сокращений после КП была снижена, как после кратковременных, так и продолжительных космических миссий.

Представленный экспериментальный материал позволил составить динамику развития изменений функций различных мышечных групп. Показано, что пребывание человека в условиях невесомости сопровождается нелинейным ответом мышц на разгрузку – с большим и значительным снижением сократительных свойств мышечных групп в мышцах-разгибателях, которые в условиях нормальной гравитации Земли (1-g) участвуют в поддержании вертикальной позы. Аналогичные изменения, но в меньшей степени выраженности, выявились и в мышцах-сгибателях. Прямое сравнение изменений в силе для отдельных групп мышц показывает некоторые различия между группами мышц, участвующих в движениях после продолжительного КП.

Как показали ранее полученные результаты изменений характеристик произвольного и электрически вызванных тетани-

ческих сокращений *m. triceps surae* после кратковременного КП отмечается незначительное снижение МПС (~ 9%), силы электрически вызванного тетанического (~ 8%) сокращения и увеличение (12%) величины силового дефицита [10]. После продолжительных КП отмечается существенное уменьшение МПС (на 22%), и что принципиально важно, отмечается снижение и собственно-силовых свойств мышцы (на 16%), оцениваемых по величине электрически вызванной тетанической силы сокращения и практически вдвое отмечается увеличение силового дефицита [9]. Эти данные указывают на преимущественно центральную природу снижения сократительных свойств мышц в кратковременном КП (первые дни встречи с невесомостью) и преимущественно периферический (внутримышечный) генез этого явления на втором его этапе. Вместе с тем возрастающая величина силового дефицита после продолжительного КП указывает на сохраняющийся вклад в генез снижения сократительных свойств и центральных механизмов.

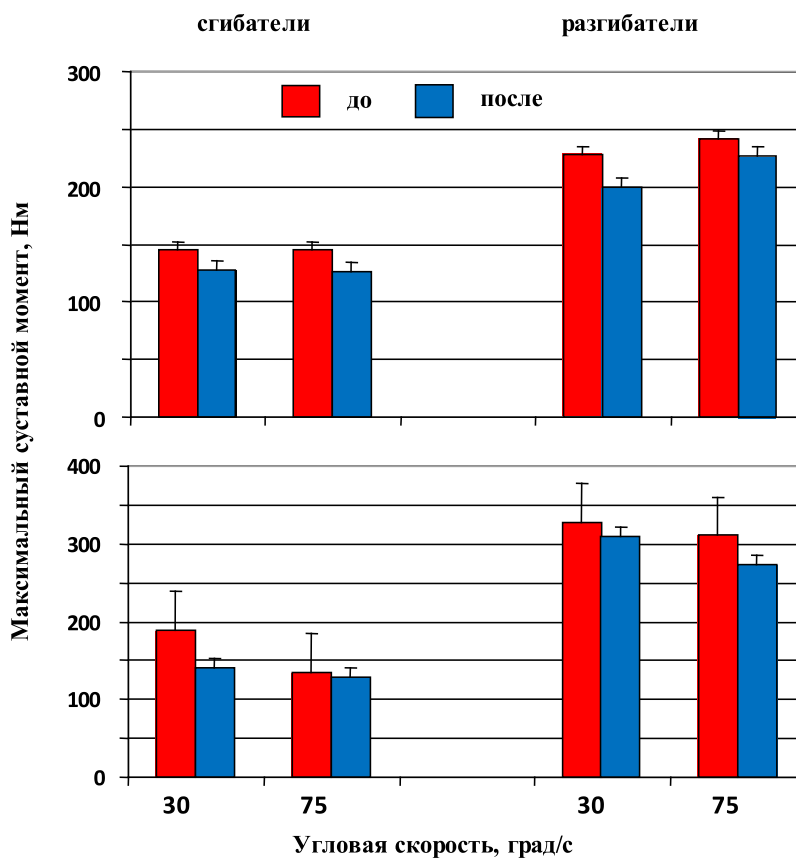


Рис. 6. Максимальный суставной момент мышц-сгибателей и разгибателей туловища при выполнении произвольных концентрических (верхняя панель) и эксцентрических (нижняя панель) движений с разной скоростью до и после продолжительного космического полета

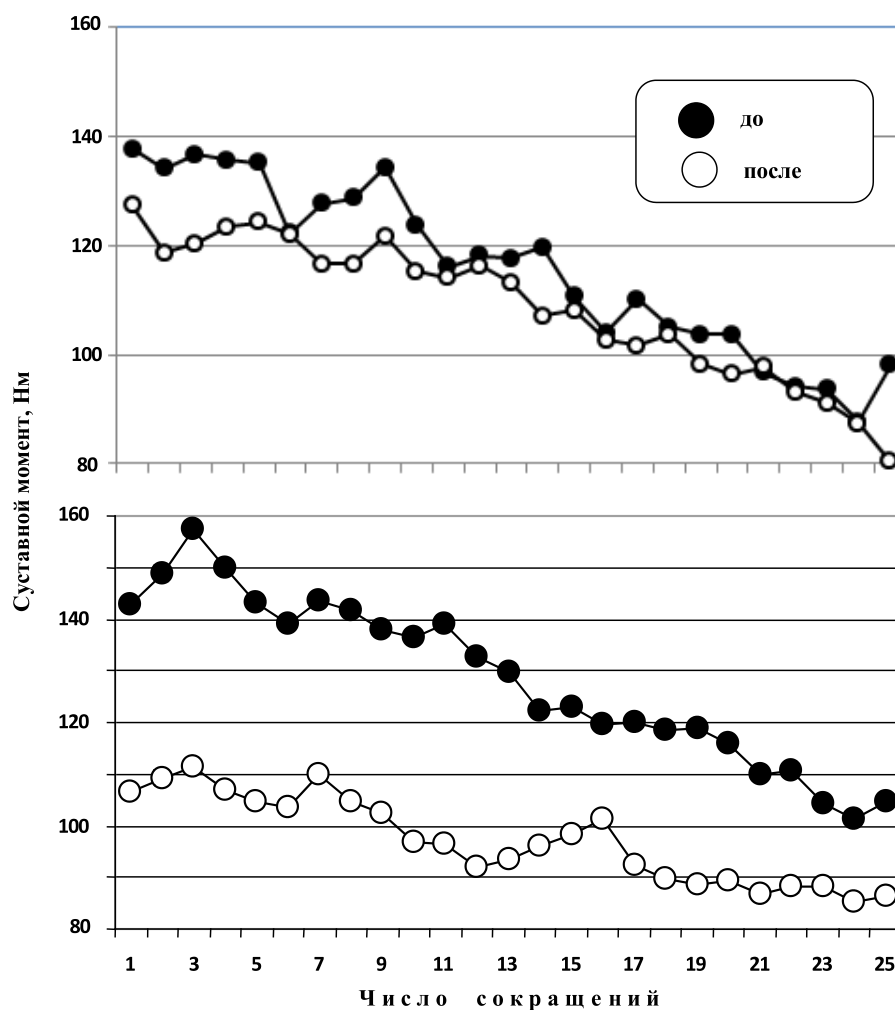


Рис. 7. Динамика изменения максимального суставного момента мышц-разгибателей бедра при выполнении ритмических концентрических движений (скорость  $60^\circ/\text{с}$ ) до и после кратковременного (верхняя панель) и продолжительного (нижняя панель) космического полета

Снижение периферической локальной мышечной работоспособности может происходить, как вследствие снижения мышечной силы, поскольку, общая площадь под кривой работоспособности изменяется за счет снижения силы сокращения, так и за счет способности удерживать (развивать) высокое напряжение при мышечном сокращении, т.е. за счет снижения выносливости. Площадь под участками тестируемого сокращения после КП значительно снизилась под всеми участками кривой сокращения. Это указывает, что работоспособность снизилась не только за счет снижения силы, но также вследствие уменьшения выносливости. Выделить удельный вклад того или иного фактора на работоспособность не представляется возможным, поскольку при тестировании мышечной работоспособности использованы динамические тестовые произвольные со-

кращения, которые являются интегральным показателем состояния собственно-сократительных свойств самих мышц (периферический фактор) и характером центрально-нервной регуляции мышц (центральный фактор). Снижение мышечной работоспособности нельзя полностью объяснить изменениями в периферическом нервно-мышечном аппарате, хотя эти изменения во многом обеспечивают данный эффект.

Большие изменения сократительных свойств при изокинетической динамометрии, когда большее количество мышц участвует в осуществлении данного движения, по сравнению с данными, получаемыми при использовании тендометрической динамометрии [8, 9], в которой исследуется только одна мышца, несомненно указывают на активацию мышц-антагонистов [13, 14, 48] и роль относительно слабого по интен-

сивности эфферентного потока импульсов к мышце-агонисту движения [15] и усилившегося, по-видимому, отсутствием пускового триггера для развития важнейших событий в двигательной системе в условиях невесомости, когда устранена опорная нагрузка, обуславливающая автоматическое снижение (вплоть до выключения?) активности тонической системы с последующим вторичным развитием ряда физиологических и структурных эффектов.

Дополнительная концепция, обсуждаемая в КП, что механическая разгрузка мышечного аппарата изменяет активацию и паттерн рекрутируемых двигательных единиц, что отразится в продукции мышцы при выполнении двигательных задач. Самое простое условие, чтобы оценивать адаптацию сократительной функции мышцы, это изометрический режим сокращения мышцы, когда длина мышцы остается постоянной. Однако в условиях *in vivo* функция мышц изменяется таким образом, что длина мышцы и нагрузка во время движения могут уменьшиться или увеличиться, в зависимости от внешних условий. Несмотря на сложность взаимодействия силы и скорости, отношения между этими переменными на данном уровне активации предсказуемы для многих скелетных мышц, если известны архитектура мышцы и механика движения. Несмотря на изменения функций и работоспособности в условиях невесомости базисные механизмы генерирования мышечной силы были сохранены. Потенциал силы немного выше, когда активированная мышца удлиняется при нулевой скорости. Нужно также отметить снижение силы, когда скорость сокращения увеличивается, и наоборот, максимальная скорость увеличивается, когда сокращающимся элементам мышцы предъявляется наименьшая нагрузка.

Результаты нашего исследования показывают большие изменения снижения сократительных функций мышц-разгибателей по сравнению с другими мышцами при разгрузке [5, 22] после продолжительной космической миссии, несмотря на регулярные ФТ, что позволяет, вероятно, предположить о недостаточной нагрузке в тренировочном процессе, чтобы сохранить мышечную систему [45, 56].

Из этого следует, что сократительные свойства мышцы зависят, кроме всего прочего, еще и от предыстории ее активности. В этой связи возникла необходимость анализа тренировочного процесса, который показал, что члены экипажей продолжительных космических миссий использовали в качестве основных средств тренировки

упражнения циклических видов, что является, по-видимому, недостаточным для сохранения функций мышц у членов экипажей в условиях КП. В этой связи, при формировании тренировочного процесса необходимо учитывать функциональные возможности ведущей физиологической системы, какой является нервно-мышечный аппарат.

Снижение сократительных функций мышц у членов экипажей космических миссий поддерживает представление, что «защита» скелетных мышц во время продолжительного КП требует ФТ с более эффективной программой. Следует отметить, что в условиях КП, большинство тренировочных программ состоит из набора физических упражнений и с использованием таких средств тренировочного процесса, как беговая дорожка и велоэргометр, обеспечивая, таким образом, в основном и главным образом тренировку сердечно-сосудистой и дыхательной системы [1, 35], улучшая аэробную производительность, но не мощностные свойства мышечного аппарата. Однако такие программы оказались малоэффективными в поддержании не только мышечной массы и функций, но и регуляции минерального обмена [6, 16, 17, 24]. Как показано, уже 7 суточная разгрузка мышечного аппарата без применения ФТ сопровождается существенным снижением показателя МПС (40%) и продолжает снижаться с увеличением длительности воздействия [7, 27, 28, 29, 38, 39, 44]. Лимитирующим фактором, ограничивающим МПС может быть изменения в нервном драйве, поскольку, как было показано ранее, сократительные функции мышц снижаются в большей степени по сравнению с сопутствующим изменением массы/объема мышц, или иначе, площади поперечного сечения, как после модельных условий (постельный режим [31]), так и КП [2, 44].

Силовая (резистивная) тренировка в условиях 1-g, как известно, вызывает увеличение силы, размера мышц и повышает нервный драйв [50]. В результате этого силовая тренировка является перспективным средством в ослаблении мышечной дезадаптации, вызванной воздействием микрогравитации [53]. По крайней мере, как было обнаружено, резистивная тренировка, выполняемая через день во время 14-суточного постельного режима [25, 26], или каждый третий день на протяжении 21 дня односторонней разгрузки (вывешивание конечности) мышечного аппарата [51] оказалось достаточной, чтобы поддержать массу, а также динамическую и изометрическую силу мышц-разгибателей бедра и стопы.

Поэтому снижение сократительных функций мышц, особенно как в случае продолжительного КП, поддерживает представление, что «защита» мышц во время космических миссий требует тренировочной программы, предусматривающей именно высокоинтенсивные упражнения, повышающие мощностные свойства мышц [37, 52, 56], и являются многообещающими в предотвращении атрофии и «слабости» мышц. Более того, чтобы максимально увеличить эффективность резистивных тренировок, необходимо, чтобы программа ФТ предусматривала выполнение концентрических и эксцентрических сокращений мышц и с высокой интенсивностью [26, 31, 55].

Суммируя результаты настоящего исследования, следует отметить, что экспериментальный анализ феноменов, выявленных после кратковременных и продолжительных КП, т.е. условия реальной невесомости, позволил не только подтвердить их наличие и количественно описать эти изменения, но и предположить об участии в генезе развивающегося снижения сократительных функций, по крайней мере, двух механизмов, обуславливающих наличие двух стадий развития – это на преимущественно центральную природу снижения сократительных функций мышц в первые дни встречи с невесомостью (кратковременный КП) и преимущественно периферический (внутримышечный) генез этого явления на втором этапе (продолжительный КП).

#### *Благодарность*

*Автор выражает особую благодарность всем членам экипажа космических станций «МИР» и МКС, которые любезно согласились на участие в этих исследованиях и без их усилий этот проект был бы невыполним, а также благодарит медицинский и инженерный штат ЦПК имени Ю.А. Гагарина (Звездный городок, Московский регион) за их вклад в организацию исследования, а также многочисленным неназванным сотрудникам, которые помогли в осуществлении нашего исследования.*

#### **Список литературы**

1. Григорьев А.И., Дитлайн Л.Ф., Козловская И.Б., Соунин Ч.Ф. Профилактические мероприятия в кратковременных и длительных космических полетах. // Косм. биол. и мед. Здоровье, работоспособность, безопасность космических экипажей. Совместное российско-американское издание. (Пестов И.Д., Дитлайн Л.Ф., ред.). М. Наука. – 2001. – Т. 4. – С. 252–309.
2. Григорьева Л.С., Козловская И.Б. Влияние невесомости и гипокинезии на скоростно-силовые свойства мышц человека. // Космич. биол. и авиакосм. мед. – 1987. – Т. 21. – С. 27–30.
3. Еремин А.И., Бажанов В.В., Маришук В.Л., Степанов В.И., Джаггаров Т.Т. Тренировка человека в условиях длительной гипокинезии. // Пробл. космич. биол. М. Наука. – 1969. – С. 191–199.
4. Какурин Л.И., Черепяхин М.А., Первушин В.И. Влияние кратковременных космических полетов на состояние нервно-мышечного аппарата человека. // Космич. биол. и мед. – 1971. – Т. 5. – С. 53–56.
5. Козловская И.Б., Григорьева Л.С., Гевлич Г.И. Сравнительный анализ влияний невесомости и ее моделей на скоростно-силовые свойства и тонус скелетных мышц человека. // Космич. биол. и авиакосм. мед. – 1984. – Т. 18. – С. 22–26.
6. Koryak Yu. The effect of 120-days of bed rest with and without countermeasures on the mechanical properties of the triceps surae muscle in young female. // Eur. J. Appl. Physiol. – 1998. – V. 78. – P. 128–135.
7. Коряк Ю.А. Функциональные свойства нервно-мышечного аппарата у человека и их изменения в результате механической разгрузки разной длительности. // Физиол. ж. – 2010. – Т. 57. – № 2. – С. 76–89.
8. Коряк Ю.А. Нервно-мышечная адаптация к кратковременным и продолжительным космическим полетам. // МКС, РАН ИМБП РАН, Российский сегмент, – 2011. – С. 93–123.
9. Коряк Ю.А. Адаптация скелетных мышц. //РАЕ, Российский дом Акад. Естествознания, М. – 2012. – С. 318.
10. Коряк Ю., Гидзенко Ю., Шаттлуфорт М.Э. Залетин С., Лончаков Ю., Шаргин Ю. Функциональные свойства нервно-мышечного аппарата и их изменения после семисуточного космического полета на Международной Космической Станции. // Успехи современного естествознания. – 2007. – № 12. – С. 149–150.
11. Коряк Ю.А., Козловская И.Б. Возбудимость мотонейронного пула у человека в условиях длительной антиортостатической гипокинезии (АНОГ). // Матер. VII Всерос. симп. «Эколого-физиол. пробл. адаптации». – 1994. – С. 127–128.
12. Коряк Ю.А. Поляков В.В., Поцпеаев А.И., Мартянов В.А. Исследование динамической работоспособности периферического нервно-мышечного аппарата спортсменов. // Матер. I Всесоюз. конф. «Физиол. основы управ. движ.» М. – 1975. – Р. 73–74.
13. Мартянов В.А. Степень использования скоростно-силовых возможностей нервно-мышечного аппарата при произвольных усилиях. // Физиол. журн. СССР. – 1974. – Т. 60. – С. 1416–1422.
14. Мартянов В.А., Копылов Ю.А., Гнутов М.И. Степень использования возможностей мышечного аппарата при максимальном произвольном усилии. // Физиол. журн. СССР. – 1972. – Т. 58. – С. 1390–1396.
15. Мартянов В.А., Коряк Ю.А. Повышение произвольной силы под действием дополнительно вызванных афферентных влияний. // Физиол. журн. СССР. – 1973. – Т. 59. – С. 1756–1760.
16. Моруков Б.В. Регуляция минерального обмена в условиях длительной гипокинезии и космического полета. // Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. – М. – 1999. – 49 С.
17. Оганов В.С., Богомолов В.В. Костная система человека в условиях невесомости Обзор результатов исследований, гипотезы и возможность прогноза состояния в длительных межпланетных экспедициях. // Авиакосмич. и эколог. мед. – 2009. – Т. 43. – № 1. – С. 3–12.
18. Оганов В.С., Гурфинкель В.С., Козлова И.Г., Рахманов А.С., Магедов В.С. Влияние длительной гипокинезии и невесомости на функциональное состояние скелетных мышц человека. Опыт использования критерия электромеханической эффективности. // Физиол. человека. – 1991. – Т. 17. – С. 35–47.
19. Степанцов В.И., Тихонов М.А., Еремин А.В. Физическая тренировка как метод предупреждения гиподинамического синдрома. // Космич. биол. и авиакосм. мед. – 1972. – Т. 6. – С. 64–69.
20. Adams G.R., Caiozzo V.J., Baldwin K.M. Skeletal muscle unweighting: spaceflight and ground-based models. // J. Appl. Physiol. – 2003. – 95. – P. 2185–2201.

21. Akima H., Kawakami Y., Kubo K., Sekiguchi C., Ohshima H., Miyamoto A., Fukunaga T. Effect of short-duration spaceflight on thigh and leg muscle volume. // *Med. Sci. Sports Exerc.* – 2000. – V. 32. – P. 1743–1747.
22. Akima H., Kubo K., Imai M., Kanehisa H., Suzuki Y., Gunji A., Fukunaga T. Inactivity and muscle: effect of resistance training during bed rest on muscle size in the lower limb. // *Acta Physiol. Scand.* 2001. V. 172. P. 26–278
23. Antonutto G., Capelli C., Girardis M., Zampero P., di Prampero P.E. Effects of microgravity on maximal power of lower limbs during very short efforts in humans. // *J. Appl. Physiol.* – 1999. – V. 86. – P. 85–92.
24. Baldwin K.M., White T.P., Arnaud S.B., Edgerton V.R., Kraemer W.J., Kram R., Raab-Cullen D., Snow C.M. Musculoskeletal adaptations to weightlessness and development of effective countermeasures. // *Med. Sci. Sports Exerc.* 1996. 28. P. 1247–1253
25. Bamman M.M., Hunler G.R., Stevens B.R., Guilliams M.E., Grebbisen M.C. Resistance exercise prevents plantar flexor deconditioning during bed rest. // *Med. Sci. Sports Exerc.* 1997. 29. P. 1462–1468.
26. Bamman M.M., Clarke M.S., Feeback D.L., Tamadge R.J., Stevens B.R., Lieberman S.A., Greenisen M.C. Impact of resistance exercise during bed rest on skeletal muscle sarcopenia and myosin isoform distribution. // *J. Appl. Physiol.* – 1998. – 84. – P. 157–163.
27. Berg H.E., Larsson L., Tesch P.A. Lower limb skeletal muscle function after 6 wk of bed rest. // *J. Appl. Physiol.* – 1997. – V. 82. – P. 182–188.
28. Berg H.E., Tesch P.A. Changes in muscle function in response to 10 days of lower limb unloading in humans. // *Acta Physiol. Scand.* – 1996. – V. 157. – P. 63–70.
29. Gogia P.P., Schneider V.S., LeBlanc A.D., Krebs J., Kasson C., Pientok C. Bed rest effect on extremity muscle torque in healthy men. // *Arch. Phys. Med. Rehabil.* – 1988. – V. 69. – P. 1030–1032.
30. Convertino V.A. Physiological adaptations to weightlessness: effects on exercise and work performance. // *Exerc. Sport Sci. Rev.* – 1990. – V. 18. – P. 119–166.
31. Dudley G.A., Tesch P.A., Miller B.J., Buchanan P. Importance of eccentric actions in performance adaptations to resistance training. // *Aviat. Space Environ. Med.* 1991. – 62. – P. 543–550.
32. Edgerton, V.R., Zhou, M.-Y., Ohira, Y. Human fiber size and enzymatic properties after 5 and 11 days of spaceflight. // *J. Appl. Physiol.* – 1995. – V. 78. – P. 1733–1739.
33. Fitts R.H., Riley D.R., Widrick J.J. Functional and structural adaptations of skeletal muscle to microgravity. // *J. Exp. Biol.* – 2001. – V. 204. – P. 3201–3208.
34. Greenisen M., Hayes, I., Siconolfi S., Moore A. Functional performance evaluation in: *Extended Duration Orbiter Medical Project Final Report 1989-1995*. Eds: Sawin C.F., Taylor G.R., Smith W.L. NASA Johnson Space Center, Houston, TX. NASA SP-1999-534. – 1999. – P. 3.1–3.24.
35. Hargens D.M. Recent bed rest results and countermeasure development at NASA. // *Acta Physiol. Scand.* – 1994. – V. 150. – P. 103–114.
36. Hather B.M., Adams G.R., Tesch P.A., Dudley G.A. Skeletal muscle responses to lower limb suspension in humans. // *J. Appl. Physiol.* – 1992. – V. 72. – P. 1493–1498.
37. Häkkinen K. Neuromuscular adaptation during strength training, aging, detraining, and immobilization. // *Clin. Rev. Phys. Rehabil. Med.* 1994, V. 6. P. 161–198.
38. Koryak Yu.A. Influence of 120-days 6° head-down tilt bed rest on the functional properties of the neuromuscular system in man. // *Aviat. Space Environ. Med.* – 1998. – V. 69. – P. 776–770.
39. Koryak Y.A. Influence of 120-Day Stimulated Microgravity with Countermeasures on Human Muscle Musculo-Tendinous Stiffness and Contractile Properties. // *Int. J. Sports Exerc. Med.* – 2015. – V. 1. – P. 1–8.
40. Kozlovskaya I.B., Aslanova I.F., Grigorieva L.S., Kreidych Yu.V. Experimental analysis of motor effects of weightlessness. // *The Physiologist.* – 1982. – V. 25. – P. 49–52.
41. Kozlovskaya I.B., Burlachkova N.I. Effects of microgravity on spinal reflex mechanisms. // *12th Man in Space Symp.* – 1997. – P. 310–311.
42. Lambertz D., Pérot C., Kaspranski R., Goubel F. Effects of long-term spaceflight on mechanical properties of muscles in humans. // *J. Appl. Physiol.* – 2001. – V. 90. – P. 179–188.
43. LeBlanc A., Lin C., Shackelford L., Sinityn V., Evans H., Belichenko O., Schenkman B., Kozlovskaya I., Oganov V., Bakulin A., Hedrick T., Feeback D. Muscle volume, MRI relaxation times (T2), and body composition after spaceflight. // *J. Appl. Physiol.* – 2000. – V. 89: – P. 2158–2164.
44. LeBlanc A., Rowe R., Schneider V., Evans H., Hedrick T. Regional muscle loss after short duration spaceflight. // *Aviat. Space Environ. Med.* – 1995. – V. 66. – P. 1151–1154.
45. Lee S.M.C., Cobb K., Loehr J.A., Nguyen D., Schneider S.M. Footground reaction force during resistive exercise in parabolic flight. // *Aviat. Space Environ. Med.* – 2004. – V. 75. – P. 405–412.
46. Lee S.M.C., Guilliams M.E., Siconolfi S.F., Greenisen M.C., Schneider S.M., Shackelford L.C. Concentric strength and endurance after long duration spaceflight. // *Official J. the Amer. College of Sports Med.* – 2000. – V. 32. – No 5 Suppl. – P. S363.
47. LIDOÖ Active Operations Manual. – 1988.
48. Marsden C.D., Odeso J.A., Rothwell J.C. Action of the antagonist muscle during fast limb movements in man. // *J. Physiol.* – 1982. – 312. – P. P47-P48.
49. Narici M.V., Kayser B., Barattini P., Cerretelli P. Changes in electrically evoked skeletal muscle contractions during 17-day spaceflight and bed rest. // *Int. J. Sports Med.* – 1997. – V. 18 (Suppl. 4). – P. S290–S292.
50. Sale D.G. Neural adaptation to resistance training. // *Med. Sci. Sports Exerc.* – 1988. – V. 20. – P. S135–S145.
51. Schulze K., Gallagher P., Trappe S. Resistance training preserves skeletal muscle function during unloading in humans. // *Med. Sci. Sports Exerc.* – 2002. – 34. – P. 303–313.
52. Tesch P.A. Training for bodybuilding. // In: *The encyclopedia of sports medicine: «Strength and Power in Sports»*. (Komi P.A., ed.). Oxford. Blackwell Scientific Publications. – 1991. – P. 370-380.
53. Tesch P.A., Berg H.E. Resistance training in space. // *Int. J. Sports Med.* – 1997. – V. 18. – P. S322–S324.
54. Tesch P.A., Berg H.E., Bring D., Evans H.J., LeBlanc A.D. Effects of 17-day spaceflight on knee extensor muscle function and size. // *Eur. J. Appl. Physiol.*, – 2005. – V. 93. – P. 463–468.
55. Tesch P.A., Thorsson A., Colliander E.B. Effects of eccentric and concentric resistance training on skeletal muscle substrates, enzyme activities and capillary supply. // *Acta Physiol. Scand.* – 1990. – 140. – P. 575–580.
56. Trappe S., Costill D., Gallagher P., Creer A., Peters J.R., Evans H., Riley D.A., Fitts R.H. Exercise in space: human skeletal muscle after 6 months aboard the International Space Station. // *J. Appl. Physiol.* – 2009. – V. 106. – P. 1159–1168.
57. Zange J., Müller K., Schuber M., Wackerhage H., Hoffmann U., Günther R.W., Adam G., Neuerburg J.M., Sinityn V.E., Bacharev A.O., Belichenko O.I. Changes in calf muscle performance, energy metabolism, and muscle volume caused by long-term stay on space station MIR. // *Int. J. Sports Med.* – 1997. – V. 18 (Suppl. 4). – P. S308–S309.