# ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ -ИНСТИТУТ МЕДИКО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Шпаков Алексей Васильевич

# МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИОННЫХ ПЕРЕСТРОЕК ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА ЧЕЛОВЕКА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЯХ ГРАВИТАЦИОННОЙ РАЗГРУЗКИ

3.3.7 – Авиационная, космическая и морская медицина

# ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени доктора биологических наук

Научный консультант: доктор биологических наук Воронов Андрей Владимирович

# оглавление

ВВЕДЕНИЕ
<b>ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</b>
1.1 Некоторые особенности циклических локомоций человека 18
1.2 Влияние гравитационной разгрузки на костно-мышечную систему человека
1.3 Влияние физических нагрузок в условиях гравитационной разгрузки на функциональное
состояние опорно-двигательного аппарата человека
Резюме к Главе 1 40
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ 42
2.1 Общие принципы организации экспериментальных исследований 42
2.2 Объём исследований
2.3 Характеристика экспериментальных условий
2.3.1 Космические полеты
2.3.2 Модель «сухой» иммерсии
2.3.3 Антиортостатическая гипокинезия 46
2.3.4 Ортостатическая гипокинезия
2.3.5 Последовательное воздействие анти- и ортостатической гипокинезии
2.3.6 Разгрузка опорно-двигательного аппарата методом вертикального вывешивания
2.4 Методы исследования
2.4.1 Видеоанализ движений
2.4.2 Электромиография
2.4.3 Регистрация опорных реакций и пространственно-временных характеристик
локомоций
2.4.4 Изокинетическая динамометрия
2.4.5 Расчет площадей фазовых траекторий при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного
аппарата
2.4.6 Статистическая обработка результатов исследований 64
ГЛАВА З ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНЫХ КОСМИЧЕСКИХ ПОЛЕТОВ НА
<b>БИОМЕХАНИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ХОДЬБЫ ЧЕЛОВЕКА</b> 65
3.1 Адаптационные изменения биомеханических характеристик ходьбы после длительных
космических полетов
3.2 Динамика послеполетного восстановления биомеханических характеристик локомоций после
длительных космических полетов в зависимости от объема и интенсивности физических
тренировок
Резюме к Главе 3

ГЛАВА 4 ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ	состояние опор	'HO-
ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА	ЧЕЛОВЕКА	ПРИ
АНТИОРТОСТАТИЧЕСКОЙ ГИПОКИНЕ	ЗИИ	95
4.1 Биомеханические характеристики ходьбы до и	после 21-суточной антиортостатич	еской
гипокинезии		95
4.2 Скоростно-силовые свойства мышечного аппа	арата нижних конечностей в усло	овиях
21-суточной антиортостатической гипокинезии		. 106
4.3 Влияние 3-суточной антиортостатической гипоки	незии на состояние мышечного апп	арата
нижних конечностей при циклической физической на	грузке	. 114
Резюме к Главе 4		. 120
ГЛАВА 5 ВЛИЯНИЕ ИММЕРСИО	ННОЙ ГИПОКИНЕЗИИ	HA
СОСТОЯНИЕ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОІ	О АППАРАТА ЧЕЛОВЕКА	. 121
Резюме к Главе 5		. 131
ГЛАВА 6 ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ	СОСТОЯНИЕ ОПОР	ЧΟ-
ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА ЧЕЛОВИ	ЕКА ПРИ ОРТОСТАТИЧЕСІ	КОЙ
ГИПОКИНЕЗИИ		. 132
6.1 Состояние мышечного аппарата нижних конечнос	тей при выполнении физической наг	рузки
до и после пребывания в условиях 7-суточной ортостат	ической гипокинезии с переменным у	углом
положения тела		. 132
6.2 Скоростно-силовые свойства мышц нижн	их конечностей при моделиров	вании
физиологических эффектов лунной гравитации		. 138
6.3 Влияние 14-суточной ортостатической гипокинези	и с постоянным и переменным углом	
положения тела на биомеханические характеристики >	юдьбы и бега	. 148
Резюме к Главе 6		. 159
ГЛАВА 7 ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯ	ІНИЕ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬН	<u>ЮГО</u>
ΑΠΠΑΡΑΤΑ ЧΕЛОВЕКА ΠΡИ ΠΟСЛЕДОВАН	сльном воздеиствии ант	и- и 1(1
7 1 Биомоходиноские хороктористики некомозий при и	постанаратани и вознай атрин 5 алт	. 101
7.1 Биомеханические характеристики локомоции при в	последовательном воздействий 5-сутс	ланои 161
7.2 Биомеханические характеристики покомоций при и	последовательном возлействии 3-сут	. 101 оппой
янтиортостатической и 7-суточной ортостатической г	последовательном возденствии 5-сут	170
7.3 Скоростно-силовые свойства мышечного аппа	локинсэни.	. при
последовательном воздействии 3-суточной антиортос	татической и 7-суточной ортостатич	еской
гипокинезии	· · ·	. 212
Резюме к Главе 7		. 221
ГЛАВА 8 ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ЛОК	СОМОЦИЙ ЧЕЛОВЕКА В УСЛОВ	иях
ГРАВИТАЦИОННОЙ РАЗГРУЗКИ ОПОРН	ю-двигательного аппаг	PATA
МЕТОДОМ ВЕРТИКАЛЬНОГО ВЫВЕШИВАНИ:	Я	. 223
8.1 Вертикальное вывешивание как элемент виртуалы	ной реальности	. 223
8.2 Биомеханические характеристики ходьбы при раз	грузке опорно-двигательного аппара	ата до
17% и 38% веса тела		. 229

8.3 Биомеханические характеристики циклических локомоций низкой и высокой и	нтенсивности
(ходьба, бег) при разгрузке опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела	
Резюме к Главе 8	
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	
ВЫВОДЫ	
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	
ПРИЛОЖЕНИЕ 1	
ПРИЛОЖЕНИЕ 2	
ПРИЛОЖЕНИЕ 3	
ПРИЛОЖЕНИЕ 4	

## введение

#### Актуальность исследования

Изучение механизмов адаптации опорно-двигательного аппарата человека к изменяющимся условиям внешней среды является важным направлением физиологии двигательной системы, исследований В восстановительной и космической медицине (Коряк, 2006). Данная проблематика имеет фундаментальное значение для оценки функционального состояния опорнодвигательного аппарата в различных условиях деятельности человека. Анализ состояния опорно-двигательного аппарата после космических полетов, использованием исследований с экспериментальных моделей позволяет отслеживать функциональное состояние мышечного аппарата (скелетные мышцы), оценивать эффективность физических тренировок, которые космонавты выполняют на протяжении космических полетов (Шпаков и др., 2013; Фомина и др., 2016). Кроме того, на основе исследования состояния опорнодвигательного аппарата можно оценить эффективность перспективных средств противодействия неблагоприятному влиянию невесомости на физиологические системы организма, которые проходят апробацию в наземных модельных исследованиях (Баранов и др., 2015; Баранов и др., 2018).

Двигательная система наземных позвоночных животных и человека в своем многолетнем развитии формировалась и функционирует под значительным влиянием гравитационных сил (Шенкман и др., 2017; Козловская, 2017). Однако экспериментальное изучение гравитационных механизмов, регулирующих функционирование двигательной системы, берет свое начало с первых лет космической эры (Волынкин и др., 1963; Воробьев и др., 1969; Богданов и др., 1971; Чекирда и Еремин, 1974; Григорьева и Корво и др., 1983; Козловская, 1987; Paloski et al., 1994; Шенкман и др., 1999; Miller et al., 2010).

В условиях микрогравитации функциональные изменения опорнодвигательного аппарата человека в первую очередь обусловлены воздействием непосредственно самого фактора микрогравитации. При этом вторичные проявления воздействия невесомости будут связанны с развитием адаптационных процессов (Газенко и др., 1990; Grigoriev and Egorov, 1992).

Изменение характеристик двигательных действий как непосредственно при действии гравитационной разгрузки (Saveko et al., 2020) так и при обратном переходе к действию гравитации (Newman et al., 1997; Edgerton et al., 2001; Шпаков и др., 2013) является, наряду с устранением или снижением опорных нагрузок (Козловская, 2017), ключевым фактором, который оказывает влияние на функционирование двигательной системы при устранении гравитации.

Вполне очевидно, что параметры двигательных функций человека изменяются под воздействием микрогравитации и подробное изучение изменений компонентах опорно-двигательного аппарата, В отдельных несмотря на длительную историю космической медицины, остается важным направлением и в настоящее время. Кроме того, анализ литературных источников по тематике настоящей работы не позволяет получить достаточных сведений о механизмах изменяющейся гравитационной адаптации К среде, а также динамике послеполетного восстановления двигательных функций (в частности, характеристик локомоций).

# Степень разработанности проблемы

Исследование биомеханических характеристик локомоций человека (ходьба, бег) и скоростно-силовых возможностей является важной составляющей в комплексной оценке опорно-двигательного аппарата в интересах космической медицины (De Witt et al., 2010; Koryak, 2014; Шпаков и Воронов, 2016). Немаловажное значение имеет изучение характеристик опорно-двигательного аппарата в спорте высших достижений (Воронов, 2004; Kapri et al., 2021; Van Oeveren et al., 2021), повседневной деятельности человека (Bennett et al., 2010;

Bovi et al., 2011; Городничев и др., 2012, 2021; Caderby et al., 2023), клинической практике (Витензон и др., 2007; Ganesan et al., 2015; Пономаренко и др., 2020).

Изучение функционального состояния опорно-двигательного аппарата при воздействии различных уровней гравитационной разгрузки до настоящего времени не было предметом комплексного изучения. Это связано в первую очередь с методическими трудностями организации таких комплексных исследований, которые заключаются в проведении одновременно анализа многих характеристик (биомеханические, электромиографические, скоростно-силовые, пространственновременные, опорные реакции). Во-вторых, для чтобы в того, разных экспериментальных условиях адекватно оценить состояние опорно-двигательного аппарата, требуется использование современной материально-технической базы, позволяющей успешно проводить сложные модельные эксперименты с участием человека. Кроме того, чтобы выполнить подобный комплексный анализ требуется использование соответствующего диагностического оборудования и программного обеспечения. В настоящее время В области космической медицины И гравитационной физиологии выполнено большое количество исследований, результаты которых, к сожалению, описывают состояние лишь отдельных элементов двигательной системы человека в условиях гравитационной разгрузки и не учитывают комплексного подхода.

Функциональные и структурные изменения в скелетных мышцах, а именно в антигравитационной мускулатуре, в настоящее время остаются одним из наиболее детально описанных негативных влияний опорной разгрузки на двигательную систему (Miller et al., 2004; Narici and De Boer, 2011; Gao et al., 2018; Koryak, 2020; Shenkman et al., 2021; Коряк и др., 2023; Сергеева и др., 2023; Шпаков и др., 2024). При переходе к условиям безопорности происходят изменения во многих показателях состояния скелетных мышц. Результаты оценки скоростно-силовых характеристик мышц нижних конечностей указывают на снижение силы и скорости сокращения как мышечных групп бедра и голени (Netreba et al., 2006; Коряк и др., 2023; Шпаков и др., 2024), так и мышечных волокон (Shenkman et al., 2004). Скорость развития изменений, характеризующих тонус скелетных мышц, зависит от степени безопорности (Миллер и др., 2010). Снижение мышечного тонуса наиболее выражено в мышцах-разгибателях и развивается в первые же часы воздействия невесомости или безопорности (Miller et al., 2004; Amirova et al., 2021).

Изменения в функционировании мышечного аппарата, например при локомоциях, отражают изменения во «внутренней» структуре локомоторных движений и оказывают влияние на «внешнюю» структуру локомоций (Матвеев, 1991), к которой можно отнести кинематические характеристики движений. В исследованиях влияния продолжительного действия невесомости (космический полет) и отдельных факторов космического полета при устранении фактора опоры в наземных модельных исследованиях («сухая» иммерсия, АНОГ) были найдены изменения биомеханических характеристик ходьбы, которые выражались в уменьшении углов в суставах нижних конечностей (Зациорский и др., 1985; Шпаков и др., 2008; Шпаков и Воронов, 2016). Поскольку пребывание в безопорной среде сопровождается снижением силы мышц, в большей степени мышцразгибателей, изменение кинематических характеристик локомоций (углов в суставах) является закономерным следствием мышечных изменений.

Изменения биомеханических характеристик локомоций при гравитационной разгрузке опорно-двигательного аппарата сопровождаются изменениями стратегии реализации локомоций. Это может быть изменение времени выполнения двигательных задач (Mulavara et al., 2010), изменение в стратегии управления отдельными звеньями опорно-двигательного аппарата (Miller et al., 2010). Важное значение для комплексного изучения локомоций в наземных модельных экспериментах имеет анализ опорных реакций. Это неудивительно, поскольку снижению/устранению опорной афферентации именно принадлежит главенствующая роль в развитии двигательных нарушений в невесомости (Vinogradova et al., 2002; Popov et al., 2003; Kozlovskaya et al., 2007). Ранее проводились некоторые исследования биомеханики локомоций в невесомости. Однако эти исследования проводились с использованием наземных аналогов или во время параболического полета (Genc, 2006; Gosseye et al., 2010; De Witt, 2010;

De Witt and Ploutz-Snyder, 2014). Результаты исследований показали, что максимум опорной реакции локомоций при 0G меньше, чем при 1G с той же скоростью. Общим выводом является то, что снижение механической нагрузки, возникающей при нулевой гравитации, может объяснить «потери» со стороны костной и мышечной ткани, происходящие во время космического полета.

Таким образом, в работах, посвященных данной проблеме, исследовались отдельные характеристики двигательной системы, что не позволяет сформировать представления об общей картине адаптационных перестроек опорнодвигательного аппарата человека в условиях гравитационной разгрузки.

## Гипотеза исследования

Изменения биомеханических характеристик циклических локомоций и скоростно-силовых проявлений мышц вследствие гравитационной разгрузки, независимо от ее продолжительности и способа моделирования, отражают адаптационные перестройки опорно-двигательного аппарата человека.

# Направление исследования

Комплексная оценка биомеханических характеристик односуставных и многосуставных движений человека в условиях гравитационной разгрузки.

## Цель и задачи исследования

Цель исследования: комплексная оценка особенностей функционального состояния опорно-двигательного аппарата человека при разных уровнях гравитационной разгрузки.

Задачи исследования:

- 1. Изучить влияние длительного воздействия невесомости на биомеханические характеристики ходьбы человека.
- Оценить динамику восстановления биомеханических характеристик ходьбы в послеполетном периоде в зависимости от параметров физических локомоторных тренировок на протяжении длительных космических полетов.

- 3. Изучить влияние условий моделирования физиологических эффектов невесомости и лунной гравитации различной продолжительности на биомеханические характеристики циклических локомоций человека.
- Оценить влияние гравитационной разгрузки различной продолжительности и способа моделирования на скоростно-силовые проявления мышц нижних конечностей.
- 5. Изучить особенности организации циклических локомоций при разгрузке опорно-двигательного аппарата методом вертикального вывешивания.
- Оценить влияние последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии на показатели, характеризующие функциональное состояние опорно-двигательного аппарата.
- Оценить эффективность применения физических тренировок как средства профилактики в условиях последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии.

# Научная новизна исследования

В работе использован комплексный подход, включающий набор современных высокотехнологичных методов исследования, которые в полной мере соответствуют поставленным задачам. Применение таких методов, как видеоанализ движений, анализ электромиографической активности мышц, анализ опорных реакций, пространственно-временных характеристик локомоций, объединенных в комплексное исследование, позволило получить развернутую картину изменений функционального состояния и адаптационных перестроек опорно-двигательного аппарата человека, обусловленных гравитационной разгрузкой.

Впервые выполнена количественная оценка динамики восстановления биомеханических характеристик ходьбы человека в послеполетном периоде в зависимости от объема и интенсивности физических тренировок, выполняемых космонавтами в длительных космических полетах. При моделировании физиологических эффектов лунной гравитации впервые использована разработанная автором модель гипогравитации – ортостатической гипокинезии с углом наклона тела относительного горизонта +9,6 градуса. Принцип модели ортостатической гипокинезии основан на изменении вектора действия гравитации путем изменения угла наклона тела человека до +9,6 градуса и снижения опорной реакции до величины 1/6G, что соответствует уровню лунной гравитации.

Впервые выполнена оценка состояния опорно-двигательного аппарата в условиях ортостатической гипокинезии (как модели физиологических эффектов воздействия лунной гравитации), а также последовательного антиортостатической гипокинезии наземной физиологической (как модели пилотируемого полета к Луне и пребывания на лунной поверхности).

В работе впервые выполнена комплексная оценка состояния опорнодвигательного аппарата в значительном объеме экспериментальных условий, включающем наземные модельные эксперименты (анти- и ортостатическая гипокинезия, «сухая» иммерсия, вертикальное вывешивание), а также до и после длительных космических полетов. В процессе подготовки работы использован широкий набор тестовых протоколов, включающих циклические локомоции в различных условиях их реализации (ходьба по горизонтальной и наклонной поверхности, бег, педалирование на велоэргометре), а также скоростно-силовое тестирование.

Впервые для оценки функционального состояния опорно-двигательного аппарата нижних конечностей применительно к задачам космической медицины использовано нагрузочное тестирование на велоэргометре в экспериментах с моделированием физиологических эффектов микро- и гипогравитации.

Впервые установлено, что снижение максимальной произвольной силы в модельных наземных исследованиях (21-суточная антиортостатическая гипокинезия, 5-суточная «сухая» иммерсия) не зависит от времени достижения максимального момента силы. Скоростно-силовые проявления мышцразгибателей антиортостатической коленного сустава после ллительной

гипокинезии снижаются вследствие изменения активности медленных двигательных единиц. Также после 21-суточной антиортостатической гипокинезии существенно снижается эффективность мышечного сокращения – физиологическая стоимость работы мышц увеличивается при снижении скоростно-силовых показателей.

С целью проверки гипотезы о том, что реализация ходьбы в условиях вертикального вывешивания является элементом виртуальной реальности, имитирующей ходьбу в условиях пониженной гравитации, выполнено сопоставление кинематических характеристик в суставах нижних конечностей при ходьбе, рассчитанных для разных гравитационных условий (1G – Земля, 0,38G – Марс, 0,17G – Луна). Угловые скорости в суставах получены экспериментально методом видеоанализа движений. Моделирование локомоций человека при вертикальном вывешивании воспроизводит изменения биомеханических характеристик локомоций, которые могут быть сопоставимы с биомеханическими характеристиками локомоций при различных уровнях действия гравитации.

Установлено, что ходьба при разгрузке опорно-двигательного аппарата до 38% и 17% веса тела реализуется по двум двигательным стратегиям. Первая характеризуется увеличением вариативности кинематических характеристик голеностопного сустава, которое компенсируется уменьшением кинематических характеристик тазобедренного и коленного суставов. Указанные изменения суставной кинематики ходьбы способствуют сохранению заданного темпа выполнения локомоций. Для второй локомоторной стратегии характерно уменьшение площадей фазовых траекторий в суставах за счет уменьшения амплитуды и снижения угловых скоростей. Данную локомоторную стратегию можно отнести к «приспособительной», поскольку в подобных условиях испытуемые полагаются на систему вывешивания и для нее характерна нестабильность позы при локомоциях, а также снижение эффективности ходьбы.

# Теоретическая и практическая значимость исследования

Разработана и предложена методология комплексного исследования биомеханических характеристик локомоторных движений человека, использование которой возможно при проведении обследований космонавтов в пред- и послеполётный период, а также в комплексных наземных исследованиях с участием добровольцев применительно к решению задач космической медицины.

Разработанная комплексная методика оценки состояния опорнодвигательного аппарата может быть также использована для текущего контроля опорно-двигательного аппарата У спортсменов состояния на этапах профессионального отбора и в процессе их спортивной подготовки, для сравнительной оценки тренировочных и соревновательных нагрузок, адекватности профилактических и реабилитационных мероприятий.

Полученные в работе результаты, характеризующие состояние опорнодвигательного аппарата в различных условиях гравитационной разгрузки, могут использоваться в качестве теоретической основы при разработке новых и совершенствовании действующих средств и методов профилактики неблагоприятных эффектов микро- и гипогравитации на организм человека.

Разработанная и успешно апробированная оригинальная модель ортостатической гипокинезии может быть внедрена в практику наземных исследований для дальнейшего изучения влияния на различные физиологические системы организма человека пониженных уровней гравитации, соответствующих уровню гравитации на поверхности Луны и Марса.

работы (обзор Отдельные разделы диссертационной литературы, методология исследования, выводы) могут представлять интерес для специалистов в области космической медицины, спортивной медицины, а также для клинических специалистов для уточнения уже существующих результатов или получения новых знаний для будущих исследований. Материалы диссертации могут быть востребованы специалистами по реабилитации в части оценки эффективности реабилитационных мероприятий У пациентов с повреждениями

опорно-двигательного аппарата, тренерами и специалистами по спортивной подготовке в различных видах спорта, в том числе спорте высших достижений.

#### Положения, выносимые на защиту

1. Динамика восстановления биомеханических характеристик ходьбы в послеполетном периоде зависит не только от оптимального сочетания объема и интенсивности физических тренировок на протяжении длительных космических полетов, но также от соблюдения принципов интервальности и цикличности физических нагрузок.

2. Свидетельством адаптационных перестроек опорно-двигательного аппарата после гравитационной разгрузки различной длительности и способа моделирования являются изменения биомеханических характеристик циклических локомоций, независимо от способа их реализации. При этом наиболее значимые изменения наблюдаются в коленном и голеностопном суставах, а также в мышцах, регулирующих движения в этих суставах.

3. Гравитационная разгрузка, последовательного a также условия моделирования физиологических эффектов микро-И гипогравитации обуславливают однонаправленные изменения скоростно-силовых показателей мышц нижних конечностей. При этом характер изменений скоростно-силовых проявлений не зависит от продолжительности и способа моделирования гравитационной разгрузки.

4. В условиях вертикального вывешивания как метода гравитационной разгрузки опорно-двигательного аппарата выполнение локомоций сопровождается существенными изменениями электромиографического профиля ходьбы и межмышечного взаимодействия. Биомеханические характеристики локомоций при частичной разгрузке опорно-двигательного аппарата могут быть сопоставимы с характеристиками локомоций при различных уровнях действия гравитации.

5. В условиях ортостатической гипокинезии как модели физиологических эффектов гипогравитации физические тренировки аэробной направленности

являются достаточными для нивелирования изменений локомоций и скоростно-силовых проявлений мышц нижних конечностей.

## Степень достоверности и апробация результатов

Основные результаты и научные положения представлены автором и обсуждены на всероссийских и международных научных мероприятиях: Всероссийская с международным участием школа-конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности (Москва, 2021, 2024); Съезд Физиологического общества имени И.П. Павлова (Воронеж, 2017; Санкт-Петербург, 2023); Научно-практическая конференция «Космос и медицина» (Москва, 2007); Всероссийская с международным участием конференция по управлению движением (Петрозаводск, 2008, 2020; Великие Луки, 2010; Казань, 2016; Москва, 2019); Ежегодный конгресс Европейского колледжа спортивной науки (Дублин, Ирландия, 2018; Прага, Чешская Республика, 2019); 7-й Международный симпозиум по водной иммерсии (Тарту, Эстония, 2008); Международная научно-практическая конференция «Пилотируемые полеты в космос» (Звездный городок, 2015, 2017, 2019, 2020); Съезд физиологов СНГ (Сочи, 2014, 2016, 2022); Академические чтения по космонавтике, посвящённые памяти академика С.П. Королёва и других выдающихся отечественных учёных-пионеров освоения космического пространства (Москва, 2010, 2020, 2022, 2023); Симпозиум Международной академии астронавтики «Человек в космосе» (Москва, 2009; Хьюстон, США, 2011; Шэньчжэнь, КНР, 2017); Конференция молодых ученых, специалистов и студентов ГНЦ РФ-ИМБП РАН (Москва, 2008, 2009, 2012, 2013); 12-й Международный симпозиум компьютерной науки в спорте (Москва, 2019); Ежегодная встреча Международного общества гравитационной физиологии (Любляна, Словения, 2015; Тулуза, Франция, 2016; Звенигород, Россия, 2017; Нордвейк, Нидерланды, 2018; Нагоя, Япония, 2019); XVIII Конференция по космической биологии и авиакосмической медицине с международным участием «Земля-Орбита-Дальний космос» (Москва, 2023).

Диссертационная работа прошла апробацию на заседании секции Учёного совета ГНЦ РФ – ИМБП РАН «Космическая медицина» (Протокол № 8 от 03 июля 2024 г.).

# Публикации по теме исследования

По теме диссертации опубликовано 60 печатных работ, в том числе: 24 статьи в журналах из перечня ВАК РФ, а также включенных в базы данных Scopus и Web of Science, 36 тезисов докладов.

В ходе выполнения работы получены патенты на изобретения:

- «Способ моделирования физиологических эффектов пребывания на поверхности планет с пониженным уровнем гравитации», RU 2529813 C1, 13.08.2013.
- «Способ мониторинга воздействия невесомости на двигательную активность находящегося на борту космического аппарата оператора», RU 2777476 C1, 04.08.2022.
- «Способ определения воздействия невесомости на двигательную активность находящегося на борту космического аппарата оператора». RU 2777477 C1, 04.08.2022.
- «Способ дифференциальной тренировки максимальной силы и выносливости мышц при выполнении изометрических упражнений», RU 2780604 C1, 28.09.2022.

Получено свидетельство о регистрации базы данных «База данных миоэлектрических и динамических проявлений нервно-мышечного аппарата бедра у спортсменов различной спортивной специализации от 17 до 34 лет по результатам разгибания ноги в коленном суставе на изокинетическом динамометре Biodex System 4 Quick Set, № 2023624073, 21.11.2023.

# Личный вклад автора

Bce разделы диссертации выполнены при личном участии И работы: непосредственном руководстве автора определено направление исследования, сформулированы цель и задачи исследования. Планирование и организация экспериментальных исследований выполнены под руководством автора диссертации. Полученные в ходе выполнения исследований как с участием космонавтов, так и с участием добровольцев-испытуемых данные обработаны, обобщены и интерпретированы лично диссертантом.

#### Структура и объем диссертации

Диссертационная работа включает разделы: введение, обзор литературы, материалы и методы исследования, 6 глав с результатами собственных исследований с обсуждением, заключение, выводы, список сокращений, список использованных литературных источников и приложения. Диссертация изложена на 325 страницах машинописного текста, содержит 94 рисунка, 24 таблицы. В список литературы включено 399 источников, из них 115 на русском языке и 284 источника на иностранных языках.

# ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Механизмы адаптации опорно-двигательного аппарата человека при различных уровнях гравитационной разгрузки являются важной темой физиологических и медицинских исследований. Это связано со значительными изменениями, которые происходят в организме человека, когда он подвергается действию невесомости или других форм гравитационной разгрузки.

# 1.1 Некоторые особенности циклических локомоций человека

Применительно к физиологии человека локомоциями принято считать активное перемещение в пространстве тела человека, которое обеспечивается в результате мышечной деятельности (Гранит, 1973; Alexander, 1989; Frank and Earl, 1990; Agid, 1990).

Среди всего многообразия локомоторных движений человека можно выделить основные, при помощи которых человек способен перемещать тело в пространстве – это ходьба, бег и прыжки (или их сочетание с другими локомоциями). Ходьба и бег – две наиболее распространенные формы локомоций человека (Cappellini et al., 2006). Они имеют общую кинетику и кинематику, при этом они также совершенно различны, поэтому переход от ходьбы к бегу очевиден. Кинематические и кинетические характеристики резко изменяются при переходе от ходьбы к бегу (Nilsson et al., 1985; Hreljac, 1993; Ounpuu, 1994; Kleindienst et al., 2006). Ходьбу несложно отличить от бега по наличию фазы двойной опоры, бег при этом имеет фазу полета, во время которой стопы не контактируют с опорой. Переход от ходьбы к бегу характеризуется уменьшением времени контакта с опорной поверхностью на 35% и увеличением на 50% пиковой силы реакции опоры (Nilsson, 1985), увеличением длины двойного шага (Шпаков и др., 2021), увеличением частоты шагов (Chase et al., 2023). Различия между ходьбой и бегом состоят в формах траектории движения как отдельных сегментов тела, так и общего центра масс. С увеличением скорости (или темпа) локомоций увеличивается амплитуда движений в суставах (Шпаков и Воронов, 2017). При выполнении ходьбы центр масс тела достигает своей наивысшей точки в середине фазы опоры. Напротив, во время бега в середине фазы опоры он достигает своей низшей точки. Это различие в характере вертикального движения центра масс было предложено как определяющее различие между походкой при ходьбе и походкой при беге (McMahon, 1987; Lee and Farley, 1998).

Мышечные силы, генерируемые во время передвижения, зависят от скорости, типа локомоций и лежат в основе потребности в энергии для обеспечения передвижения. Cappellini G. et al. (2006), исследуя моторные паттерны локомоций человека, установили, что изменения скорости локомоций оказывают специфическое влияние на активацию мышц во время передвижения. Сравнение профилей электромиографической активности мышц во время ходьбы и бега показало смещение экстремумов активности мышц в первую половину опорного периода и увеличение амплитуды ЭМГ (Nilsson et al., 1985; Шпаков и др., 2021).

Несмотря на, казалось бы, внешнюю простоту ходьбы и бега, эти две локомоции являются довольно сложными с точки зрения изучения, поскольку они управляются и регулируются сетью спинальных нейронов под контролем супраспинальных сигналов и соматосенсорной обратной связи (Rybak et al., 2024). В настоящее время опубликованы результаты, убедительно доказывающие наличие центрального генератора шагательных движений, который является основным элементом управления локомоторной активностью (Герасименко, 2000; Городничев и др., 2012; Gerasimenko et al., 2015; Богачева и др., 2017, 2021; Musienko et al., 2022; Городничев и др., 2021).

При наземном передвижении цикл шагов каждой конечности состоит из двух основных фаз – опоры и маха, соответствующих активности сгибателей и разгибателей конечностей. Основная роль соответствующих спинальных цепей, генерирующих ритм локомоций, заключается в установлении частоты колебаний

или продолжительности цикла, а также продолжительности фаз сгибателей и разгибателей (McCrea and Rybak, 2008). У млекопитающих, включая человека, увеличение скорости ходьбы приводит к уменьшению продолжительности шагового цикла за счет уменьшения продолжительности периода опоры/разгибания, в то время как продолжительность периода маха/сгибания остается относительно неизменной (Gossard et al., 2011; Frigon, 2012).

Последовательные изменения внешней формы конечности в процессе локомоции, к которой относится изменение суставной кинематики, являются следствием управления центральной нервной системы длительностью и длиной шагательных движений и зависят от факторов внешней среды (Смолянинов, 2000). многозвенной Помимо управления формой конечности под контролем центральной нервной системы находится такой важный показатель в анализе локомоций человека, как высота подъема стопы (Winter, 1992). Высота подъема стопы регулируется синергическим сгибанием суставов – тазобедренного, коленного и голеностопного (Schulz, 2011). Угол наклона туловища в сагиттальной плоскости положение сегментов нижней влияет на половины тела (Leteneur et al., 2009; Teng and Powers, 2015). Согласно результатам, полученным рядом авторов, масса туловища, определяемая как масса от большого вертела до плечевого сустава, составляет от 40 до 50% массы тела (Clauser et al., 1969; Зациорский и Аруин, 1981; Pearsall et al., 1994, 1996; Ho et al., 2013; Teng and Powers, 2015; Cicchella, 2020). При этом даже небольшие изменения в ориентации туловища могут оказывать существенное влияние на положение и кинематику суставов нижних конечностей. Наклон туловища вперед при ходьбе, подъеме по лестнице и приземлении в прыжках связан с моментами разгибателей разгибателей тазобедренного коленного сустава И моментами сустава (Asay et al., 2009; Oberländer et al., 2012; Leteneur et al., 2013). Положение туловища в сагиттальной плоскости оказывает влияние на биомеханические особенности движений человека, в частности, кинематические особенности суставов нижних конечностей при локомоциях (Gillet et al., 2003; Leteneur et al., 2009).

Реализация самых, на первый взгляд, простых локомоций (ходьба и бег), обеспечивающих перемещение тела в пространстве, регулируется сложной системой двигательного управления. Это система сложна и многогранна даже в нормальных условиях жизнедеятельности, в которых отсутствуют какие-либо факторы, нарушающие нормальное функционирование опорно-двигательного аппарата. Если функционирование локомоторного аппарата будет происходить в иных условиях, например, при изменении гравитационного фактора, то управление, стратегия реализации и регуляция локомоций будут существенно отличаться от таковых в нормальных условиях.

# 1.2 Влияние гравитационной разгрузки на костно-мышечную систему

#### человека

Космический полет связан с разнообразной адаптацией скелетно-мышечной системы. Исследования, проведенные во время длительных космических миссий, выявили комплекс адаптационных изменений скелетных мышц при переходе к невесомости и устранении гравитационной нагрузки: снижение мышечной массы и силовых проявлений мышц, изменение функции мышц и мышечной архитектуры, снижение активности синтеза белка, изменения фенотипа мышечных волокон (Fitts et al., 2000; Adams et al., 2003; Коряк, 2015; Rittweger et al., 2018; Koryak, 2019) и другие изменения, которые могут иметь негативные последствия для функционирования опорно-двигательного аппарата в целом.

В условиях земной гравитации человек обычно ходит, стоит или сидит. Скелетно-мышечная система поддерживает эти положения (позная устойчивость), а также позволяет передвигаться (локомоторная активность). Гравитационный фактор действует в продольном направлении тела человека, создает разницу гидростатического давления и вызывает смещение жидкости к нижним регионам тела. Переход к условиям невесомости во время космического полета или при моделировании его факторов обусловливает снижение нагрузки на все звенья опорно-двигательного аппарата человека (Baldwin, 1996; Desplanches, 1997; Mayet-Sornay et al., 2000; Adams et al., 2003; di Prampero and Narici, 2003; Hides et al., 2016; Tanaka et al., 2017;).

Снижение мышечной силы антигравитационной мускулатуры является неблагоприятным эффектом гравитационной разгрузки. Принято считать, что антигравитационная мускулатура располагается преимущественно на задней поверхности голени (Tischler and Slentz, 1995). Понятие антигравитационной мускулатуры было предложено П.Ф. Лесгафтом. В своих работах он установил, что площадь поперечного сечения мышц-разгибателей нижних конечностей относится к площади поперечного сечения мышц верхних конечностей составляло 1:1. Разница в размерах мышц-антагонистов верхней и нижней конечности связана с

необходимостью постоянно противодействовать земной силе тяжести (гравитации). Наряду с этим мышцам верхних конечностей не приходится постоянно преодолевать гравитационное воздействие (Лесгафт, 1905).

Антигравитационные (постуральные) мышцы обычно характеризуются другим составом волокон, чем те, которые считаются непостуральными. Гравитационно-зависимая функция антигравитационных мышц делает их особенно чувствительными к невесомости (разгрузке), что приводит к значительной потере мышечного белка при относительно большей потере миофибриллярных (структурных) белков (Tischler and Slentz, 1995).

К таким мышечным группам относятся мышцы разгибатели голеностопного сустава (в частности, камбаловидная мышца – *m. soleus*), мышцы дистальных отделов нижних конечностей. И именно гравитационно-зависимые мышцы чаще всего становились мишенью многочисленных исследований в гравитационной физиологии (Tischler and Slentz, 1995; Widrick et al., 1999; Шигуева и др., 2013; Коряк, 2010, 2017). Однако результаты исследований силовых свойств мышечного аппарата убедительно доказывают, что не только гравитационные мышцы «страдают» при гравитационной разгрузке и теряют свои функциональные свойства. Снижение скоростно-силовых характеристик было зарегистрировано также и для мышц, не являющихся антигравитационными и отличающимися как по архитектуре, так и по композиционному составу (Alkner and Tesch, 2004; Gopalakrishnan et al., 2010; Koryak, 2020; Shpakov et al., 2023;). По результатам этих исследований потеря мышечной силы и выносливости при гравитационной разгрузке происходит независимо от антигравитационной функции мышц. Наряду с разгибателями голеностопного сустава, изменения функциональных свойств происходит в мышцах-разгибателях коленного сустава, мышцах верхних конечностей. Вероятной причиной существенного изменения функций мышечного аппарата человека является снижение опорных нагрузок (или их устранение) (Корво и др., 1983; Григорьева и Козловская, 1987; Хуснутдинова, 2007; Миллер и др., 2010; Шенкман и др., 2017; Козловская, 2017), а также наличие в условиях безопорности И снижения двигательной активности «эффекта

неиспользования» мышц, т.е. отсутствие должного напряжения и тонуса скелетной мускулатуры (Рукавишников и др., 2017; Amirova et al., 2021).

Для удержания вертикальной позы в гравитационном поле в организме человека существует «специализированная система антигравитационных» (позных) мышц (Виноградова и др., 2020). Физиологические и морфологические особенности позных мышц хорошо соответствуют их функциональным задачам: они состоят в значительной степени из медленных двигательных единиц, могут развивать длительное сокращение без утомления («медленные мышцы»), обеспечиваются энергией за счет аэробных процессов, обильно кровоснабжаются и имеют высокое содержание миоглобина («красные мышцы») (Виноградова и др., 2020).

Fitts R.H. et al. (2000) определили, что мышцы-разгибатели первыми подвергаются воздействию микрогравитации, однако к 6 месяцам космического полета и разгибатели, и сгибатели демонстрируют одинаковый уровень атрофии. Среди мышц голени в *m. soleus* происходят более выраженные атрофические процессы, обусловленные невесомостью, чем в *m. gastrocnemius*. Авторы связывают повышенную восприимчивость *m. soleus* к микрогравитации как с устранением антигравитационной нагрузки, так и со смещением паттерна рекрутирования нейронов от преимущественной активации *m. soleus* к бо́льшему вовлечению *m. gastrocnemius*.

Адаптация размера, метаболических свойств и васкуляризации мышечных волокон происходит и при краткосрочном влиянии фактора невесомости. Edgerton et al. (1995) обнаружили уменьшение площади поперечного сечения волокон *m. vastus lateralis* II типа на 21% и волокон I типа на 11% после завершения 5-суточного космического полета. После 11-суточного действия невесомости снижалась до 36% площадь поперечного сечения волокон *m. vastus lateralis*.

Структурные изменения мышц голени сопровождались снижением функциональных свойств – после космических полетов максимальная произвольная сила мышц-разгибателей голеностопного сустава снижалась до 37% (Goubel, 1997). После 17-суточного воздействия невесомости Widrick J.J. et al.

(1999) обнаружили уменьшение диаметра и площади поперечного сечения волокон *m. soleus*, снижение пиковой силы волокон типа I на 21% и волокон типа IIа на 25% относительно предполетного уровня. Этим же коллективом авторов было показано отсутствие существенного влияния 71-суточного космического полета на средний диаметр или удельную силу одиночных волокон *m. gastrocnemius*, хотя небольшое снижение средней абсолютной силы наблюдалось для волокон типа I (Widrick et al., 2001). Размеры и функциональные свойства мышечных волокон типа I и IIa *m. gastrocnemius* одинаково изменялись после17-суточного космического полета. Функциональные свойства волокон I типа *m. gastrocnemius* пострадали меньше по сравнению с волокнами I типа *m. soleus*.

Гравитационная разгрузка обусловливает не только изменения состояния мышечного аппарата человека, но и тесно взаимосвязанную с ним систему произвольных движений, в частности – локомоций. Визуальная оценка движений космонавтов, выполненная сразу после их возвращения на Землю после двухмесячного космического полета, выявила изменения в походке, к которым относились изменения в постановке стоп, колебания туловища в стороны, отклонение в поддержке прямолинейности ходьбы, включение рук для сохранения большей устойчивости (Чекирда и Еремин, 1974). На следующие сутки после посадки биомеханические характеристики ходьбы имели тенденцию к улучшению.

В дальнейшем подтверждение результатов послеполетного обследования космонавтов было получено в экспериментах с длительной антиортостатической гипокинезией (Зациорский и др., 1985), в которых было выявлено нарушение поддержания вертикальной позы тела, изменение вертикальных составляющих опорных реакций и механических энергозатрат при ходьбе, которые превышали после 120-суточной антиортостатической гипокинезии исходный уровень на 30-60%. Снижение показателей общей работы после антиортостатической гипокинезии авторы связывали с развитием атрофических процессов в антигравитационных мышцах. Результаты данных исследований указывали на снижение экономичности локомоторных движений.

В другом модельном эксперименте с 7-суточной «сухой» иммерсией также было показано изменение в распределении энерготрат при выполнении локомоций после иммерсионной гипокинезии (Мельник и др., 2006). Авторами было показано снижение энерготрат при ходьбе, связанное со сгибанием и разгибанием в коленном и голеностопном суставах, и увеличение энерготрат в тазобедренном суставе после воздействия опорной разгрузки в 7-суточной «сухой» иммерсии.

Наряду с изменениями кинематических характеристик локомоций, как следствие влияния безопорности, изменяется и электромиографическая активность мышц, которая является отражением их «внутренней» структуры (Матвеев, 1991; Cappellini et al., 2006; Lacquaniti et al., 2017). Анализ биомеханических характеристик ходьбы после 6-суточной иммерсии не выявили глубоких изменений в структуре двойного шага (Шпаков и др., 2008). Однако изменения в скоростных характеристиках движений в суставах ног при ходьбе были значительными. После 6-суточной иммерсионной гипокинезии снижались угловые скорости в коленном и голеностопном суставах. Увеличение амплитуды электромиографической активности мышц голени при снижении угловых скоростей в суставах авторы связывали с повышением электромиографической стоимости работы мышц при локомоциях после иммерсии (Шпаков и др., 2008).

Длительные воздействия на организм человека режима снижения двигательной активности в условиях гипокинезии обусловливают более глубокие негативные изменения в состоянии опорно-двигательного аппарата. В 1987-1988 гг. в Институте медико-биологических проблем Российской академии наук был проведен уникальный эксперимент, не имеющий аналогов до настоящего времени (Маркин и др., 2018). Результаты этого эксперимента в условиях 370-суточной антиортостатической гипокинезии позволили получить сведения о влиянии ллительного снижения лвигательной активности И снижения опорной афферентации на двигательный аппарат и системы двигательного регулирования человека. Следствием пребывания в условиях годовой антиортостатической гипокинезии являлось снижение уровня работоспособности, статической и динамической выносливости и скоростно-силовых проявлений мышц. По мнению

авторов, полученные результаты исследования двигательной системы человека свидетельствовали о тесной связи механизмов нарушения функциональных состояний мышечной периферии и существенном нарушении регуляции поддержания вертикальной позы в ходе антиортостатической гипокинезии (Маркин и др., 2018).

Из анализа зарубежных литературных источников следует, что ухудшение сенсо-моторных показателей функционального состояния нервно-мышечной системы человека (зрительный анализатор), нарушение координации движений, изменения в стратегии локомоторных движений происходит как после космических полетов, так и после гипокинезии (Bloomberg et al., 1997; Miller et al., 2010; Mulavara et al., 2010, 2018; Miller et al., 2018; Tays et al., 2021; Clément et al., 2023).

При исследовании координации движений головы и туловища при ходьбе было показано, что согласованность между наклоном головы и вертикальными движениями туловища во время фиксации взгляда после космического полета значительно снижена (Bloomberg et al., 1997). Полученные изменения в эффективности контроля движений головы могут объяснять нарушения в визуальном контроле и способствовать послеполетной дисфункции позы и походки.

Miller C.A. et al. (2010) сделали попытку определить у астронавтов «риск спотыкания» после длительного космического полета. Для этого у астронавтов во время ходьбы определяли высоту подъема стопы. Высота подъема стопы во время локомоций представляет собой сложную задачу моторного контроля, в которой участвуют обе стопы, что обеспечивает комплексный показатель локомоторного контроля. В день приземления был повышенный риск спотыкания при ходьбе, что может представлять опасность во время передвижения сразу после возвращения на Землю. Анализ кинематических характеристик показал, что астронавты пытались восстановить нормальную структуру походки после полета вместо того, чтобы разработать новую стратегию управления движениями.

В другом исследовании была поставлена цель оценить восстановление двигательной функций после длительного космического полета с помощью теста функциональной подвижности (Mulavara et al., 2010). Для этого космонавты до и

после полета преодолевали полосу препятствий в выбранном ими темпе. Восстановление двигательных функций до предполетного уровня занимало около двух недель. При этом после завершения космического полета у астронавтов и космонавтов наблюдались изменения двигательных функций. На преодоление полосы препятствий они тратили на 48% больше времени по сравнению с временем, которое им требовалось до космического полета.

Clément G. et al. (2023) выполнили сравнительный анализ контроля баланса и когнитивные реакции пациентов с двусторонней вестибулопатией с реакциями участников длительных космических полетов. Двусторонняя вестибулопатия является одной из причин головокружения и нарушения равновесия при ходьбе, особенно у пожилых пациентов. В основе этого заболевания лежит снижение функции вестибулярных рецепторов лабиринта – двусторонняя вестибулярная гипорефлексия или арефлексия (Шаповалова и др., 2020). В качестве тестов «сидение-вставание», «ходьба-поворот», «ходьба использовали тандемом», оценивали продолжительность и время реакции. Оказалось, что результаты пациентов в тестах «ходьба-поворот» и «тандемная ходьба», а также восприятие времени и время реакции были сопоставимы с показателями космонавтов в день приземления. Результаты данного исследования указывают, что изменения в контроле баланса, восприятии времени и времени реакции после космического полета вызваны адаптацией вестибулярного аппарата.

Сравнительный анализ результатов аналогичных тестовых заданий был выполнен после космического полета и 70-суточной антиортостатической гипокинезии (Miller et al., 2018). Помимо этого, оценивался эффект использования физических упражнений в полете и гипокинезии. Результаты этого исследования показали, что длительная разгрузка приводит к созданию функционального дефицита сразу после гипокинезии. Вместе с этим, добавление физических упражнений во время гипокинезии в качестве средства профилактики не привело к положительному эффекту при выполнении тестовых упражнений сразу после завершения постельного режима. Продолжительность пребывания в условиях микрогравитации напрямую связана с функциональной работоспособностью

космонавтов в течение одного дня после приземления и последующим восстановлением работоспособности (Miller et al., 2018).

У астронавтов после космических полетов наблюдалось снижение эффективности выполнения функциональных задач, предъявляющих высокие требования к динамическому контролю постурального равновесия. Другие изменения включали снижение работоспособности мышц и увеличение частоты сердечных сокращений. Применение профилактических мер на протяжении 70-суточной антиортостатической гипокинезии предотвращало негативные изменения нервно-мышечных сердечно-сосудистых функций. Однако И функциональные нарушения и нарушения равновесия испытуемых были сопоставимы с аналогичными у астронавтов после космических полетов (Mulavara et al., 2018).

В работе J.К. De Witt и L.L. Ploutz-Snyder (2014) выполнен анализ опорных реакций в условиях реального космического полета. Во время тренировок в условиях микрогравитации космонавты и астронавты используют систему притяга к беговой дорожке. У семи астронавтов регистрировали опорные реакции во время бега со скоростью 8,0 км/ч в предполетном периоде и во время полугодового полета. Реакции опоры, полученные во время бега в невесомости при 0G, оказались сопоставимы по профилю, но меньше по амплитуде относительно локомоций в 1G на аналогичных скоростях.

Российскими специалистами по бортовым средствам профилактики проведен анализ величин опорных реакций у космонавтов при выполнении тренировочных сессий на бегущей дорожке в ходе длительных космических полетов (Фомина и др., 2017; Fomina and Savinkina, 2017). В представленных работах рассмотрены особенности опорных реакций при выполнении локомоций в активном и пассивном режимах работы беговой дорожки. Установлено, что при разных режимах работы беговой дорожки величина опорных реакций зависит от индивидуальных особенностей космонавтов и вида локомоций (ходьба или бег). При этом, увеличение осевой нагрузки (притяга) на 1 кг во время бега сопоставимо с увеличением опорных реакций более чем на 1 кг (Фомина и др., 2017). Y.H. Chang et al. (2001) исследовали опорные реакции бега со скоростью 3 м/с (около 11 км/ч) при вертикальном вывешивании до 20% веса тела. Приложенная горизонтальная сила значительно увеличила величины опорных реакций на всех уровнях силы тяжести. При нормальном беге (без разгрузки), опорные реакции были в 1,59 раза выше массы тела. При 0,5G опорные реакции снижались и превышали массу тела всего в 1,17 раза.

Наряду с оценкой двигательной сферы человека в условиях невесомости и в наземных моделях невесомости, широко используются методы, связанные со снижением или уменьшением внешней поддержки веса тела при выполнении локомоций. К таким методам относятся вертикальная система поддержки веса тела вывешивание), наклонные системы снижения (вертикальное веса тела. вывешивание на спине при выполнении локомоций на вертикальной беговой дорожке с использованием системы притяга к полотну дорожки (Лысова и др., 2020; Richter et al., 2017). Кроме этих методов используется также устройство для минимизации гравитационного воздействия И облегчения выполнения шагательных движений. Испытуемый находится на подвеске в положении лежа на боку при горизонтальный позиции тела. При этом нижние конечности вывешены на независимых подвесках (Гурфинкель и др., 1998; Миняева и др., 2017;).

В работе Ү.Р. Ivanenko et al. (2002) были изучены изменения кинематики нижних конечностей и электромиографической активности при ходьбе со скоростью от 0,7 до 5 км/ч и внешней поддержкой на уровне 35, 50, 75, 95 или 100% веса тела. Было установлено, что значительные изменения кинетических параметров локомоций происходили при весовой разгрузке от 0 до 95 % веса тела. Также наблюдались значительные изменения амплитуды ЭМГ-активности всех тестируемых мышц.

J.M. Donelan и R. Kram (1997) обнаружили, что при равных числах Фруда (соотношение между инерционной силой и силой тяжести:  $Fr=v^2/gLleg$ , где v – скорость передвижения вперед, g – гравитационное ускорение, Lleg – длина нижней конечности) и при разных уровнях силы тяжести (0,25-1,0G) испытуемые ходили почти с одинаковым отношением времени контакта к времени цикла шага, но с

разной относительной длиной шага (*Ls/Lleg*, где *Ls* – длина шага). В условиях наименьшей силы тяжести (0,25G) испытуемые ходили с меньшим на 10% коэффициентом отношения времени контакта к времени шага и более короткой на 16% относительной длиной шага.

В проанализированных нами литературных источниках оказалось недостаточно публикаций, посвященных изучению характеристик локомоций на вертикальной беговой дорожке. J.K. De Witt et al. (2008) провели сравнение двух методов создания внешней нагрузки: эластичные банджи (пассивное упругое устройство, используется в настоящее время космонавтами и астронавтами на Международной космической станции) и нагрузочное устройство с линейным двигателем (активное электромеханическое). Помимо этого, задачей данной работы являлся сравнительный анализ характеристик ходьбы и бега при двух уровнях внешней нагрузки (притяга к полотну беговой дорожки): 55% и 90% веса тела. Согласно полученным результатам, между величинами притяга было мало различий в кинематике и мышечной активности. Эффектов кинематической или мышечной активности при изменении величины притяга также не наблюдалось, за исключением угла сгибания тазобедренного сустава при ходьбе.

Среди отечественных публикаций в работе Н.Ю. Лысовой и др. (2020) представлены результаты оценки физической работоспособности на вертикальной беговой дорожке испытуемых в эксперименте с 21-суточной «сухой» иммерсией. Выполнение физической нагрузки после 21-суточной иммерсии на вертикальной дорожке с осевой нагрузкой от 64 до 87% веса тела сопровождается изменениями показателей сердечной деятельности – увеличением пульсовой стоимости при физической нагрузке и снижением функциональных возможностей систем организма, лимитирующих и обеспечивающих физическую работоспособность человека.

Упомянутая выше система для минимизации гравитационного воздействия и облегчения выполнения шагательных движений в горизонтальном положении лежа на боку, согласно литературным данным, используется в основном для изучения вызванной локомоторной активности. В частности, подобные установки

использовались в цикле работ под руководством Ю.П. Герасименко и Р.М. Городничева Были изучены механизмы рецепторов активации опорнодвигательного аппарата и стимуляции спинного мозга в регуляции локомоторного поведения у лиц, не имеющих отклонений в состоянии здоровья (Щербакова и др., 2016); изучены реакции дыхательной системы на шагательные движения, вызванные чрескожной электростимуляцией спинного мозга и произвольные шагательные движения (Миняева и др., 2016); проведено сопоставление паттернов активации селективных моторных пулов и кинематических характеристик, возникающих в ответ на механическую стимуляцию стоп и/или чрескожную спинальную электростимуляцию, регулирующую постуральную и локомоторную функции (Герасименко и др., 2017).

# 1.3 Влияние физических нагрузок в условиях гравитационной разгрузки на функциональное состояние опорно-двигательного аппарата человека

Исследования, проведенные на спортсменах и других группах добровольцев, подвергаемых различным уровням гравитационной разгрузки, показали, что разгрузка опорно-двигательного аппарата может оказывать влияние на эффективность тренировок, функциональность опорно-двигательного аппарата и адаптацию к физическим нагрузкам. Изучение этих механизмов адаптации может быть полезным для разработки методов тренировки, физической активности и реабилитации.

Основным «двигателем» опорно-двигательного аппарата являются скелетные мышцы, которые составляют 30-40% от массы тела человека (Kim et al., 2016). Мышцы необходимы человеку для перемещений тела в пространстве и противодействия гравитации. В отсутствие гравитации (в условиях космического полета) необходимость поддержания вертикальной позы снижается до минимума. Таким образом, в мышцах, прежде всего антигравитационных, развиваются атрофические процессы (Edgerton et al., 1995; Goubel, 1997; Widrick et al., 1999, 2001).

Функциональные перестройки мышечного аппарата в условиях опорной разгрузки сопровождаются негативными изменениями со стороны физической работоспособности. Снижение уровня физической работоспособности зависит не только от состояния скелетных мышц, но также от состояния дыхательной и сердечно-сосудистой систем. Хотя конечными потребителями кислорода, который транспортируется этими системами, являются скелетные мышцы.

Оценка физической работоспособности в условиях космического полета проводится с использованием бортовых тренажерных устройств (беговая дорожка, велоэргометр). После завершения космического полета для проведения функциональных тестов могут использоваться также бортовые тренажеры и нагрузочные устройства, широко используемые в спортивной медицине и клинической практике. В самом начале космической эры продолжительность космических полетов составляла не более 7 суток. Увеличение частоты, продолжительности полетов и количества космонавтов, совершивших полеты в космос, способствовало развитию системы медицинского обеспечения космических полетов. Также стало очевидным негативное влияние на организм человека факторов космического полета, в частности, на скелетно-мышечную систему (Волынкин и др., 1963; Воробьев и др., 1969; Богданов и др., 1971; Чекирда и Еремин, 1974; Корво и др., 1983; Григорьева и Козловская, 1987; Paloski et al., 1994; Шенкман и др., 1999; Miller et al., 2010).

Разработка системы физических упражнений применительно к использованию в космическом полете началась в 60-е годы в модельных исследованиях с 70-суточной и 100-суточной гипокинезией с участием добровольцев. Помимо основной задачи физических упражнений, а именно: сохранения физических кондиций в условиях невесомости и сохранения ортостатической устойчивости при обратном возвращении к земным условиям были необходимы специальные воздействия на сосуды нижних конечностей (Волошин и др., 1969; Генин и др., 1969; Генин и Какурин, 1972).

В дальнейшем подтверждение о необходимости применения физических упражнений во время пребывания в невесомости было получено при реализации космической программы NASA «Скайлэб», в рамках которой было выполнено три основных экспедиции. Основная задача программы «Скайлэб» состояла в изучении адаптационных возможностей человека к условиям космического орбитального полета и проведение научных исследований. Под индексом «Скайлэб-1» подразумевается технический запуск самой орбитальной станции «Скайлэб» 14.05.1973 г. Первая экспедиция SL-2 («Скайлэб-2») была самой короткой продолжительности – 28 суток. Продолжительность второй экспедиции SL-3 («Скайлэб-3») была увеличена до 59 суток. Третья экспедиция SL-4 («Скайлэб-4») по продолжительности превышала первую в 3 раза – 84 дня (Michel et al., 1976).

В полете первой экспедиции на борту орбитальной станции астронавты использовали только велоэргометр для физических тренировок. К моменту

проведения мышечного тестирования на 5-е сутки после полета было отмечено значительное восстановление мышечных функций, однако снижение силы мышц-разгибателей нижних конечностей достигало 25% по сравнению с предполетными показателями. Для компенсации дефицита мышечных нагрузок в полете второй экспедиции были разработаны два резистивных тренажера «МК-І» и «МК-II». Астронавты использовали «МК-I» и «МК-II» для силовых упражнений на мышцы рук, ног и туловища. Наряду с этим продолжительность тренировок на велоэргометре была увеличена в два раза. Однако комплекс силовых тренировок и аэробных циклических нагрузок на велоэргометре не позволил астронавтам значительно улучшить состояние мышечного аппарата после полета. Снижение силы мышц, объема нижних конечностей и веса тела оставалось на уровне первой экспедиции. На протяжении полета третьей экспедиции астронавты использовали для тренировок велоэргометр и тренажеры «МК-I» и «МК-II» в том же объеме, что и во второй экспедиции. В связи с включением в программу экспедиции «Скайлэб-4» внекорабельной деятельности, система физических тренировок экипажа были дополнена беговыми тренировками. Для беговых тренировок астронавты использовали систему из четырех резиновых банджей, прикрепленных к плечевым и поясным ремням и к корпусу беговой дорожки, что создавало осевую нагрузку до 80 килограммов. Конфигурация банджей позволяла выполнять на беговой дорожке такие локомоции, как ходьба или бег по наклонной поверхности. Согласно отчетным документам по результатам миссии упражнения на беговой дорожке занимали всего около 10 минут в день и не являлись основными для экипажа (Thornton and Rummel, 1977). Однако снижение силовых возможностей мышц нижних конечностей после возвращения астронавтов после 84-суточного орбитального полета оказалось существенно меньше, чем в 59-суточном полете экспедиции «Скайлэб-3» и не превышало 10% по сравнению с предполетным уровнем (Thornton and Rummel, 1977).

Таким образом, анализ результатов, полученных после завершения трех космических экспедиций различной продолжительности с применением разного объема и направленности физических упражнений показал, что физические

упражнения на беговой дорожке более эффективны по сравнению с тренировками низкой интенсивности (на велоэргометре). Действительно, даже включение 10 минут беговых тренировок при увеличении продолжительности полета до 84 суток препятствовало в послеполетном периоде потерям массы тела, мышечной силы и объема нижних конечностей.

На современном этапе пилотируемой космонавтики, к которому можно отнести период с начала эксплуатации Международной космической станции, осуществляется непрерывный поиск эффективных средств И методов профилактики при различных режимах тренировок космонавтов на функционирование физиологических систем организма человека.

Целью одного из таких исследований являлось изучение влияния интенсивности стимуляции рецепторов опоры при беговых тренировках на протяжении длительных космических полетов на послеполетные изменения электромиографической стоимости ходьбы (Фомина и др., 2021). По результатам исследования был сделал предварительный вывод о том, что увеличение времени взаимодействия с опорой в длительных космических полетах способствовало меньшему увеличению электромиографической стоимости камбаловидной мышцы в послеполетном периоде. Этим же коллективом авторов у группы из 10 космонавтов были определены индивидуальные особенности опорных реакций, регистрируемых при выполнении беговых тренировок в активном и пассивном режимах (Фомина и др., 2017). При этом послеполетные изменения в нейромышечной системе космонавтов находятся в зависимости от индивидуальных величин опорных реакций и интенсивности стимуляции опорного входа во время локомоторных тренировок в полете (Фомина и др., 2017).

Выполнение резистивных тренировок с использованием силового тренажера демонстрирует высокую профилактическую эффективность в снижении потерь минеральной плотности костной ткани после длительных космических полетов. Силовые тренировки, выполняемые через день, являются эффективным средством, препятствующим снижению минеральной плотности костной ткани после длительных космических полетов (Кукоба и др., 2018).
Подтверждение эффективности высокой интенсивности беговых тренировок силовой тренажерах получила группа авторов NASA И нагрузки на (Scott et al., 2023). В данной работе выполнен ретроспективный анализ тренировок 46 астронавтов (37 мужчин, 9 женщин) во время космических полетов на МКС. Длительность полетов составляла 178±48 дней. Различия в интенсивности физических упражнений были обусловлены техническими особенностями тренажерных устройств на борту станции. Первое поколение тренажеров – беговая дорожка TVIS и силовой тренажер iRED были ограничены по скорости (максимум до 16 км/ч) и нагрузке (максимум 136 кг) (Loehr et al., 2015). В связи с этим выполнялись беговые тренировки большой продолжительности (~ 110 мин/день) и умеренной интенсивности (55-75% от VO<sub>2</sub> или максимума повторений) (Trappe et al., 2009). Отмечалось, что значительные объемы физических тренировок не предотвращали потери минеральной плотности костной ткани (Leblanc et al., 2013), мышечной атрофии (Trappe et al., 2009) и снижение кардиореспираторной работоспособности (Moore et al., 2014). С модернизацией тренажерных устройств (замена TVIS на T2 и iRED на ARED) максимальная скорость увеличилась до 19,3 км/ч, нагрузка на силовом тренажере – до 272 кг. Использование упражнений высокой интенсивности у 12 астронавтов способствовало значительно меньшему снижению минеральной плотности костей, мышечной силы и выносливости, а также работоспособности по сравнению с астронавтами, которые тренировались на iRED и TVIS (English et al., 2015, 2020).

Не менее масштабное исследование было выполнено специалистами Института медико-биологических проблем (Фомина и др., 2016). У 15 космонавтов проведен сравнительный анализ эффективности интенсивных интервальных тренировок (рекомендуемый режим тренировок) и непрерывных тренировок малой интенсивности. В качестве критериев эффективности тренировок оценивали эргономические, метаболические и физиологические показатели выполнения нагрузочного теста на беговой дорожке на разных этапах космического полета. В работе показано преимущество интервальных беговых тренировок. Основные показатели, отражающие уровень физической работоспособности (максимальная скорость бега, физиологическая стоимость, уровень лактата капиллярной крови) практически не имели отличий от предполетных значений. Таким образом, было получено подтверждение о более высокой эффективности интервальных тренировок по сравнению с равномерными тренировками аэробной направленности на показатели физической работоспособности (Фомина и др., 2016).

Необходимость регулярных физических тренировок изучалась и в наземных модельных экспериментах. Прежде всего, подобные исследования выполнялись в экспериментах с длительной антиортостатической гипокинезией. В этом плане эксперименты с постельной гипокинезией имеют определенное преимущество перед моделью «сухой» иммерсии. В условиях иммерсии для осуществления какихлибо мероприятий в большинстве случаев требуется извлечение испытуемого из В условиях иммерсионной ванны. экспериментального исследования С антиортостатической гипокинезией выполнение каких-либо манипуляций с выполнение физических упражнений испытуемым, даже при наличии соответствующего оборудования возможно с сохранением антиортостатического положения.

В эксперименте с годичной антиортостатической гипокинезией выполнение физических тренировок, приближенных по структуре к бортовым тренировкам космонавтов, нивелировало снижение скоростно-силовых возможностей испытуемых (Маркин и др., 2018). К 120 суткам экспериментального воздействия в группе «чистой» АНОГ снижение силовых характеристик составляло 20-40%. В группе с физическими тренировками скоростно-силовые свойства мышц, их работоспособность и выносливость снижались кратно меньше – до 15-20%.

Наряду с произвольными мышечными сокращения на 120 сутки постельного режима снижались и характеристики вызванных мышечных сокращений. Однако применение в качестве мер профилактики физических упражнений в ходе АНОГ обусловливало гораздо меньшие изменения силовых возможностей (Koryak, 1994).

Высокоинтенсивные интервальные и аэробные тренировки в сочетании с силовыми упражнениями (Ploutz-Snyder et al., 2014) составляли комплекс мер

профилактики 70-суточной В экспериментальном исследовании с (Cromwell al., антиортостатической гипокинезией et 2018). Испытуемые тренировались 6 дней в неделю. Интервальные тренировки выполнялись на вертикальной беговой дорожке с осевой нагрузкой до 75% веса тела. Для выполнения непрерывных аэробных тренировок использовали велоэргометр. Силовые упражнения испытуемые выполняли в горизонтальном положении на специально изготовленном устройстве.

Полученные в дальнейшем результаты исследования показали отсутствие существенного влияния гипокинезии на когнитивные функции, при этом зрительная зависимость при выполнении тестирующих процедур оставалась стабильной в контрольной группе. Кроме того, длительное снижение двигательной постельного активности В условиях режима приводило к изменениям сенсомоторных характеристик (функциональная подвижность и способность сохранять равновесие). Аэробные упражнения и упражнения с отягощениями частично смягчали влияние антиортостатической гипокинезии на показатели функциональной подвижности способствовали И уменьшению времени восстановления после гипокинезии (Koppelmans et al., 2015).

#### Резюме к Главе 1

Таким образом, анализ литературных источников по теме диссертации свидетельствует об ухудшении показателей, характеризующих состояние опорнодвигательного аппарата, обусловленное гравитационной разгрузкой, будь то космический полет или условия наземного модельного исследования.

За многолетнюю историю пилотируемой космонавтики накоплен большой фактический материал об особенностях функционального состояния опорнодвигательного аппарата в условиях гравитационной разгрузки различного генеза. Вместе с тем следует отметить, что в большинстве работ авторы рассматривают изменения В отдельных характеристиках произвольных движений (кинематические, электромиографические, пространственно-временные, опорные реакции). Соответственно, работ, В которых комплексно анализируются вышеуказанные характеристики локомоций или скоростно-силовых упражнений, недостаточно.

Обзор источников литературы, в которых представлены сведения о влиянии физических нагрузок в условиях гравитационной разгрузки на состояние опорнодвигательного аппарата, показал значительное многообразие используемых режимов тренировок как на протяжении космических полетов, так и при наземном моделировании его факторов (прежде всего, безопорности). Однако следует отметить, что комплекс негативных изменений, неизбежно происходящих в различных системах организма человека, до настоящего времени не удается полностью предотвратить. Вместе с тем, определенные виды физических упражнений, а также их структура и периодичность планирования показывают высокую профилактическую эффективность в модельных экспериментальных исследованиях, которая отражается в значительно менее выраженных изменениях функционального состояния не только опорно-двигательного аппарата, но организма в целом. Наряду с этим, в условиях реального космического полета предпринята попытка изучения эффективности режимов физических тренировок только на уровень физической работоспособности космонавтов в послеполетном периоде. При этом состояние опорно-двигательного аппарата и, особенно,

динамика восстановления двигательных функций в послеполетном периоде остается неизученной.

Исследования механизмов адаптации опорно-двигательного аппарата человека при различных уровнях гравитационной разгрузки являются важной областью исследований. Понимание этих механизмов может помочь в разработке новых средств и методов профилактики, тренировок и реабилитации, а также применение их в послеполетном периоде для восстановления работоспособности космонавтов. Дальнейшие исследования в развитии этой области позволят значительно расширить знания о механизмах адаптации и оптимизации функции организма человека в различных гравитационных условиях.

# ГЛАВА 2

# МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

# 2.1 Общие принципы организации экспериментальных исследований

Исследования в рамках диссертационной работы были выполнены с участием 146 добровольцев. Из них 137 человек являлись представителями мужского пола и 9 человека – женского пола. Исследования проведены на базе научных организаций: Государственный научный центр РФ – Институт медикобиологических проблем Российской академии наук, Федеральный научноклинический центр специализированных видов медицинской помоши И медицинских технологий ФМБА России, Федеральный научный центр физической культуры и спорта. Программа каждого экспериментального исследования была одобрена Комиссией по биомедицинской этике организаций, на базе которых были выполнены исследования и реализована в полном соответствии с международными нормами Хельсинской декларации (Смирнова и Ильин, 2017). Все испытуемые были ознакомлены с программой исследований и подписали добровольное письменное согласие на участие в исследованиях. Обязательным для испытуемых условием участия в исследованиях являлось положительное заключение врачебноэкспертной комиссии о состоянии их здоровья.

#### 2.2 Объём исследований

Для выполнения поставленных в диссертационной работе задач необходимо было провести шесть блоков исследований. Направление исследований и их продолжительность, контингент испытуемых и циклограмма исследований представлены в Таблице 1.

N₂	Раздел исследований	Продолжительность	Количество		Циклограмма
_/_		экспозиции,	обследуемых		исследования
п/п		cuma	лиц		
		Сутки			
	-		Муж.	Жен.	-
1	Влияние длительных космических				До полета, на
	полетов на биомеханические	150-199	18	-	3, 7 и 10
	характеристики ходьбы человека	1.0 1.77	10		сутки после
					KII
2	Влияние иммерсионной				До СИ, на 2
	гипокинезии на функциональное				сутки после
	состояние опорно-двигательного	5	-	9	СИ
	аппарата человека				
3	Функциональное состояние				До АНОГ, на
	опорно-двигательного аппарата				1, 3 сутки
	человека в условиях	3, 21	28	-	после АНОГ
	антиортостатической гипокинезии				
4	Функциональное состояние				До ОГ, на 1
	опорно-двигательного аппарата				сутки после
	человека в условиях наземного				ОГ
	моделирования физиологических	7, 14	30	-	
	эффектов лунной гравитации				
	методом ортостатической				
	гипокинезии				
5	Влияние последовательного				До
	воздействия анти- и				гипокинезии,
	ортостатической гипокинезии на			-	на 1 сутки
	функциональное состояние	10, 21	22		после
	опорно-двигательного аппарата				гипокинезии
	человека				
6	Особенности организации				
	локомоций человека в условиях				0
	различной по величине				тестипование
	гравитационной разгрузки опорно-	Менее 1*	39	-	тестирование
	двигательного аппарата методом				
	вертикального вывешивания				

Таблица 1. Объем экспери	иментального материала
--------------------------	------------------------

П р и м е ч а н и е: \* – при проведении исследований с вертикальным вывешиванием испытуемые посещали экспериментальный стенд однократно для проведения тестирования, продолжительность которого составляла около 60 минут.

## 2.3 Характеристика экспериментальных условий

2.3.1 Космические полеты

Результаты пред- и послеполетных исследований с участием космонавтов позволили оценить динамику восстановления биомеханических характеристик нормальной ходьбы в послеполетном периоде на основе сравнительного анализа биомеханических характеристик ходьбы.

В исследовании приняли участие 18 космонавтов (M±SD: 44,1±5,3 лет, 81,6±7,5 кг, 179,8±5,1 см). Продолжительность космических полетов составляла 178±16 суток (M±SD).

В исследованиях с участием космонавтов накануне тестирования исключались физические нагрузки и тестирования.

До длительных космических полетов космонавты выполняли тестирование за 30-45 суток и после его завершения на 3, 7, а также 10 сутки. Тестирование состояло из ходьбы в темпе 90 шагов/минуту, темп задавали метрономом. В каждом исследовании в заданном темпе выполнялось 5-10 попыток ходьбы на отрезке 5-6 метров.

На протяжении космических полетов космонавты выполняли тренировки на беговых дорожках TVIS (McCrory et al., 1999) или T2, на велоэргометрах, расположенных в российском сегменте MKC – BБ-3/BБ-3M и в американском сегменте – CEVIS, а также тренажерах для резистивных силовых упражнений ARED. Согласно российской системе профилактики, тренировки на беговой дорожке на протяжении длительных космических полетов выполняются ежедневно и являются основным средством профилактики воздействия невесомости на организм человека (Kozlovskaya et al., 1995; Козловская и др., 2001, 2011, 2013; Фомина и др., 2016). На заключительном этапе космического полета (за 3-4 недели до посадки) космонавтам рекомендуется выполнять тренировки на беговой дорожке два раза в день.

# 2.3.2 Модель «сухой» иммерсии

Моделирование физиологических эффектов невесомости с использованием модели «сухой» иммерсии является общепризнанным методом в космической медицине (Козловская, 2008). В начале 1970-х годов Е.Б. Шульженко и И.Ф. Вилл-Вильямс разработали в Институте медико-биологических проблем модель «сухой» иммерсии (Шульженко и Виль-Вильямс, 1975). Модель предполагает погружение испытуемого в положении лежа на спине в глубокую ванну с термонейтральной водой (около 32-34,5°C) до уровня шеи. При этом испытуемый отделен от воды водонепроницаемой тканью (Navasiolava et al., 2011; Tomilovskaya et al., 2021) (Рисунок 1).



Рисунок 1 – Положение испытуемого иммерсионной ванне

Исследования в «сухой» иммерсии были выполнены с участием 9 женщиндобровольцев (M±SD: 30,2±5,2 лет, 60,6±12,3 кг, 165,5±6,1 см). Согласно программе экспериментального исследования продолжительность иммерсионной гипокинезии составляла 5 суток.

В иммерсионном эксперименте состояние опорно-двигательного аппарата нижних конечностей оценивали с использованием метода изокинетической

динамометрии. Тестирование проводили в фоновом периоде до погружения испытуемых в иммерсионную ванну и на 2 сутки периода последействия. Подробное описание методики проведения изокинетической динамометрии будет представлено в последующих разделах диссертационной работы.

# 2.3.3 Антиортостатическая гипокинезия

Антиортостатическая гипокинезия (АНОГ) с отрицательным углом наклона испытуемого относительно горизонта также тела является одним ИЗ распространенных способов длительного моделирования влияния факторов невесомости на человеческий организм в наземных условиях (Voskresenskiy et al., 1972; Коваленко, 1977; Коваленко и Гуровский, 1980). Наиболее распространенный в настоящее время метод моделирования физиологических эффектов невесомости -гипокинезия с углом наклона тела относительно горизонта -6 градусов, который признан как международный стандарт (Smith et al., 2011; Pandiarajan and Hargens, 2020).

В исследованиях с антиортостатической гипокинезией выполнено три экспериментальных серии. В первой серии изучали влияние антиортостатической гипокинезии на биомеханические характеристики ходьбы, продолжительность экспериментального воздействия составляла 21 сутки. В ней приняли участие 10 практически здоровых добровольцев-мужчин (M±SD:  $23,2\pm3,2$  лет,  $76,5\pm7,7$  кг,  $172,2\pm6,3$  см). Тестирование, которое включало ходьбу в темпе 60 и 120 шагов/минуту на беговой дорожке H/P/Cosmos Mercury 4.0 (H/P/Cosmos sports & medical gmbh, Германия) выполняли до АНОГ и на 1 сутки после завершения АНОГ.

Вторая серия исследований с 21-суточной АНОГ с участием 10 добровольцев-мужчин (M±SD: 30,7±5,4 лет, 78,0±8,5 кг, 179,7±5,3 см) была направлена на оценку состояния мышечного аппарата нижних конечностей после воздействия длительной АНОГ по результатам скоростно-силового тестирования. Скоростно-силовое тестирование выполняли перед началом эксперимента и на 3 сутки после его завершения.

Третья серия была направлена на изучение АНОГ на электромиографические характеристики циклических локомоций и выполнена с участием 6 добровольцевиспытуемых (M±SD: 29,3±7,4 лет, 78,5±9,1 кг, 175,8±5,6 см), которые находились на протяжении 3 суток в условиях гипокинезии с углом наклона -6 градусов относительно горизонта. В качестве тестового протокола был выбран 3-ступенчатый тест с возрастающей нагрузкой на велоэргометре с 5-ти минутными площадками на уровне 125, 150 и 175 Вт.

## 2.3.4 Ортостатическая гипокинезия

Принцип модели ортостатической гипокинезии основан на изменении гравитационной составляющей гидростатического давления крови, которая соответствует вертикальному положению тела человека в условиях земной гравитации (Рисунок 2). В условиях ортостатической гипокинезии происходит также изменение весовой нагрузки на опорно-двигательный аппарат до величин, которые будут соответствовать весовой нагрузке при нахождении человека на небесном теле с пониженным уровнем гравитации. В свою очередь, изменение гравитационной составляющей гидростатического давления крови и весовой нагрузки возможно достичь путем изменения угла вектора силы тяжести. Для получения действия силы тяжести на поверхности Луны (0.167F), где F – сила тяжести на Земле, необходимо изменить угол наклона тела человека относительно горизонта. В соответствии с математическими расчетами этот угол равен +9,6 градуса (Cavanagh et al., 2013; Баранов и др., 2014, 2015).



Рисунок 2 – Расчеты и методология обоснования модели ортостатической гипокинезии

Для проведения этого экспериментального исследования был разработан многофункциональный стенд, который был спроектирован Государственным научным центром РФ – Институтом медико-биологических проблем Российской академии наук совместно с ООО «Спортмедтехнологии». Конструктивная особенность данного стенда заключается в том, что посредством изменения угла наклона и обезвешивания подвижного основания ложемента имеется возможность моделировать физиологические эффекты гипогравитации до величины 1/6G. При этом масса самого ложемента принимается равной нолю, а испытуемый оказывает давление стопами на опорную площадку стенда, равное ≈ 1/6 веса тела (Рисунок 3).



Рисунок 3 – 3-D макет многофункционального стенда. Предоставлено ООО «Спортмедтехнологии»

48

Выполнено две серии исследований с ортостатической гипокинезией: 14-суточная и 7-суточная.

В 14-суточном исследовании 24 мужчин-добровольцев (M±SD: 25,1±5,2 лет, 77,7±6,7 кг, 179,7±6,3 см) разделили до начала эксперимента на две группы: с постоянным и переменным углом наклона тела в ходе экспериментального воздействия. Группа с постоянным углом наклона тела (n=12) в течение 14 суток находилась в условиях ортостатической гипокинезии с постоянным углом наклона тела относительно горизонта +9,6 градуса. Для второй группы (n=12) угол наклона тела относительно горизонта изменяли в течение суток: с 7.00 до 23.00 – ортостатическое положение углом наклона тела +9,6°, с 23.00 до 7.00 – горизонтальное положение. Локомоторные тесты на беговой дорожке (ходьба, 4,5 км/ч; бег, 10 км/ч) испытуемые выполняли до гипокинезии и на первые сутки после ее завершения. При выполнении тестов регистрировали кинематические, электромиографические, пространственно-временные характеристики локомоций, а также опорные реакции.

Оценку скоростно-силовых характеристик мышечного аппарата нижних конечностей проводили с использованием тестирования на динамометре «Con-Trex» – модуль LP» при четырех диапазонах скоростей: 0,1, 0,3, 0,5 и 0,7 м/с. Тестирование выполняли до гипокинезии и на первые сутки после ее завершения.

В 7-суточном эксперименте приняли участие 6 практически здоровых добровольцев (M±SD: 23,2±2,4 лет, 82,5±7,4 кг, 183,7±6,2 см), которые находились на протяжении 7 суток в ортостатическом положении с углом наклона +9,6 градусов относительно горизонта. В качестве тестового протокола был выбран 3-ступенчатый тест с возрастающей нагрузкой на велоэргометре с 5-ти минутными площадками 125, 150 и 175 Вт.

2.3.5 Последовательное воздействие анти- и ортостатической гипокинезии

Использование модели последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии обусловлено следующим. При пилотируемом полете к спутнику Земли Луне космонавты будут испытывать несколько уровней гравитации. При переходе от земной гравитации к невесомости – перегрузки 3,0-4,5 G во время старта; действие невесомости в течение 3-4 суток при перелете от Земли к Луне; действие лунной гипогравитации величиной 1/6G на поверхности Луны (Baranov et al., 2016).

Таким образом, перевод испытуемых в положение АНОГ с углом наклона -6 градусов позволяет моделировать физиологические эффекты невесомости при полете к Луне. При переводе испытуемых в ортостатическое положение с углом наклона +9,6 градусов моделируются физиологические эффекты лунной гравитации.

С использованием модели последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии выполнены две серии экспериментов различной продолжительности.

Первая серия проведена с участием 12 испытуемых-добровольцев (M±SD:  $25,4\pm5,2$  лет,  $78,1\pm6,6$  кг,  $179,1\pm5,3$  см). На первые 5 суток экспериментального воздействия испытуемых переводили в положении АНОГ с углом наклона тела -6 градусов. Начиная с 5-х и на протяжении последующих 16-ти суток – в положение ортостатической гипокинезии с углом наклона тела +9,6 градуса с 7.00 до 23.00 и горизонтальное положение с 23.00 до 7.00. Тестирование, которое включало ходьбу в темпе 60 и 120 шагов/минуту на беговой дорожке H/P/Cosmos Mercury 4.0 (H/P/Cosmos sports & medical gmbh, Германия) выполняли до гипокинезии и на 1 сутки после завершения экспериментального воздействия.

Во второй серии исследований приняли участие 12 практически здоровых испытуемых-добровольцев (M±SD: 25,7±4,1 лет, 75,7±7,8 кг, 179,3±6,2 см). На первые трое суток экспериментального воздействия испытуемых переводили в положении АНОГ с углом наклона тела -6 градусов. На протяжении последующих 7-ми суток – в положение ортостатической гипокинезии с углом наклона тела +9,6 градуса с 7.00 до 23.00 и горизонтальное положение с 23.00 до 7.00. Профилактическую эффективность тренировок на велоэргометре в условиях последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии оценивали

на двух группах испытуемых по 6 человек каждая: «Контроль» и «Тренировка». В группе «Контроль» гипокинезия была «чистой», т.е. без применения каких-либо дополнительных воздействий. Испытуемые группы «Тренировка» начиная с четвертых суток гипокинезии (т.е. после перевода из антиортостатического ортостатическое) выполняли положения В ежедневные тренировки на велоэргометре. За основу тренировочной программы использовали методику тренировок космонавтов на протяжении длительных космических полетов – 4-дневный тренировочный микроцикл (Козловская и др., 2011). Подробное описание протоколов физических тренировок будет представлено в следующих разделах диссертационной работы.

До и на первые сутки после гипокинезии выполняли тестирование на беговой дорожке – ходьбу со скоростью 3,5 км/ч с разными углами наклона полотна беговой дорожки: горизонтальное положение (0 градусов), а также с положительным и отрицательным углом наклона полотна беговой дорожки +/- 3 градуса, +/- 6 градусов, +/- 9 градусов и +/-12 градусов. Во время выполнения тестирования регистрировали кинематические и электромиографические характеристики ходьбы. Скоростно-силовое тестирование мышц-разгибателей коленного сустава выполняли в изокинетическом режиме динамометра при угловых скоростях 300, 240, 180, 120 и 60 град/с.

# 2.3.6 Разгрузка опорно-двигательного аппарата методом вертикального

#### вывешивания

В экспериментальных исследованиях с изучением биомеханических особенностей локомоций при разгрузке опорно-двигательного аппарата выполнено два экспериментальных блока:

1) исследование характеристик ходьбы при разгрузке опорно-двигательного аппарата до 38% и 17% веса тела;

2) исследование характеристик ходьбы и бега при разгрузке опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела.

51

# Особенности организации ходьбы при разгрузке опорно-двигательного аппарата до 38% и 17% веса тела

В исследованиях приняли участие 15 добровольцев-мужчин (M±SD: 26,7±4,2 лет, 78,5±6,6 кг, 179,7±6,3 см). Тестирование на беговой дорожке H/P/Cosmos Mercury 4.0 (H/P/Cosmos sports & medical gmbh, Германия) включало: выполнение нормальной ходьбы при 100% веса тела; ходьбы с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 38% веса тела – соответствует условиям на поверхности Марса; ходьбы с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 17% веса тела – соответствует условиям на поверхности Луны. Темп для всех видов ходьбы составлял 90 шагов/минуту.

# Биомеханические характеристики ходьбы и бега при разгрузке опорнодвигательного аппарата до 70% веса тела

В исследовании приняли участие 24 практически здоровых добровольца мужского пола (M±SD:  $25,1\pm5,2$  лет,  $77,7\pm6,7$  кг,  $176,4\pm5,5$  см). Тестирование на беговой дорожке H/P/Cosmos Mercury 4.0 (H/P/Cosmos sports & medical gmbh, Германия) включало выполнение локомоций при 100% веса тела и с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела. Выбор величины весовой разгрузки до 70% веса тела был обусловлен тем, что на протяжении длительных космических полетов космонавтам при выполнении физических тренировок рекомендовано создавать величину притяга до 70% веса тела (Фомина и др., 2018).

Как для первого экспериментального блока (100%, 38% и 17% веса тела), так и для второго (100% и 70% веса тела) испытуемые посещали лабораторию однократно для выполнения локомоторных тестов. Тестирование выполняли в два этапа. На первом этапе проводили тренировку испытуемых с целью их адаптации к непривычным для них локомоциям на беговой дорожке и приобретения испытуемыми устойчивого навыка ходьбы и бега по полотну беговой дорожки без излишнего напряжения основных мышечных групп. После отдыха приступали ко второму этапу тестирования. Массу тела испытуемых, относительно которой создавали необходимую величину разгрузки, определяли с использованием платформ Kistler (Kistler Group, Швейцария) под полотном беговой дорожки. Необходимую разгрузки опорно-двигательного величину аппарата воспроизводили с использованием системы H/P/Cosmos-Airwalk (H/P/Cosmos sports & medical gmbh, Германия). В ходе второго этапа тестирования испытуемые выполняли локомоции на беговой дорожке в течение 10-15 минут с регистрацией биомеханических характеристик движений. Продолжительность записи биомеханической информации составила 30 секунд для ходьбы (регистрировали 15-20 двойных шагов) и 20 секунд для бега (регистрировали 25-27 двойных шагов).

#### 2.4 Методы исследования

# 2.4.1 Видеоанализ движений

Для регистрации и анализа биомеханической информации для всех видов локомоций (ходьба, бег, велоэргометрия) использовали аппаратно-программный комплекс «Видеоанализ-3D Биософт» (НМФ «Биософт», Россия).

Для регистрации движений в суставах нижних конечностей использовали светоотражающие маркеры, установленные на латеральных проекциях осей вращений плечевого, тазобедренного, коленного и голеностопного суставов, а также в области пятой плюсневой кости. С помощью программного обеспечения рассчитывали трехмерные координаты относительно инерциального базиса (X, Y, Z). Ось Y – продольная ось, направленная по ходу движения. Ось Z – вертикальная ось. Ось X – перпендикулярна осям Y и Z. При анализе биомеханической информации рассчитывали амплитуду угловых перемещений в суставах. В тазобедренном суставе анализировали угол, образованный маркерами плечевого, тазобедренного и коленного суставов (угол «плечо-таз-колено»), в коленном суставе – образованный маркерами тазобедренного, коленного и голеностопного суставов (угол «таз-колено-голеностоп»), в голеностопном суставе – образованный маркерами коленного, голеностопного суставов и пятой плюсневой кости (угол «колено-голеностоп-стопа») (Рисунок 4).



ТБС – тазобедренный сустав, КС – коленный сустав, ГС – голеностопный сустав, УНТ – угол наклона туловища. Светоотражающие маркеры: 1 – плечевой сустав; 2 – тазобедренный сустав; 3 – коленный сустав; 4 – голеностопный сустав; 5 – плюснефаланговый сустав.

Рисунок 4 – Кинематическая модель тела человека и направление отсчета межзвенных углов в суставах

В настоящем исследовании был принят следующий фазовый состав ходьбы: фаза постановки стопы на опору, фаза амортизации (срединной опоры), фаза отталкивания, фаза маха (перенос ноги).

Угол наклона туловища рассчитывали между отрезком «*плечо-таз*» и вертикальной осью, проходящей через центр тазобедренного сустава. Расстояние от постановки стопы в начале шага до постановки стопы в начале следующего шага, рассчитанное по перемещению координат Y маркера голеностопного сустава, принимали как длину двойного шага.

Цикл двойного шага определяется как интервал между двумя последовательными «вхождениями» одного из повторяющихся событий (фазы, моменты) при ходьбе (Whittle, 2007; Birch et al., 2015). Мы принимали, что цикл двойного шага начинается с первоначального контакта с опорой левой стопы и продолжается до следующего контакта левой стопы с опорой. Для анализа биомеханических характеристик локомоций использовали следующие термины для определения фаз и моментов в цикле двойного шага (Рисунок 5) (Шпаков и Воронов, 2017):

1. Пяточный контакт – постановка стопы на опору (первый пик опорной реакции).

- 2. Полный контакт подошвенной поверхности стопы с опорной поверхностью.
- 3. Момент «вертикали».
- 4. Момент отрыва пятки от опоры (начало отталкивания).
- 5. Момент отрыва стопы, завершение отталкивания (второй пик опорной реакции).
- 6. Момент прохождения стопы маховой ноги в плоскости опорной ноги.
- 7. Пяточный контакт при постановке стопы на опору (начало следующего шага).



Условные обозначения: см. в тексте выше.

Рисунок 5 – Положение нижних конечностей в цикле двойного шага (на примере с расположением светоотражающих маркеров левой половине тела)

При обработке биомеханической информации анализировали амплитуду угловых перемещений в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах в цикле двойного шага и фазовые траектории. При построении фазовых траекторий угол в суставе откладывали по оси абсцисс, угловую скорость – по оси ординат.

Кинематические характеристики локомоций подвержены большому влиянию индивидуальных значений и зависят от антропометрических данных испытуемых. В связи этим при анализе биомеханической информации приходится сталкиваться с высокой вариативностью регистрируемых характеристик. Учитывая вышесказанное, при обработке биомеханических характеристик локомоций длительность двойного шага принимали за 100% (рассматривали относительную длительность двойного шага, а не абсолютную (временную)); интерполировали траектории межзвенных углов по 100 точкам (интерполяцию проводили с разным временным интервалом в зависимости от длительности шага); усредняли полученные кинематические характеристики в каждой относительно-временной точке двойного шага. Анализ проводили по данным 10-15 последовательных двойных шагов левой ноги, по которым строили кинематические профили углов в суставах.

# 2.4.2 Электромиография

Электромиографические характеристики мышц (*mm. vastus lateralis, vastus medialis, rectus femoris, biceps femoris, tibialis anterior, gastrocnemius medialis, soleus*) регистрировали при выполнении локомоторных тестов, тестирования на велоэргометре и скоростно-силового тестирования. Для регистрации поверхностной электромиограммы (ЭМГ) использовали одноразовые электроды «Skintact F-301» и «Skintact FS-RG». Схема расположения электродов для регистрации ЭМГ мышц голени представлена на Рисунке 6. Электроды располагали на средней части мышцы вдоль мышечного брюшка.



1 – m. tibialis anterior; 2 – m. soleus; 3 – m. gastrocnemius medialis.

Рисунок 6 – Положение электродов при регистрации поверхностной биполярной миографии на нижних конечностях

Расстояние между центрами электродов составляло 31-32 мм. Указанное расстояние между центрами электродов является оптимальным и позволяет избегать перекрестные помехи и «затекания» сигнала с соседних мышц (Winter et al., 1994; Farina et al., 2002, 2004; Mesin, 2020). Для исключения влияния расположения электродов на характеристики регистрируемой поверхностной ЭМГ при повторных замерах локализацию электродов производили относительно анатомических образований. После подготовки кожи (удаление волосяного покрова, обработка спиртом) электроды располагали относительно анатомических ориентиров, рекомендованных «European concerted action SENIAM (surface EMG for a non-invasive assessment of muscles)» (Hermens et al., 2000). ЭМГ характеристики мышц регистрировали с использованием электромиографа «СпортЛаб», который является составной частью комплекса «Видеоанализ-3D Биософт». Это позволяло полностью синхронизировать запись кинематических и ЭМГ характеристик локомоций и скоростно-силовых тестов. В процессе обработки электромиограммы из исходного сигнала удаляли механограмму, использовали инвертирование сигнала (таким образом переходили к модулю сигнала), затем сглаживали скользящим средним с окном 100 мс (Рисунок 7).



Снимки экрана окна программы «Обработка биомеханической информации» программного обеспечения «Видеоанализ-3D Биософт».

Рисунок 7 – Последовательность обработки электромиографического сигнала

При обработке ЭМГ учитывали, что сигнал поверхностной (накожной) ЭМГ является информативно сложным, представляя собой сумму регистрируемых с кожи в проекции мышцы электрических сигналов, генерируемых несколькими двигательными единицами. Зарегистрированные на поверхности кожи потенциалы действия могут иметь разную амплитуду, длительность, а также частоту (Котов-Смоленский и др., 2021). При анализе ЭМГ принимали во внимание, что на ЭМГ влияет расположение электродов проекции мышцы, профиль на межэлектродное расстояние, анатомические и морфологические особенности строения мышцы, толщина кожно-жирового слоя (Basmajian, 1978; Solomonow et al., 1990; Esposito et al., 2009; Disselhorst-Klug et al., 2009; Gonzalez-Izal et al., 2014; Benitez et al., 2023).

При анализе электромиографических характеристик локомоций кроме амплитуды ЭМГ также оценивали электромиографическую стоимость работы мышц. Электромиографическую стоимость (физиологическую стоимость) работы мышц рассчитывали по формуле (1):

$$A_{\Im M\Gamma} = \frac{\sum_{k=1}^{N} \left( \sum_{i=0}^{T} \Im M\Gamma_{i}^{J} * \Delta t \right)}{N}$$
(1)

где  $A_{\Im M\Gamma}$  – средняя миоэлектрическая работа *J*-ой мышцы, мкВ\*с;  $\Im M\Gamma_i^J$  – амплитуда ЭМГ сигнала *J*-ой мышцы, в относительно-временной точке *i* цикла движения, мкВ;  $\Delta t$  – временной интервал, с;

N – число движений (шагов) при локомоции.

Электромиографическую активность (амплитуду ЭМГ) мышц голени и бедра при выполнении локомоций анализировали при постановке стопы на опору в начале шага, во время отталкивания (момент отрыва стопы от опоры), при переносе ноги в периоде маха.

В части исследований, направленных на изучение скоростно-силовых проявлений мышечного аппарата нижних конечностей, при анализе электромиографического сигнала рассматривали амплитудные характеристики ЭМГ в виде усредненных профилей. Для этого выполняли 2-4 движения на каждой т.е. угловой скорости, определяли двигательные Пример циклы. обработанной зарегистрированной И электромиограммы при оценке скоростно-силового профиля мышц представлен на Рисунке 8. Средние значения электромиографических профилей мышц рассчитывали по 2-4 циклам движения. Усреднённые данные менее подвержены влиянию случайных ошибок, поэтому их биомеханический анализ более корректен.



Сверху – инвертированная и сглаженная ЭМГ m. vastus lateralis 4-х движений. Снизу – усредненный профиль ЭМГ m. vastus lateralis по 4 движениям (жирная линия), пунктирные линии – стандартное отклонение ЭМГ от среднего значения в каждой точке.

Рисунок 8 – Амплитуда электрического сигнала мышц (на примере m. vastus lateralis)

Электромиографическую стоимость работы мышц при скоростно-силовом тестировании рассчитывали по формуле (2):

$$A_{\Im M\Gamma} = \frac{\sum_{k=1}^{N} \left( \sum_{i=0}^{T} \Im M\Gamma_{i}^{J} * \Delta t \right)}{N}$$
(2)

где А<sub>ЭМГ</sub> – средняя миоэлектрическая работа *J*-ой мышцы, мкВ\*с; ЭМГ<sub>i</sub><sup>J</sup> – амплитуда ЭМГ сигнала *J*-ой мышцы, в относительно-временной точке *i* цикла движения, мкВ;

∆t – временной интервал, с;

N – число движений (разгибаний) при регистрации силового момента в суставе.

# 2.4.3 Регистрация опорных реакций и пространственно-временных характеристик локомоций

Опорные реакции локомоций регистрировали с использованием силовых платформ «Kistler» (Kistler Group, Швейцария) и программного обеспечения «Kistler Gateway» (Kistler Group, Швейцария). Беговая дорожка была оснащена платформами. Каждая платформа содержала четыре двумя силовыми пьезоэлектрических одноосных тензодатчика, которые измеряют вертикальную составляющую реакции опоры с частотой 100 Гц. При анализе пространственнохарактеристик и опорных реакций локомоций рассчитывали временных следующие показатели: время и длина двойного шага – от постановки стопы на опору до следующей постановки стопы на опору одноименной ноги; время одиночной опоры – время от постановки стопы на опору до отрыва носка при отталкивании; время двойной опоры – временной отрезок, в течение которого обе стопы касаются опоры; первый пик реакции опоры – максимальная опорная реакция при постановке стопы (нормировали на массу тела испытуемых); второй пик реакции опоры – максимальная опорная реакция при отталкивании; индекс нарастания силы при постановке стопы; индекс снижения силы во время отталкивания; база шага – среднее расстояние между правой и левой стопой; опорамах – соотношение опорного и безопорного периода двойного шага.

#### 2.4.4 Изокинетическая динамометрия

Скоростно-силовые проявления мышечного аппарата нижних конечностей оценивали при изокинетическом тестировании на динамометрах двух типов: с угловой и линейной скоростью создания сопротивления.

Изокинетический динамометр «Biodex System 4 Pro» (Biodex Medical Systems Inc., США) относится к первому типу динамометров. С использованием данного динамометра выполняли скоростно-силовое тестирование испытуемых, участвующих в экспериментальных исследованиях с антиортостатической гипокинезией, «сухой» иммерсией и последовательным воздействием 3-суточной антиортостатической гипокинезии и 7-суточной ортостатической гипокинезии. Общий вид тестирования представлен на Рисунке 9.

В экспериментах с АНОГ и иммерсией оценку скоростно-силовых проявлений мышц-разгибателей коленного сустава выполняли в изокинетическом режиме на угловых скоростях 300, 240, 180, 150, 120, 90, 60 и 30 град/с. В ходе тестирования испытуемые по сигналу выполняли разгибание в коленном суставе согласно инструкции: *выполнить разгибание «максимально быстро и сильно»*. Отдых между циклом «разгибание-сгибание» составлял 5-7 секунд, отдых между угловыми скоростями составлял 1 минуту. Переход от высоких угловых скоростей к низким и достаточные интервалы отдыха между тестированием на различных угловых скоростях препятствовали развитию мышечного утомления. На каждой угловой скорости испытуемые выполняли не более трех разгибаний в коленном суставе.

В эксперименте с последовательным воздействием 3-суточной антиортостатической гипокинезии и 7-суточной ортостатической гипокинезии скоростно-силовое тестирование мышц-разгибателей коленного сустава выполняли в изокинетическом режиме динамометра при угловых скоростях 300, 240, 180, 120 и 60 град/с.





А – положение испытуемого в кресле динамометра; Б – расположение электродов для регистрации ЭМГ мышц: 1 – m. vastus lateralis, 2 – m. rectus femoris, 3 – m. vastus medialis;
В – результаты тестирования, пример снимка экрана дисплея ПАК «СпортЛаб».

Рисунок 9 - Тестирование на изокинетическом динамометре «BIODEX System 4 Pro»

Ко второму типу динамометров, который использовался в настоящей работе, относится роботизированный биомеханический комплекс «Con-Trex» (Physiomed Elektromedizin AG, Германия) (Рисунок 10). Оценку силовых, мощностных и скоростных характеристик опорно-двигательного аппарата нижних конечностей в многосуставном движении с использованием динамометра «Con-Trex» проводили в экспериментальном исследовании с 14-суточной ортостатической гипокинезией.



Рисунок 10 – Биомеханический комплекс «Con-Trex» модуль LP

Тестирование на динамометре «Con-Trex» испытуемые выполняли до гипокинезии и на 1 сутки после ее завершения. Во время процедуры тестирования обследуемый располагался в кресле динамометра и фиксировался ремнями для обеспечения точности и корректности измерения. Диагностическое измерение выполнялось с использованием модуля «LP» в изокинетическом режиме на скоростях 0,1 м/с (6 повторений), 0,3 м/с (8 повторений), 0,5 м/с (10 повторений) и 0,7 м/с (12 повторений).

При обработке результатов исследования скоростно-силовых свойств мышц на роботизированном биомеханическом комплексе «Con-Trex» анализировали следующие показатели: максимальная сила разгибания/сгибания (H); время достижения максимальной силы при разгибании/сгибании (c); максимальная мощность, достигнутая при разгибании/сгибании (BT); показатели работы, выполненной при разгибании/сгибании (Дж).

# 2.4.5 Расчет площадей фазовых траекторий при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата

Для описания стратегии реализации локомоций рассчитывали площади фазовых траекторий тазобедренного, коленного и голеностопного суставов. Оценивали площади фазовых траекторий  $S_i^{\pm}(k)$  для всех уровней разгрузки (38% и 17% веса тела) и рассчитывали относительные значения площадей фазовых траекторий в процентном соотношении  $F_i^{\pm}(k)$ . При разгрузке до 38% и 17% веса тела вычисляли соотношения фазовых траекторий относительно таковых без вывешивания при 100% веса тела (3):

$$F_i^{\pm}(k=2,3) = 100\% * S_i^{\pm}(k=2,3) / S_i^{\pm}(k=1)$$
 (3)

где *k*=1 весовая нагрузка 100%, *k*=2 весовая нагрузка 38%, *k*=3 весовая нагрузка 17%.

# 2.4.6 Статистическая обработка результатов исследований

Полученные данные анализировали с использованием программ «Statistica v.12.0» и «Microsoft Excel». Полученные результаты проверяли на нормальность распределения в соответствии с критериями Шапиро-Уилка и Колмогорова-Смирнова.

Поскольку размер выборок был сравнительно мал и распределение данных не отвечало нормальному, анализа результатов для использовали непараметрические методы статистики: U-критерий Манна-Уитни и Т-критерий Вилкоксона И зависимых выборок соответственно. для независимых Межгрупповые сравнения при отсутствии нормального распределения нескольких выборок проводили с использованием критерия Краскела-Уоллиса и теста Данна. В качестве описательной статистики использовались медиана и межквартильный размах (25-й и 75-й процентиль). Достоверность отличий принимали при p < 0,05.

### ГЛАВА 3

# ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНЫХ КОСМИЧЕСКИХ ПОЛЕТОВ НА БИОМЕХАНИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ХОДЬБЫ ЧЕЛОВЕКА

В исследованиях с участием космонавтов выполнена оценка влияния длительных космических полетов на изменения биомеханических характеристик ходьбы после возвращения космонавтов на Землю. Кроме этого, оценивали динамику восстановления биомеханических характеристик ходьбы в послеполетном периоде в зависимости от объема и интенсивности тренировок на беговой дорожке, которые космонавты выполняли на протяжении длительных космических полетов.

# 3.1 Адаптационные изменения биомеханических характеристик ходьбы после длительных космических полетов

Кинематические характеристики. Амплитуда угловых перемещений в тазобедренном суставе претерпела минимальные изменения после завершения космических полетов (Рисунок 11). В послеполетном периоде имела место тенденция к уменьшению разгибания тазобедренного сустава во время отталкивания по сравнению с предполётными показателями. Это является признаком снижения силовых характеристик мышц, обеспечивающих разгибание и стабилизирующих тазобедренный сустав (Neumann, 1996, 2010). Уменьшение амплитуды угловых перемещений в тазобедренном суставе при переносе ноги на +3-и и +7-е сутки после полета указывает на бо́льшее сгибание, что, по-видимому, связано с контролем подъема стопы над опорой (Carter et al., 2020). Изменения суставной кинематики тазобедренного сустава не были достоверными и к +10-м суткам практически полностью восстанавливались до предполетных показателей.



# – р < 0,05 по сравнению с показателями до космического полета (тест Вилкоксона).

Рисунок 11 – Результаты кинематического анализа ходьбы до и после длительных космических полетов

В коленном суставе амплитуда угловых перемещений достоверно уменьшалась во всех трех послеполетных сессиях. При этом значительного различия достигали величины углов в коленном суставе на +3-и сутки после полета. К +10-м суткам амплитуда угловых перемещений при постановке стопы и в фазе амортизации имела тенденцию к восстановлению до предполетных показателей. Во время отталкивания и при переносе ноги на +10-е сутки амплитуда

66

угловых перемещений в коленном суставе оставалась на уровне +3-х послеполетных суток.

После космического полета угол в голеностопном суставе при постановке стопы увеличивался по сравнению с предполетными показателями, отражая изменения стратегии постановки стопы на опору. Во всех послеполетных сессиях отталкивание сопровождалось уменьшением разгибания голеностопного сустава. Перенос ноги осуществлялся с достоверным уменьшением сгибания голеностопного сустава, что, наряду с увеличением сгибания тазобедренного и коленного суставов, является признаком контроля высоты подъема стопы при ходьбе.

Важным показателем, характеризующим положение сегментов тела во время ходьбы, является наклон туловища в сагиттальной плоскости. Небольшие отклонения в ориентации туловища при нормальной ходьбе могут влиять на положение общего центра масс тела относительно центров суставов нижних конечностей (Leteneur et al., 2009). В исследовании с участием космонавтов анализировали угол наклона туловища, который рассчитывали как угол между вертикальной осью и линией, пересекающей оси вращения в тазобедренном и плечевом суставах (Рисунок 12).



Рисунок 12 – Угол наклона туловища при ходьбе до и после длительных космических полетов

По результатам анализа показателей угла наклона туловища во время ходьбы была обнаружена только тенденция к уменьшению наклона туловища, которая сохранялась до +10-х суток.

Максимальное уменьшение длины двойного шага в послеполетном периоде было выявлено на +3-и сутки (Рисунок 13). До полета длина двойного шага составляла 139,8 (131,9-142,1) см. На +3-и сутки после посадки длина двойного шага достоверно уменьшилась до 129,2 (123,4; 136,0) см (р < 0,05). Постепенное восстановление длины двойного шага наблюдалось к +7-м суткам после космического полета. Однако длина двойного шага на +7-е и +10-е сутки после полета оставалась по-прежнему достоверно меньше, чем до полета.





Рисунок 13 – Длина двойного шага до и после длительных космических полетов.

Временные характеристики локомоций после полета также подверглись значительным изменениям (Рисунок 14). Основываясь на результатах видеоанализа локомоций, мы рассчитали общую продолжительность двойного шага, а также продолжительность опорного и безопорного периодов. Оказалось, что на +3-и сутки после космических полетов как общее время двойного шага, так и время опоры и переноса существенно не изменялись. На +7-е и +10-е послеполетные сутки время двойного шага оставалось достоверно выше предполетных показателей (р < 0,05). При этом также достоверно увеличилось время опорного периода. Мы предполагаем, что изменение общего времени двойного шага имеет после полетов первостепенную зависимость от изменения времени опорного периода.



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до космического полета (тест Вилкоксона).

Рисунок 14 – Временные характеристики двойного шага во время ходьбы до и после длительных космических полетов

Электромиографические характеристики. ЭМГ-активность мышц голени при ходьбе в послеполетном периоде увеличивалась во всех исследуемых мышцах (Рисунок 15). Максимальная амплитуда ЭМГ *m. tibialis anterior* достоверно по сравнению с предполетным уровнем увеличивалась при ходьбе на 3-и и 7-е послеполетные сутки (p < 0,05). На 3-и сутки после полета увеличение амплитуды ЭМГ *m. tibialis anterior* составляло 16% по сравнению с предполетными данными, на 7-е – 9% и на 10-е сутки после полета – 5%.

Увеличение ЭМГ-активности антигравитационной мышцы *m. soleus*, которая состоит преимущественно из медленных двигательных единиц (Gollnick et al.,

1974; Bryan Dixon, 2009), после космических полетов было максимальным среди мышц голени. На 3-и сутки после космического полета амплитуда ЭМГ *m. soleus* относительно предполетных показателей увеличивалась на 21%, на 7-е сутки – на 22% (р < 0,05). К завершению серии послеполетных обследований на +10-е сутки ЭМГ-активность *m. soleus* имела тенденцию к восстановлению, однако все же была выше предполетного уровня на 13%.



Слева – показатели максимальной амплитуды ЭМГ до и после длительных космических полетов. Данные представлены: Me, Q25-Q75.

# - p < 0,05 относительно предполетного уровня (тест Вилкоксона).

Справа – профили ЭМГ мышц голени при ходьбе. Красным кругом отмечены периоды максимальной ЭМГ-активности мышц, в которых оценивали амплитуду ЭМГ. TA – m. tibialis anterior, SOL – m. soleus, GM – m. gastrocnemius medialis.



Амплитуда ЭМГ *m. gastrocnemius medialis*, в составе которой, в отличие от *m. soleus*, преобладают быстрые двигательные единицы (Garnett et al., 1979), увеличивалась после длительных космических полетов аналогично *m. soleus*, но на значительно меньшую величину. Показатели максимальной амплитуды ЭМГ *m. gastrocnemius medialis* после полета превышали предполетный уровень на 3-и, 7-е и 10-е сутки на 15%, 13% и 7% соответственно.

Увеличение ЭМГ-активности мышц голени при ходьбе сопровождалось увеличением ЭМГ-стоимости работы мышц в послеполетном периоде (Рисунок 16).





Рисунок 16 – Изменения ЭМГ-стоимости работы мышц голени (в %) при ходьбе после длительных космических полетов относительно предполетных показателей

Согласно полученным результатам, электромиографическая стоимость работы мышц голени при ходьбе после длительных космических полетов оказалась достоверно выше предполетных показателей. На 3-и сутки после космических полетов выявлено самое значительное увеличение электромиографической стоимости работы мышц голени. ЭМГ-стоимость работы *m. tibialis anterior* увеличивалась на 16%, *m. soleus* – на 18%, *m. gastrocnemius medialis* – на 9% относительно предполетного уровня.

К 7-м послеполетным суткам ЭМГ-стоимость работы *m. tibialis anterior* и *m. gastrocnemius medialis* оставалась достоверно выше относительно предполетного уровня, но по сравнению с 3-ми послеполетными сутками наблюдалась тенденция к восстановлению ЭМГ-стоимости этих мышц. Напротив, ЭМГ-стоимость работы *m. soleus* к 7-м суткам после полета оставалась также увеличенной и по сравнению с предполетными показателями, и по сравнению с показателями ЭМГ-стоимости *m. soleus* на 3-и сутки после полета.

На 10-е сутки ЭМГ-стоимость работы мышц голени относительно предполетного уровня восстанавливалась. ЭМГ-стоимость работы *m. tibialis anterior* и *m. gastrocnemius medialis* была выше предполетного уровня на 5%, ЭМГ-стоимость работы *m. soleus* превосходила предполетный уровень на 8%.

# Обсуждение

Структурные преобразования в мышечном аппарате являются следствием длительного воздействия невесомости в природе двигательных нарушений при переходе к безопорной среде (Kozlovskaya et al., 1988; Fitts et al., 2001, 2010; Adams et al., 2003; Narici et al., 2003; Rittweger et al., 2018; Виноградова и др., 2020; Schoenrock et al., 2024). Сравнительный анализ результатов локомоторных тестов позволил обнаружить достоверные изменения кинематических И 90 ходьбы электромиографических характеристик с заданным темпом шагов/минуту в послеполетном периоде. Выполнение ходьбы в послеполетном периоде сопровождалось увеличением ЭМГ-активности и ЭМГ-стоимости работы суставной мышш голени. изменениями кинематики, уменьшением
пространственно-временных характеристик ходьбы – длины и времени двойного шага.

Изменения кинематических характеристик ходьбы в послеполетном периоде характеризовались изменениями амплитуды угловых перемещений в суставах ног. При этом кинематические характеристики движений в суставах различались.

Кинематические характеристики тазобедренного сустава после длительных космических полетов подверглись значительно меньшим изменениям, чем в коленном и голеностопном. Ни в одной из послеполетных сессий амплитуда угловых перемещений в тазобедренном суставе не имела достоверных отличий от показателей, полученных при предполетном обследовании.

Комплекс изменений кинематических характеристик коленного сустава после космического полета указывает на уменьшение разгибания сустава на всем двойного шага. протяжении опорного периода Следствием длительного пребывания в условиях невесомости является уменьшение углов в коленном суставе при постановке стопы, в фазе амортизации и при отталкивании. Перенос ноги совершается с более выраженным сгибанием, чем до полета, на что указывает уменьшение угла В коленном суставе. Дополнительным параметром, характеризующим состояние мышц, стабилизирующих коленный сустав, а именно – мышц передней поверхности бедра, является величина сгибания сустава в фазе амортизации (~10% от начала шага после постановки стопы). После контакта стопы с опорной поверхностью происходит сгибание коленного сустава с последующим «подседом» вследствие переноса веса тела на опорную ногу. При этом запускается механизм рефлекса на растяжение. Рефлекс на растяжение напряженной мышцы (m. quadriceps femoris) обеспечивает сохранение положения тела благодаря поддержанию мышечного тонуса. Он также предотвращает повреждение, позволяя мышце отвечать на внезапное увеличение длины (Недоспасов, 2002: Bhattacharyya, 2017). Очевидно, что после космического полета снижается тонус мышц передней поверхности бедра (Шенкман и др., 2021) и силовые возможности мышц (Trappe et al., 2009; Gopalakrishnan et al., 2010; Фомина и Кукоба, 2019), которые не могут в полной мере поддерживать вес тела в одноопорном положении.

Вследствие этого и происходит уменьшение угла коленного сустава в фазе амортизации, которое отражает бо́льшее сгибание опорной ноги после полного контакта стопы с опорной поверхностью.

Изменения кинематических характеристик голеностопного сустава отражают изменения стратегии локомоций: постановка стопы на опору после космического полета происходит с акцентом на среднюю часть стопы (увеличивается угол в суставе), уменьшается амплитуда разгибания во время отталкивания (как следствие изменения функционального состояния мышц нижних конечностей), увеличивается сгибание голеностопного сустава при переносе ноги в периоде маха.

Послеполетные изменения в движениях суставов нижних конечностей связаны с особенностями двигательного управления (Serrancolí et al., 2021), в том числе и со стабилизацией суставов (Riemann and Lephart, 2002, II). Процесс поддержания стабильности суставов осуществляется за счет взаимодополняющих отношений между статическими и динамическими компонентами. Связки, капсула сустава, хрящи, трение и геометрия кости внутри сочленения составляют статические (пассивные) компоненты (Lew et al., 1993). Динамический вклад возникает в результате нейромоторного контроля с прямой и обратной связью над скелетными мышцами, действующими на сустав. В основе эффективности динамических ограничений лежат биомеханические и физические характеристики сустава. Эти характеристики включают диапазон движений и мышечную силу (Riemann and Lephart, 2002). Из трех исследуемых нами суставов наибольший объем движений у коленного сустава – 56-60 градусов, минимальный – у голеностопного 19-25 градусов (Шпаков и Воронов, 2016). Амплитуда тазобедренного сустава занимает промежуточное положение – 35-45 градусов. Стабилизация тазобедренного сустава осуществляется большим количеством мышц, окружающих сустава: mm. rectus femoris, tensor fascia lata, pectineus, adductor longus, adductor magnus, sartorius, semitendinosus, semimembranosus, biceps femoris, iliacus, gluteus maximus, gluteus medius, gluteus minimus, piriformis, obturatorius internus, obturatorius externus (Борзяк и др., 1986; Воронов, 2004),

74

функциональное состояние которых, по-видимому, не страдает в условиях невесомости. Таким образом, минимальные изменения кинематических характеристик тазобедренного сустава в послеполетном периоде связаны с функциональным состоянием мышц, окружающих сустав и обеспечивающих в нем движения и стабилизацию при ходьбе.

Стабилизация коленного сустава осуществляется мышцами бедра mm. vastus lateralis, vastus medialis, vastus intermedialis, rectus femoris, biceps femoris, semimembranosus, semitendinosus и голени mm. gastrocnemius medialis, gastrocnemius lateralis (Соколов и др., 2023).

Голеностопный сустав стабилизируют мышцы-сгибатели mm. tibialis anterior, extensor digitorum longus, extensor hallucis longus и разгибатели mm. tibialis posterior, flexor digitorum longus, flexor hallucis longus, fibularis longus/brevis, gastrocnemius medialis, gastrocnemius lateralis, soleus (Борзяк и др., 1986; Воронов, 2004).

Мышцы, окружающие и регулирующие движения в тазобедренном суставе, не выполняют антигравитационную функцию, обеспечивают общую стабилизацию сустава и при нормальной ходьбе существенно не влияют на кинематику тазобедренного сустава. Мышцы, обеспечивающие стабилизацию и движения в коленном и голеностопном суставах, в большей мере являются гравитационнозависимыми и выполняют функции по вертикализации как при локомоциях, так и при стоянии.

Для нормальной ходьбы человека характерна постановка стопы с акцентом на пятку (Almonroeder et al., 2013; Simonsen, 2014). Согласно результатам нашего исследования с участием космонавтов стопа ставится после космического полета с акцентом на среднюю часть. Это является следствием приспособительных изменений походки и стратегии локомоций, связанных с рефлекторным стремление человека к снижению ударных нагрузок при постановке стопы, которые могут достигать почти 2-кратного значения веса тела (Шпаков и др., 2017). Подтверждает это и уменьшение угла в коленном суставе при постановке стопы. В коленном и голеностопном суставах после космического полета происходит уменьшение разгибания во время отталкивания, что свидетельствует о негативных изменениях в состоянии мышц-разгибателей и снижении эффективности отталкивания. Достоверное увеличение ЭМГ-активности мышц голени при ходьбе после космических полетов отражается в показателях ЭМГ-стоимости работы мышц в точном соответствии с их гравитационной зависимостью – изменения ЭМГ-стоимости *m. soleus* были максимальными.

Специфичность условий выполнения тренировок космонавтами на протяжении длительных космических полетов могла быть фактором, оказавшим влияние на уменьшение длины двойного шага. Таким фактором является недостаточная длина полотна бортовой беговой дорожки, ограничивающая длину шага. Беговые тренировки в данных условиях на протяжении длительного периода времени могли способствовать формированию определенного двигательного стереотипа при ходьбе после посадки.

Таким образом, комплекс послеполетных изменений биомеханических характеристик ходьбы отражает адаптационные перестройки локомоторного аппарата нижних конечностей вследствие негативного влияния безопорности. Как было отмечено в работе Шенкмана Б.С. и др. (Шенкман и др., 2017), а также по мнению Козловской И.Б. (Козловская, 2017) устранение (или снижение уровня) опорной афферентации обусловливает снижение активности тонических двигательных единиц мышц-экстензоров, не компенсируемое другими сенсорными входами, и изменение порядка рекрутирования двигательных единиц в мотонейронных совокупностях спинного мозга.

В настоящем разделе диссертации выполнен сравнительный анализ биомеханических характеристик локомоций без учета выполнения космонавтами физических тренировок. Вместе с тем, объем и интенсивность физических тренировок космонавтов на борту космической станции, в частности тренировок на беговой дорожке, будет иметь решающее значение в послеполетных изменениях локомоций. Известно, что профилактика гипогравитационных нарушений обеспечивается увеличением интенсивности стимуляции «опорного входа», а

76

также усилением ответа систем вегетативного обеспечения мышечной деятельности (Фомина и др., 2016, 2018).

## 3.2 Динамика послеполетного восстановления биомеханических характеристик локомоций после длительных космических полетов в

#### зависимости от объема и интенсивности физических тренировок

Российская система профилактики предусматривает выполнение космонавтами физических тренировок на протяжении длительных космических полетов. Основным видом тренировок принято считать локомоторные тренировки, представленные протоколом 4-дневного тренировочного микроцикла (Козловская и др., 2013).

Основные принципы физических тренировок в российской системе профилактики в целом соответствуют принципам физического воспитания и спортивной тренировки (Матвеев, 1991). К ним прежде всего относятся: физических всем систематичность тренировок на протяжении полета, разносторонность и преимущественная направленность на поддержание основных физических Обязательными физических качеств. чертами тренировок В длительных космических полетах являются: высокая интенсивность, интервальность и четкая направленность каждого из дней цикла на воспитание различных физических качеств (Козловская и др., 2013).

В периодических научных изданиях подробно описано содержание каждого из дней 4-дневного микроцикла тренировок на беговой дорожке (Григорьев и др., 2001; Козловская и др., 2010, 2011, 2013; Фомина и др., 2016).

Структура тренировки 1-го дня микроцикла построена по принципу интервальной тренировки. Она включает интервалы бега со скоростью 12-14 км/ч длительностью до 1 минуты, способствующие сохранению скоростно-силовых характеристик мышц и анаэробных механизмов энергообеспечения.

Основная направленность тренировки 2-го дня микроцикла – сохранение силовой выносливости, поскольку во 2-й день тренировка на беговой дорожке выполняется преимущественно в пассивном режиме беговой дорожки (т.е. без включения двигателя). Объем и интенсивность тренировочной нагрузки в этот день средние и выше средней.

Тренировка 3-го дня микроцикла включает бег со скоростью 13 км/ч в течение относительно длинных интервалов (до 4-6 мин).

В 4-й день цикла космонавты выполняют тренировку по выбору или просто отдыхают.

Физические тренировки на беговой дорожке по программе 4-дневного микроцикла являются рекомендованными для выполнения космонавтами на протяжении длительных космических полетов (Козловская и др., 2013). Однако в силу определенных обстоятельств не все космонавты следуют рекомендациям специалистов по физическим тренировкам и выполняют тренировки либо по собственному протоколу, либо меньших объемов и интенсивности по сравнению с рекомендованными.

Физические тренировки космонавтов на беговой дорожке на протяжении длительных космических полетов

Результаты анализа физических тренировок на беговой дорожке позволили разделить космонавтов на три группы. Для анализа были отобраны 50 тренировок на протяжении космического полета, за исключением первого месяца, поскольку на начальном этапе космического полета (1-10-е сутки) космонавты знакомятся с особенностями выполнения физических тренировок, нагрузка может составлять до 50% от рекомендованной (Козловская и др., 2013). Основными показателями при распределении космонавтов по группам являлись: 1) соответствие тренировок требованиям бортовой документации; 2) соблюдение принципа интервальности; 3) продолжительность выполнения отдельных тренировок.

Результаты анализа представлены на Рисунке 17. В первую группу (*Группа-1*) были включены 7 космонавтов, которые при выполнении тренировок на беговой дорожке строго придерживались требований бортовой документации и рекомендаций специалистов по физическим тренировкам. Характеристики тренировок Группы-1 (продолжительность, средняя интенсивность, объем тренировки) считали эталонными, относительно которых были сформированы еще





 $\beta - p < 0.05$  достоверность отличий между Группой 2 и Группой 3;

 $\gamma - p < 0.05$  достоверность отличий между Группой 1 и Группой 3.



Во вторую группу (Группа-2) были включены 6 космонавтов, тренировки которых значительно отличались от Группы-1. Средняя продолжительность тренировок была достоверно ниже и составила 24 мин. При этом средняя интенсивность оказалась выше – 8,4 км/ч, средний объем тренировки – ниже (~3,3 км).

В третью группу (*Группа-3*) были включены 5 космонавтов, тренировки которых достоверно отличались от Группы-1 по всем характеристикам, от Группы-2 – по продолжительности и объему тренировки. В Группе-3 средняя продолжительность тренировок превышала 40 мин, средняя интенсивность составляла 9 км/ч, объем тренировки превышал 6 км.

Таким образом, были сформированы три группы космонавтов:

Группа 1 – соответствие тренировок бортовой документации, интервальный режим, среднее время выполнения физических тренировок, средняя интенсивность, средний объем тренировочной нагрузки.

Группа 2 – отсутствие следования бортовой документации, малое и не периодичное использование интервального режима, малая продолжительность тренировок, высокая интенсивность, малый объем тренировочной нагрузки.

*Группа 3* – отсутствие следования бортовой документации, основное содержание тренировок составлял продолжительный бег с постоянной или постепенно повышающейся скоростью, большая продолжительность тренировок, высокие интенсивность и объем тренировочной нагрузки.

На основе данных об интенсивности и объеме как основных показателей, характеризующих эффективность физических тренировок (Матвеев, 1991; Черняев и др., 2019; Зациорский, 2019), был выполнен анализ динамики восстановления биомеханических характеристик нормальной ходьбы космонавтов после завершения космических полетов. У объединенной группы космонавтов основными показателями с наибольшими изменениями в послеполетном периоде были выбраны длина двойного шага и ЭМГ-стоимость работы мышц голени.

# Динамика восстановления биомеханических характеристик локомоций в послеполетном периоде

Результаты анализа ЭМГ-стоимости работы мышц голени в трех группах космонавтов при ходьбе до полета и послеполетном периоде представлены на Рисунке 18. В Группе-1 наиболее выраженные изменения ЭМГ-стоимости мышц голени произошли на 3-и сутки после полета. По трем мышцам увеличение ЭМГ-стоимости было достоверно выше предполетных величин. На 7-е сутки достоверно высокая ЭМГ-стоимость все еще сохранялась в *m. soleus*, для *m. tibialis anterior* и *m. gastrocnemius medialis* отмечалась тенденция к восстановлению. На 10-е послеполетные сутки ЭМГ-стоимость всех исследуемых мышц голени восстанавливалась практически до предполетного уровня. Следует отметить, что скорость восстановления ЭМГ-стоимости после полета была заметно выше для *m. tibialis anterior* и *m. gastrocnemius medialis*, чем в антигравитационной *m. soleus*.

81



# – р < 0,05 по сравнению с показателями до космического полета (тест Вилкоксона).

Рисунок 18 – ЭМГ-стоимость работы мышц голени при ходьбе до и после длительных космических полетов

В Группе-2 ЭМГ-стоимость работы мышц голени при ходьбе после космического полета увеличивалась по сравнению с предполетным уровнем при высоком уровне достоверности (р < 0,05). На 3-и, 7-е и 10-е сутки послеполетного

периода ЭМГ-стоимость работы мышц голени в Группе-2 оставалась достоверно высокой.

В Группе-3 динамика изменений ЭМГ-стоимости *m. tibialis anterior* в целом была схожей с Группой-2, за исключением достоверного увеличения на 7-е сутки после полета. ЭМГ-стоимость работы *m. soleus* достоверно увеличивалась во всех послеполетных сессиях с незначительным снижением в 10-м суткам. ЭМГ-стоимость *m. gastrocnemius medialis* на 3-и сутки после полета была достоверно выше предполетного уровня. Несмотря на тенденцию к увеличению на +7 и +10 сутки, выраженной положительной динамики восстановления ЭМГ-стоимости работы *m. gastrocnemius medialis* после завершения космического полета как в Группе-1 и Группе-2, так и в Группе-3 не наблюдалось.

Анализ межгрупповых отличий в изменениях ЭМГ-стоимости выявил следующие результаты (Рисунок 19). Изменения ЭМГ-стоимости флексора голеностопного сустава *m. tibialis anterior* достоверно отличались между Группой-1 и Группой-3 на +3-и, +7-е и +10-е сутки послеполетного периода. При этом в Группе-1 к 10-м суткам после полета прослеживалась положительная динамика восстановления ЭМГ-стоимости *m. tibialis anterior* к предполетным значениям. В Группе-3 восстановление ЭМГ-стоимости происходило существенно медленнее с увеличением на +7-е сутки. ЭМГ-стоимость *m. tibialis anterior* в Группе-2 также значительно увеличивалась после космического полета и восстанавливалась по аналогии с Группой-1. Достоверные отличия ЭМГ-стоимости *m. tibialis anterior* после были выявлены на +7 сутки между Группой-1 и Группой-2, на +10 сутки – между Группой-2 и Группой-3.

Максимальное увеличение ЭМГ-стоимости *m. soleus* после полета было зафиксировано в Группе-2, которое составляло от 24% (+3 сутки) до 15% (+10 сутки). Минимальный прирост ЭМГ-стоимости *m. soleus* относительно предполетного уровня был в Группе-1 и составил 12% на +3 сутки и 6% на +10 сутки после космического полета. В Группе-3 изменение ЭМГ-стоимости *m. soleus* занимало среднее положение – от 17% до 10% относительно предполетного уровня. Показатели ЭМГ-стоимости *m. soleus* между Группой-1 и

Группой-2 достоверно отличались во всех послеполетных сессиях. Группа-1 и Группа-3 отличались на +3 и +10 сутки после космического полета.





ЭМГ-стоимость работы *m. gastrocnemius medialis* по аналогии с *m. soleus* максимально возрастала Группе-2, составляя на +3 сутки 16% относительно предполетного уровня. В Группе-1 и Группе-3 изменения после полета были сопоставимы и не было получено различий между группами. Наряду с этим во всех

послеполетных сессиях ЭМГ-стоимость *m. gastrocnemius medialis* в Группе-2 достоверно отличалась от показателей в Группе-1 и Группе-3.

Сопоставление характеристик физических тренировок (интенсивности и объема), а также ЭМГ-стоимости работы мышц голени до и после космических полетов представлено на Рисунках 20-22.

Данные, представленные на Рисунках 20-22 отображают динамику изменений ЭМГ-стоимости мышц голени в послеполетном периоде. Видна отчетливая разница между группами космонавтов, которые различались по характеристикам выполнения физических тренировок на протяжении длительных космических полетов.



По оси Z – изменение ЭМГ-стоимости относительно предполетного уровня в % (шкала черного цвета). По оси X – объем физической тренировки в км (шкала зеленого цвета). По оси Y – интенсивность тренировки в км/ч (шкала синего цвета). R+3 – третьи сутки после полета, R+7 – седьмые сутки после полета, R+10 – десятые сутки после полета

Рисунок 20 – Динамика изменений ЭМГ-стоимости m. tibialis anterior во время ходьбы после длительных космических полетов в зависимости от объема и интенсивности физических тренировок

86



По оси Z – изменение ЭМГ-стоимости относительно предполетного уровня в % (шкала черного цвета). По оси X – объем физической тренировки в км (шкала зеленого цвета). По оси Y – интенсивность тренировки в км/ч (шкала синего цвета). R+3 – третьи сутки после полета, R+7 – седьмые сутки после полета, R+10 – десятые сутки после полета

Рисунок 21 – Динамика изменений ЭМГ-стоимости m. soleus во время ходьбы после длительных космических полетов в зависимости от объема и интенсивности физических тренировок

87



По оси Z – изменение ЭМГ-стоимости относительно предполетного уровня в % (шкала черного цвета). По оси X – объем физической тренировки в км (шкала зеленого цвета). По оси Y – интенсивность тренировки в км/ч (шкала синего цвета). R+3 – третьи сутки после полета, R+7 – седьмые сутки после полета, R+10 – десятые сутки после полета

Рисунок 22 – Динамика изменений ЭМГ-стоимости m. gastrocnemius medialis во время ходьбы после длительных космических полетов в зависимости от объема и интенсивности физических тренировок





Верхний ряд – показатели длины двойного шага в группах.

# – p < 0,05 по сравнению с показателями до космического полета (тест Вилкоксона).

Нижний ряд – изменения относительно предполетного уровня и межгрупповое сравнение. @ – p < 0,05 достоверность отличий между Группой 1 и Группой 2 (тест Манна-Уитни);  $\beta$  – p < 0,05 достоверность отличий между Группой 2 и Группой 3 (тест Манна-Уитни).

Рисунок 23 – Длина двойного шага при ходьбе до и после длительных космических полетов

На 3-и сутки после космического полета длина двойного шага достоверно уменьшалась в трех группах космонавтов, однако без достоверных межгрупповых отличий. На +7 сутки в Группе-1 имела место тенденция к восстановлению длины шага до предполетных величин. В Группе-2 такой динамики не наблюдалось, длина двойного шага на +7-е и +10-е сутки оставалась сниженной на уровне 3-х послеполетных суток. Сравнительный анализ длины двойного шага на +10 сутки выявил «возвращение» данного показателя на уровень +3 суток. Достоверно отличались показатели между Группой-2 и Группой-3. При этом

положительная динамика изменения длины двойного шага прослеживалась в Группе-3.

#### Обсуждение

В данном разделе диссертационной работы представлены результаты динамики восстановления биомеханических характеристик нормальной ходьбы после длительных космических полетов в зависимости от интенсивности и объема тренировочных нагрузок. Анализ тренировочных нагрузок космонавтов на основе трех ключевых показателей (средняя интенсивность, время и объем тренировочной нагрузки), характеризующих тренировки на бегущей дорожке в космических полетах, позволил распределить космонавтов на три группы. Тренировки в группах различались, в первую очередь, по структуре (наличие или отсутствие интервального режима), продолжительности, интенсивности и объему тренировочной нагрузки.

В соответствии с данным распределением был выполнен сравнительный анализ биомеханических характеристик ходьбы, которые, по нашему мнению, больше всего изменились в послеполетном периоде в объединенной группе космонавтов (n=18). Это – ЭМГ-стоимость работы мышц голени и длина двойного шаг. Кинематические характеристики (углы в суставах, угол наклона туловища относительно вертикальной оси) ходьбы при сравнительном анализе динамики восстановления локомоций не имели отличий, поскольку в группах космонавтов, а также при межгрупповом их сравнении не было выявлено достоверной разницы относительно предполетного уровня.

Сопоставление после завершения космического полета изменений ЭМГ-стоимости работы мышц голени между Группой-1 и Группой-2 позволило выявить существенные различия. Они выражались, прежде всего, в значительном росте ЭМГ-стоимости работы мышц голени в послеполетном периоде в Группе-2 по сравнению с Группой-1. Несмотря на достоверную разницу продолжительности тренировок, интенсивность и объем тренировочной нагрузки в Группе-2 не отличалась от Группы-1. Вместе с тем, разница в физиологических показателях после полета оказалась более существенной. Показатели ЭМГ-стоимости работы мышц, особенно экстензоров голеностопного сустава, были достоверно выше, чем в Группе-1.

Хорошо что гравитационно-зависимая функция известно. антигравитационных мышц делает их особенно чувствительными к невесомости (разгрузке), что приводит к значительной потере мышечного белка при миофибриллярных относительно большей потере (структурных) белков (Tischler and Slentz, 1995). Это означает, что в невесомости детренирующий эффект будет гораздо выше в постуральных мышцах, чем в локомоторных (Шенкман и др., 1999, 2017; Григорьев и др., 2004; Сергеева и др., 2023). В нашем исследовании такими мышцами являются постуральная m. soleus и локомоторная *m. gastrocnemius medialis*. Однако результаты анализа ЭМГ-стоимости этих мышц в Группе-2 показали, что в отсутствие должного тренировочного эффекта в невесомости страдает и локомоторная мускулатура. Увеличение ЭМГ-стоимости *m. gastrocnemius medialis* в послеполетном периоде в Группе-2 превышало 16% по сравнению с предполетным уровнем. В то время, как в Группе-1, космонавты которой придерживались интервального метода, ЭМГ-стоимость лаже постуральной *m. soleus* не превышала предполетный уровень более, чем на 12%. Это связано, по-видимому, не только с интенсивностью самой беговой тренировки, но и с интенсивностью опорных нагрузок при выполнении тренировок на беговой дорожке в условиях космического полета. По данным Е.В. Фоминой и др. (2017, 2018) увеличение времени взаимодействия с опорой на беговой дорожке на протяжении длительного космического полета способствовало уменьшению электромиографической стоимости камбаловидной мышцы в послеполетном периоде. Кроме того, изменения в нейромышечной системе космонавтов находятся в зависимости от индивидуальных величин опорных реакций и интенсивности стимуляции опорного входа во время локомоторных тренировок в полете (Фомина и др., 2017, 2018).

Тренировки в Группе-2 по интенсивности не отличалась от Группы-1, но объем тренировочной нагрузки был ниже вследствие меньшей продолжительности

Следовательно, уменьшение объема тренировочной тренировок. нагрузки приводило к снижению длительности опорной стимуляции. Также следует учитывать тот факт, что в Группе-1 космонавты придерживались в тренировках интервального метода, повышая тем самым интенсивность и тренировки, и опорной стимуляции. Космонавты Группы-3 превосходили по характеристикам тренировок первую и вторую группу. Однако показатели ЭМГ-стоимости работы мышц голени в послеполетном периоде в Группе-3 оказались достоверно выше по сравнению с Группой-1. Главным образом эта разница проявилась в достоверно высокой ЭМГ-стоимости работы *m. tibialis anterior* и *m. soleus* в послеполетном периоде, которая в Группе-3 была выше, чем в Группе-1. Согласно этим результатам, значительные объем и интенсивность тренировочной нагрузки на протяжении длительных космических полетов не позволяют предотвратить негативные изменения мышечном аппарате нижних конечностей В в послеполетном периоде. Кроме того, в тренировках Группы-3 отсутствовал принцип интервальности. Также следует отметить динамику восстановления ЭМГ-стоимости *m. tibialis anterior* и *m. soleus* в послеполетном периоде, которая в целом не отличалась от Группы-2, космонавты которой выполняли достоверно меньшие по объему физические тренировки. Вместе с тем, тренировки большого объема и высокой интенсивности, по-видимому, способствовали сохранению после полета функциональных свойств локомоторной *m. gastrocnemius medialis*. После космического полета ЭМГ-стоимость работы m. gastrocnemius medialis по величине изменений не имела отличий от Группы-1 и достоверно отличалась от Группы-2.

Длина двойного шага по динамике восстановления в послеполетном периоде имела определенные сходства в первой и второй группах и оставалась несколько ниже предполетного уровня. В Группе-3, несмотря на достоверное снижение на +3 сутки, начиная с +7 суток восстановление исходных показателей длины двойного шага происходило несколько быстрее.

Таким образом, результаты сравнительного анализа послеполетных изменений биомеханических характеристик ходьбы позволяют сделать вывод, что не всегда увеличение объема и интенсивности тренировочных нагрузок в ходе длительных космических полетов оказывает положительный эффект на состояние мышечного аппарата нижних конечностей. Разработка профилактических мер формировалась на основе многолетнего опыта, включая результаты как полетных исследований, так и модельных экспериментов. Эффективность российской основу которой составляет 4-дневный системы физических тренировок, микроцикл, была в том числе доказана и в длительном исследовании с воздействием антиортостатической гипокинезии (Маркин и др., 2018). В связи с этим следует не забывать о том, что такие интенсивные и объемные тренировки, которые использовали космонавты Группы-3, еще в полной мере не исследованы применительно к практике длительных космических полетов. Также следует учитывать тот факт, что выполнение таких тренировок на протяжении достаточно длительного периода времени может негативно отразиться на состоянии других Повышенное физиологических организма. потовыделение систем при продолжительных тренировках способно изменять электролитный состав крови (Meyer et al., 1992). Также остается неизученным влияние длительных локомоторных высокоинтенсивных тренировок на беговой дорожке на сердечнососудистую систему, которая является одной из основных в обеспечении физической активности человека.

#### Резюме к Главе 3

Результаты исследования биомеханических характеристик ходьбы после длительных космических полетов позволили выявить значительные сдвиги состояния опорно-двигательного аппарата нижних конечностей вследствие пребывания в условиях невесомости. При ходьбе в послеполетном периоде изменялись кинематические (углы в суставах, угол наклона туловища), электромиографические (амплитуда ЭМГ, ЭМГ-стоимость работы мышц) и пространственно-временные (длина и длительность двойного шага, соотношения опорного и безопорного период) параметры ходьбы в темпе 90 шагов/минуту. Ключевым фактором, обусловливающим указанные изменения локомоций в послеполетном периоде, является снижение и устранение должного уровня опорных нагрузок на протяжении космического полета. Помимо снижения опорной стимуляции в условиях космического полета следует учитывать и снижение функциональных возможностей мышц, которое также имеет место вследствие длительного действия невесомости.

Анализ динамики восстановления некоторых биомеханических характеристик локомоций (ЭМГ-стоимость работы мышц голени, длина двойного шага) в зависимости от объема и интенсивности физических тренировок на протяжении космических полетов показал, что предотвращение негативных последствий влияния невесомости зависит от рационального использования физических упражнений. Оптимальное сочетание объема и интенсивности тренировочных нагрузок, а также соблюдение принципов интервальности и цикличности являются ключевыми факторами в положительной динамике восстановления характеристик ходьбы после возвращения на Землю.

При этом значительное увеличение объема и интенсивности тренировочных нагрузок на беговой дорожке не являлось столь эффективным по сравнению с тренировками, выполняемыми в соответствие бортовой документацией и рекомендациями специалистов по физическим тренировкам.

## ГЛАВА 4 ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА ЧЕЛОВЕКА ПРИ АНТИОРТОСТАТИЧЕСКОЙ ГИПОКИНЕЗИИ

Цель данного раздела исследований состояла в оценке состояния опорно-двигательного аппарата человека в экспериментах с антиортостатической гипокинезией различной продолжительности (3 суток и 21 сутки). В условиях 21-суточного экспериментального длительного исследования изучены биомеханические характеристики медленной (в теме 60 шагов/минуту) и быстрой ходьбы (в теме 120 шагов/минуту), а также результаты скоростно-силового тестирования мышц-разгибателей коленного сустава. Впервые в подобных экспериментальных исследованиях получены новые данные 0 состоянии конечностей (электромиографические мышечного аппарата нижних характеристики) при выполнении велоэргометрического теста.

## 4.1 Биомеханические характеристики ходьбы до и после 21-суточной антиортостатической гипокинезии

Ходьба в медленном темпе. На Рисунке 24 представлены кинематические характеристики ходьбы в темпе 60 шагов/минуту до и после 21-суточной антиортостатической гипокинезии. Амплитуда угловых перемещений в тазобедренном и коленном суставах при постановке стопы на опору достоверно не отличалась после АНОГ по сравнению с фоновыми показателями. При этом в голеностопном суставе угол при постановке стопы при ходьбе после АНОГ увеличился по сравнению с исходным уровнем (p < 0,05). Достоверное уменьшение амплитуды межзвенных углов было зарегистрировано в фазе отталкивания (p < 0,05).



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до АНОГ (тест Вилкоксона).

Рисунок 24 – Кинематические характеристики при медленной ходьбе (60 шагов/минуту) до и после 21-суточной АНОГ

Профили ЭМГ-активности мышц при ходьбе, полученные при обследовании испытателей до гипокинезии, сопоставимы по форме ЭМГ сигнала,

96

зарегистрированного при нормальной ходьбе другими исследователями (Winter and Yack, 1987; Cappellini et al., 2006) (Рисунок 25).



Фазы двойного шага: 0-20% – постановка стопы на опору; 40-60% – фаза отталкивания; 60-100% – фаза маха.

Рисунок 25 – ЭМГ-активность мышц при нормальной ходьбе в цикле двойного шага

Максимальная ЭМГ-активность *m. tibialis anterior* при ходьбе приходится на постановку стопы и перенос ноги – в этих фазах шага происходит сгибание голеностопного сустава. Периодом минимальной ЭМГ-активности *m. tibialis anterior* является средняя часть шага (20-60% от начала двойного шага). Мышцы задней поверхности голени *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* максимально

активны при отталкивании – временной отрезок 35-55% от начала двойного шага. При постановке стопы вес тела переносится на опорную ногу – активируются мышцы передней поверхности бедра *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris*. Для *m. biceps femoris* периодами максимальной ЭМГ-активности являются постановка стопы и перенос ноги.

На Рисунке 26 представлены показатели амплитуды ЭМГ мышц в различных фазах двойного шага. После АНОГ достоверное увеличение амплитуды ЭМГ *m. tibialis anterior* по сравнению с фоном происходило при постановке стопы и при переносе ноги. ЭМГ-активность *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* достоверно превышала исходный уровень во время отталкивания (p < 0.05).

Основные изменения экстремума ЭМГ-активности *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* после АНОГ были зарегистрированы при постановке стопы – достоверное увеличение для *m. vastus lateralis* и на уровне тенденции для *m. rectus femoris*. Однако при отталкивании ЭМГ-активность этих мышц после АНОГ изменялась по-разному – ЭМГ-активность *m. vastus lateralis* снижалась, а *m. rectus femoris* увеличивалась (p < 0,05). Мы связываем это с тем, что вследствие длительного действия опорной разгрузки в условиях АНОГ происходит изменение межмышечной координации – снижение ЭМГ-активности *m. vastus lateralis* при отталкивании компенсируется возрастанием ЭМГ-активности *m. rectus femoris*.

Достоверное увеличение ЭМГ-активности *m. biceps femoris* (двухсуставная мышца) после АНОГ связано с изменением межмышечной координации. При ходьбе ЭМГ-активность *m. biceps femoris* в опорном периоде шага обусловлена разгибанием тазобедренного сустава (Шпаков и Воронов, 2017; Hansen et al., 2017), при переносе ноги – сгибанием коленного сустава в координации со сгибанием голеностопного сустава с целью контроля высоты подъема стопы (Miller et al., 2010). Однако после АНОГ сгибание коленного сустава при переносе ноги не увеличивалось, и мы можем предполагать, что увеличение активности *m*. biceps femoris являлось компенсацией снижения активности m. vastus lateralis во время отталкивания. Согласно нашим результатам, основная «работа» m. biceps *femoris* при ходьбе после гипокинезии совершалась именно при переносе ноги.



Рисунок 26 – ЭМГ-активность мышц при медленной ходьбе (60 шагов/минуту) до и после 21-суточной АНОГ

Ходьба в быстром темпе. Достоверное уменьшение амплитуды угловых перемещений при ходьбе в быстром темпе 120 шагов/минуту после 21-суточной АНОГ относительно исходного уровня было получено только при анализе кинематических характеристик коленного сустава (Рисунок 27).



*#* – р < 0,05 по сравнению с показателями до АНОГ (тест Вилкоксона).

Рисунок 27 – Кинематические характеристики при быстрой ходьбе (120 шагов/минуту) до и после 21-суточной АНОГ

После антиортостатической гипокинезии, наряду с изменениями кинематических характеристик, также изменялись и показатели электромиографической активности во время ходьбы (Рисунок 28).



Рисунок 28 – ЭМГ-активность мышц при быстрой ходьбе (120 шагов/минуту) до и после 21-суточной АНОГ

Сравнительный анализ характеристик ходьбы до и после 21-суточной антиортостатической гипокинезии выявил достоверное (p < 0,05) увеличение ЭМГ-активности *m. tibialis anterior* во всех фазах шага, ЭМГ-активность *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* возрастала во время отталкивания. В тоже время анализ ЭМГ-активности мышц бедра позволил получить достоверное увеличение амплитуды ЭМГ *m. rectus femoris* при постановке стопы, *m. vastus lateralis* – во время отталкивания. ЭМГ-активность *m. biceps femoris* после гипокинезии не имела отличий от исходного уровня и изменялась на уровне тенденции.

#### Обсуждение

Длительное пребывание в условиях гравитационной разгрузки, обусловленной 21-суточной антиортостатической гипокинезией, сопровождалось изменениями биомеханических характеристик локомоций.

Достоверные изменения кинематических характеристик тазобедренного сустава были обнаружены при отталкивании и в фазе переноса. В коленном суставе зарегистрировано уменьшение амплитуды при постановке стопы и при отталкивании – свидетельство меньшего, по сравнению с исходным уровнем, разгибания коленного сустава. После гипокинезии кинематические характеристики голеностопного сустава изменялись следующим образом. При постановке стопы на опору – увеличение разгибания сустава (акцент на среднюю часть стопы без выраженного «пяточного» контакта). При отталкивании, напротив, амплитуда разгибания уменьшалась. Разнонаправленные изменения кинематики голеностопного сустава отражали изменения стратегии локомоций, обусловленной длительной гипокинезией. Перенос ноги в периоде маха сопровождался увеличением сгибания голеностопного сустава. В целом, комплекс изменений кинематических характеристик ходьбы после 21-суточной АНОГ можно сопоставить с характеристиками ходьбы космонавтов в послеполетном периоде (Чекирда и Еремин, 1974; Шпаков и др., 2013) и после 6-суточной «сухой» иммерсии (Мельник и др., 2006; Шпаков и др., 2008). В этих работах были показаны изменения внешней формы ходьбы, в частности, уменьшение амплитуды угловых

перемещений в суставах (Шпаков и др., 2013), т.е. придание походке формы «пригибной ходьбы» (Чекирда и Еремин, 1974). Согласно нашим результатам, уменьшение разгибания суставов нижних конечностей при ходьбе (как медленной, так и быстрой) после 21-суточной АНОГ обусловлено снижением силовых свойств мышц передней поверхности бедра и задней поверхности голени.

Известно, что зависимость между развиваемым мышцей усилием и величиной электромиографического ответа в интервале малых нагрузок имеет линейный характер (Bouisset and Maton, 1972; Perry and Bekey, 1981; Whitten et al., 2021). Кинематические характеристики локомоций являются отражением «внутренней динамики» (мышечных усилий) шага, косвенной оценкой которой служит ЭМГ-активность мышц. Адаптация суставной кинематики после АНОГ отражается на ЭМГ-активности мышц.

При снижении сократительных возможностей мышцы величина ее ответа при выполнении стандартного усилия возрастает вследствие увеличения числа вовлекаемых в сокращение двигательных единиц (Григорьева и Козловская, 1987). Эта тенденция нашла подтверждение в результатах сравнительного анализа электромиографических характеристик локомоций: достоверное увеличение ЭМГ-активности мышц голени в цикле двойного шага. При отталкивании ЭМГ-активность *m. soleus* возрастает на 55% (Рисунок 26). Согласно ранее полученным данным (Popov and Sayenko, 2003; Miller and Sayenko, 2004), переход условиям безопорности сопровождается к резким снижением тонуса односуставного разгибателя голеностопного сустава – m. soleus. Увеличение ЭМГ-активности *m. soleus* после гипокинезии в фазе отталкивания является индикатором развития в этой гравитационно-зависимой мышце функциональных изменений (снижение силы сокращения).

На амплитуду ЭМГ-активности мышц-разгибателей коленного сустава влияет снижение их силы, что выражается в увеличении числа рекрутированных двигательных единиц и, как следствие этого, увеличение амплитуды ЭМГ при выполнении стандартной нагрузки – ходьбы с заданным темпом на беговой дорожке. В коленном суставе компенсация атонии *m. vastus lateralis*  осуществляется двухсуставной мышцей *m. rectus femoris*, которая выражается в возрастании пика ЭМГ-активности при отталкивании, а также изменении межмышечной координации, связанной с перераспределением активности в сторону двухсуставной мышцы.

### 4.2 Скоростно-силовые свойства мышечного аппарата нижних конечностей в условиях 21-суточной антиортостатической гипокинезии

Функциональное состояние мышечного аппарата нижних конечностей в эксперименте с 21-суточной антиортостатической гипокинезией оценивали по ряду показателей. Анализировали максимальную произвольную силу (максимальный момент силы, Нм), время достижения максимального момента силы (время, с) и отношение максимального момента силы ко времени его достижения (градиент силы, у.е.).

Результаты скоростно-силового тестирования мышц-разгибателей коленного сустава до и после 21-суточной антиортостатической гипокинезии представлены на Рисунке 29.



#-p < 0,05 по сравнению с показателями до АНОГ (тест Вилкоксона).

Рисунок 29 – Максимальный момент силы до и после 21-суточной АНОГ

На высокоскоростном диапазоне (300, 240, 180, 150 град/с) максимальный момент силы после гипокинезии достоверно снижался в пределах 10% (р < 0,05). Выраженное снижение максимального момента силы после гипокинезии происходило на угловых скоростях от 120 до 30 град/с – моменты силы в коленном

суставе достоверно снижались до 15% по сравнению с исходным уровнем (p < 0,05, Рисунок 29). Разгибание коленного сустава на этих угловых скоростях обеспечивается активацией как быстрых, так и более чувствительных к снижению двигательной активности медленных двигательных единиц.

Важным критерием специфичности и направленности скоростно-силовых упражнений является скорость развития усилия – градиент силы (Верхошанский, 1977; McBride et al., 1999; Зациорский, 2019). В отечественной литературе этот показатель обозначается как скоростно-силовой индекс или градиент силы (Верхошанский, 1977; Зациорский, 2019). Понятие «скорость» употребляется для обозначения не только быстроты изменения положения тела или его частей в пространстве, но и для характеристики так называемых «взрывных усилий», к которым можно отнести и тестирование на изокинетическом динамометре. Скорость нарастания силы – градиент силы, особенно важен при изучении движений, где необходимо проявлять большую силу в возможно более короткое время. В самом упрощенном виде градиент силы определяется по наклону кривой «сила-время» (Haff, 2012; Haff et al., 2015). Следовательно, если после 21-суточной АНОГ происходит снижение силовых свойств мышц, отраженное в снижении максимального момента силы, то логично было бы предположить, что при изменении времени достижения максимального момента силы произойдут изменения зависимости «сила-время» после 21-суточной АНОГ.

Однако достоверные различия в показателях времени достижения максимального момента силы до и после экспериментального воздействия получены не были (Рисунок 30).



Рисунок 30 – Среднегрупповые показатели времени достижения максимального момента силы мышц-разгибателей коленного сустава при выполнении скоростно-силового тестирования до и после 21-суточной АНОГ

На Рисунке 31 представлены величины градиента силы для всего диапазона угловых скоростей. Как видно, после 21-суточной АНОГ происходит незначительное снижение градиента силы. Однако существенного изменения времени достижения максимального момента силы после 21-суточной АНОГ выявлено не было ни при анализе индивидуальных значений, ни при анализе среднегрупповых показателей.



Рисунок 31 – Индивидуальные градиенты силы мышц-разгибателей коленного сустава до и после 21-суточной АНОГ
Электромиографическая активность мышц. Показателей СрЭМГ мышц-разгибателей коленного сустава представлены в Таблице 2.

Угловая	m. vastus	s lateralis	m. vastus	medialis	m. rectus femoris	
скорость,	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ
град/с	АНОГ	АНОГ	АНОГ	АНОГ	АНОГ	АНОГ
	208,8	213,8	269,7	329,3 *	247,6	257,3
300	(162,0-	(166,3-	(213,4-	(258,0-	(200,3-	(211,3-
	233,8)	266,0)	339,0)	353,4)	362,0)	338,9)
	218,5	203,5	299,9	331,1	254,2	279,0
240	(178,5-	(164,5-	(245,9-	(252,0-	(220,9-	(205,7-
	262,8)	286,8)	380,4)	366,1)	431,5)	354,8)
	235,2	257,4	286,8	363,2	274,1	308,0
180	(182,4-	(165,3-	(263,1-	(289,7-	(205,4-	(242,7-
	260,3)	280,4)	366,9)	384,0)	408,9)	371,0)
	229,6	251,7	285,2	360,2 *	295,2	285,5
150	(205,7-	(198,0-	(271,9-	(315,9-	(208,4-	(242,0-
	268,9)	293,7)	344,7)	467,0)	417,5)	358,9)
	228,3	249,6	287,0	352,1 *	299,2	315,6
120	(175,8-	(189,9-	(259,1-	(342,7-	(211,5-	(365,8-
	284,5)	283,9)	365,0)	435,7)	355,0)	429,2)
	234,6	275,0	308,6	352,0	305,6	307,0
90	(172,0-	(207,3-	(281,5-	(313,6-	(222,1-	(267,4-
	287,5)	307,2)	360,9)	436,7)	378,7)	417,5)
	234,8	265,3 *	331,9	367,7 *	306,8	326,0
60	(182,6-	(198,7-	(261,0-	(320,2-	(245,5-	(310,7-
	260,6)	289,1)	370,5)	425,1)	412,4)	413,6)
	223,1	284,0 *	333,2	427,8 *	289,3	430,4 *
30	(181,3-	(234,3-	(268,7-	(370,3-	(236,5-	(384,0-
	294,3)	352,3)	345,0)	605,3)	388,9)	476,0)

Таблица 2 – Показатели СрЭМГ (мкВ) при выполнении скоростно-силового тестирования до и после 21-суточной антиортостатической гипокинезии

Примечания

1. Данные представлены: Ме (Q25-Q75).

2. \* – р < 0,05 по сравнению с показателями до АНОГ (тест Вилкоксона).

Представленные в Таблице 2 результаты демонстрируют увеличение амплитуды СрЭМГ после 21-суточной АНОГ на всех угловых скоростях, за исключением *m. rectus femoris* на угловой скорости 300 и 240 град/с. Если при стандартном усилии увеличивается амплитуда ЭМГ сигнала (в нашем

исследовании – СрЭМГ), следовательно в работу вовлекается большее количество двигательных единиц (Stokes, 2005; Wakeling et al., 2006; Hwang, 2007). Увеличение СрЭМГ после гипокинезии указывает на снижение сократительных способностей мышц-разгибателей коленного сустава. Чтобы выполнить разгибание с заданной угловой скоростью, испытуемые должны приложить бо́льшие усилия после АНОГ, чем до эксперимента.

После АНОГ снижается максимальная сила мышц-разгибателей коленного сустава на всех угловых скоростях и увеличивается миоэлектрическая стоимость, что представлено в Таблице 3 на примере показателя отношения амплитуды СрЭМГ и максимального силового момента «СрЭМГ/момент силы».

после 21-суточнои АНОГ									
,c	m. vastus lateralis			m. vastus medialis			m. rectus femoris		
град									
ζĊ,	ДО	ПОСЛЕ		ДО	ПОСЛЕ		ДО	ПОСЛЕ	
Γ.	ΑΗΟΓ	ΑΗΟΓ		АНОГ	ΑΗΟΓ		ΑΗΟΓ	АНОГ	
200	1,59	1,83 *	↑	2,01	2,70 *	1	2,21	2,26	1
300	(1,11-1,98)	(1,38-2,75)		(1,48-2,59)	(2,02-3,53)		(1,51-2,63)	(1,94-2,83)	
240	1,55	1,58	1	1,95	2,48 *	1	1,74	2,00	1
240	(1,07-1,70)	(1,16-2,38)		(1,70-2,37)	(1,60-3,05)		(1,45-2,41)	(1,65-2,53)	
180	1,44	1,52	1	1,80	2,29 *	1	1,60	1,96	1
180	(0,98-1,55)	(1,01-1,79)		(1,53-2,17)	(1,60-3.05)		(1,30-2,33)	(1,65-2,32)	
150	1,40	1,45 *	1	1,61	2,34 *	$\uparrow$	1,64	1,69	1
150	(0,98-1,49)	(1,18-1,70)		(1,36-2,06)	(1,66-2,92)		(1,16-1,92)	(1,50-2,24)	

1,92 \*

(1, 64 - 2, 77)

1,68 \*

(1, 40 - 2, 30)

1.69 \*

(1,35-2,20)

1,79 \*

(1, 58-2, 25)

1,41

(0,98-1,66)

1,40

(0, 98-1, 53)

1.35

(0,98-1,43)

1,05

(0, 89 - 1, 33)

1

1

1

1

1,88

(1, 46 - 2, 18)

1,61

(1, 30-2, 11)

1,63

(1, 29 - 1, 92)

1,70 \*

(1,56-2,02)

1

1

1

1

Таблица 3 – «СрЭМГ/момент силы» мышц-разгибателей коленного сустава до и после 21-суточной АНОГ

Примечания

1,22

(0,73-1,38)

1,14

(0,70-1,26)

1.01

(0,66-1,09)

0,93

(0,66-1,04)

120

90

60

30

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

1,26 \*

(1,05-1,64)

1,24 \*

(0, 98-1, 47)

1.13 \*

(0, 88 - 1, 34)

1,19 \*

(0,90-1,32)

1

1

1

2. Направление стрелки указывает на снижение или увеличение показателя «СрЭМГ/момент силы».

3. \* - p < 0,05 по сравнению с показателями до АНОГ (тест Вилкоксона).

1,42

(1,08-1,95)

1,43

(1, 11-1, 74)

1.31

(0,98-1,62)

1,24

(0, 82 - 1, 37)

При скоростно-силовом тестировании показатель «СрЭМГ/момент силы» характеризует эффективность сокращения мышцы при выполнении движения с максимальной силой на заданной скорости. Отношение «СрЭМГ/момент силы» отражает, во-первых, способность испытуемого проявить свои максимальные возможности при выполнении тестового упражнения, во-вторых, применительно к тестированию в условиях эксперимента, оценить величину вклада отдельной мышцы в выполнение двигательного действия (разгибание в коленном суставе на изокинетическом динамометре).

Исходный уровень «СрЭМГ/момент силы» m. vastus lateralis на высоких угловых скоростях находился в диапазоне 1,3-1,6 мкВ/Нм, на низких – 1,1-0,9 мкВ/Нм, после АНОГ – 1,58-1,83 мкВ/Нм на высоких скоростях и 1,13-1,19 мкВ/Нм на низких. До гипокинезии показатель «СрЭМГ/момент силы» m. vastus medialis составил 2,01-1,95 мкВ/Нм (300-240 град/с) и 1,31-1,24 мкВ/Нм (60-30 град/с). После АНОГ показатели «СрЭМГ/момент силы» выросли до 2,48-2,70 и 1,69-1,79 мкВ/Нм скоростях соответственно. Отношение на высоких И низких «СрЭМГ/момент силы» *m. rectus femoris* не меняется в диапазоне скоростей 300-60 град/с, и только при развитии максимального усилия на угловой скорости 30 град/с проявлялось влияние АНОГ на m. rectus femoris – величина «СрЭМГ/момент силы» достоверно увеличивается с 1,05 до 1,70 мкВ/Нм.

Возрастание показателей «СрЭМГ/момент силы» после АНОГ позволяют заключить, что испытуемые не в полной мере «вкладываются» в разгибание коленного сустава (амплитуда СрЭМГ увеличивается, момент силы – снижается), или же их уровень развития скоростных качеств и свойства нервно-мышечного аппарата не позволяли задействовать максимальное количество двигательных единиц.

На высоких угловых скоростях сила мышцы обеспечивается работой высокопороговых двигательных единиц (FO – Fast Oxydative и FG – Fast Glicolitic), синхронизация сокращения которых отражается на величине амплитуды СрЭМГ. При низких угловых скоростях активны все типы двигательных единиц мышцы, включая медленные (SO – Slow Oxidative), по схеме SO+FO+FG (Linnamo et al.,

2003). На высоких скоростях медленные двигательные единицы также активны, однако они не успевают развить максимальное усилие, которое ограничено заданной угловой скоростью и малым временем достижения максимального момента силы (~0,1-0,2 с). В низкоскоростном диапазоне (120-30 град/с) при увеличении времени достижения максимального момента силы до 0,6-0,8 с испытуемые успевают развить значительный момент в суставе. После 21-суточной АНОГ наблюдали увеличение «СрЭМГ/момент» для всех мышц и на всем диапазоне угловых скоростей.

#### Обсуждение

После АНОГ происходило снижение абсолютных показателей максимальной произвольной силы при практически неизменном времени ее достижения. Можно скоростно-силовые «потери» АНОГ вывод, что после зависят сделать сократительных способностей преимущественно OT снижения медленных двигательных единиц мышц-разгибателей коленного сустава.

Длительная гипокинезия не влияет на градиент силы мышц-разгибателей коленного сустава, следовательно, можно предположить, что АНОГ не влияет на механизм рекрутирования быстрых двигательных единиц.

Результаты скоростно-силового тестирования до и после 21-суточной АНОГ сопоставимы с результатами изучения скоростно-силовых свойств мышц бедра и голени после коротких полетов на МКС и длительных космических полетов на станции «Мир» (Rittweger et al., 2018; Koryak, 2020;). Авторы показали, что при концентрическом режиме сокращения для мышц-разгибателей коленного сустава показатели максимальной произвольной силы после космических полетов достоверно снижались в низкоскоростном, силовом, диапазоне угловых скоростей 30 и 60 град/с на 16% и на 13% соответственно, в высокоскоростных режимах 120 и 180 град/с – на 9% и на 11% соответственно. Исследование с изучением влияния 3-суточной и 7-суточной «сухой» иммерсии (Netreba et al., 2006) показало, что при воздействии 3-суточной безопорности изменений скоростно-силовых свойств мышц не происходило. Наряду с этим, после 7-суточной «сухой» иммерсии

снижение скоростно-силовых показателей составляло до 15% на скорости 300 град/с и до 12% на скорости 30 град/с по сравнению с исходным уровнем.

Таким образом, 21-суточная АНОГ с углом наклона тела -6° обусловливает изменения состояния мышечного аппарата нижних конечностей. Сопоставление результатов скоростно-силового тестирования, выполненного после экспериментального воздействия, показало снижение максимальной произвольной силы на всем диапазоне угловых скоростей тестового протокола. Согласно полученным результатам, снижение показателей максимальной произвольной силы не зависело от изменения градиента силы. Следовательно, мы полагаем, что скоростно-силовые проявления мышц снижаются после АНОГ преимущественно за счет изменения в активности медленных двигательных единиц. Влияние невесомости на состояние медленных двигательных единиц подтверждено рядом работ (Шенкман и др., 1999, 2017; Narici et al., 2003, 2011; Сергеева и др., 2023). При этом мы предполагаем, что пребывание в условиях АНОГ не приводит к значительному быстрых изменению состояния двигательных единиц. Подтверждают это результаты анализа ЭМГ-активности m. vastus lateralis, m. vastus medialis И m. rectus femoris, которые показали увеличение СрЭМГ преимущественно на низких угловых скоростях. После АНОГ возрастала и физиологическая стоимость работы мышц при достоверном снижении силовых показателей. Подтверждение этому было получено при проведении спектрального анализа посредством реобразования Фурье. Спектральный анализ ЭМГ-активности мышц-разгибателей коленного сустава (представлено в Приложениях 1-4) выявил значительное увеличение как средней мощности, так и средней частоты спектра ЭМГ на низких угловых скоростях, что свидетельствует о об увеличении количества активных быстрых двигательных единиц и частоты их импульсации (Dupont et al., 2000; Трембач и Марченко, 2000; Christie et al., 2009; Сергеева и Тамбовцева, 2020). Также сдвиг миозинового фенотипа мышечных волокон в быструю сторону при гравитационной разгрузке может быть частью адаптивных аппарата и способствует сохранению перестроек мышечного количества мышечных волокон в общем объеме миофибриллярного аппарата (Шенкман, 2016).

# 4.3 Влияние 3-суточной антиортостатической гипокинезии на состояние мышечного аппарата нижних конечностей при циклической физической

## нагрузке

Результаты тестирования на велоэргометре со ступенчато возрастающей нагрузкой после 3-суточной АНОГ показали наличие отчетливой тенденции к увеличению ЭМГ-стоимости работы мышц голени. Результаты анализа ЭМГ-стоимости работы мышц голени во время велоэргометрической нагрузки представлены на Рисунке 32.

ЭМГ-стоимость paбoты m. tibialis anterior зависела от величины внешней мощности и длительности ступени на всех уровнях нагрузки, как на 1-й минуте, так и на 5-й минуте, увеличиваясь в 2 раза по сравнению с начальным уровнем на второй ступени и снижаясь на третьей ступени до величины, соответствующей первой ступени. Зарегистрированная тенденция изменений ЭМГ-стоимости работы *m. tibialis anterior* отражала низкий уровень техники педалирования испытуемых. Мышцы задней поверхности soleus голени т. И m. gastrocnemius medialis во время велоэргометрического теста имели более низкую ЭМГ-активность, и, следовательно, низкую ЭМГ-стоимость работы. Лишь только на ступени 175 Вт ЭМГ-стоимость работы m. soleus и m. gastrocnemius medialis стала приближаться по значениям к ЭМГ-стоимости работы *m. tibialis anterior*. ЭМГ-стоимость работы *m. soleus* после гипокинезии имела наименьшие среди мышц голени изменения, которые на 5-й минуте на ступени 150 Вт не превышали 10% по сравнению с фоном. Максимальное увеличение ЭМГ-стоимости m. gastrocnemius medialis после гипокинезии наблюдали на 5-й минуте ступени 150 Вт.



Рисунок 32 – ЭМГ-стоимость работы мышц голени во время выполнения нагрузочного тестирования на велоэргометре до и после 3-суточной АНОГ

Следует отметить, что изменения ЭМГ-стоимости экстензоров голени *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* при физической нагрузке после гипокинезии имели перекрестный характер. Так на начальной стадии теста (мощность педалирования 125 Вт) преобладало возрастание ЭМГ-стоимости *m. soleus* (в пределах 7%) в то время, как ЭМГ-стоимость *m. gastrocnemius medialis* по сравнению с фоном не изменялась. На последующих ступенях нагрузки (150 и 175 Вт) ЭМГ-стоимость работы *m. soleus* не изменялась, *m. gastrocnemius medialis* – увеличивалась. Это связано с тем, что *m. soleus* является односуставной мышцей и ее мощности «не хватает» для того, чтобы противодействовать внешней мощности во время велоэргометрического теста. Включаются двухсуставные *mm. gastrocnemius medialis* и *gastrocnemius lateralis*, передающие мощность из коленного сустава в голеностопный (Воронов, 2004).

Основные изменения ЭМГ-стоимости работы *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* произошли на мощности 125 Вт и 150 Вт (Рисунок 33). На первой части тестового протокола происходило увеличение показателей ЭМГ-стоимости, которое было недостоверно, но существенно – от 7 до 26%. С 5-й минуты ступени 150 и до завершения педалирования наблюдалось выраженное снижение ЭМГ-стоимости относительно исходного уровня. Несмотря на значительно меньшие показатели как ЭМГ-активности, так и ЭМГ-стоимости *m. biceps femoris*, характер изменений электромиографических характеристик *m. biceps femoris* после экспериментального воздействия был аналогичен изменениям мышц передней поверхности бедра – увеличение в первой части и снижение во второй части тестового протокола.



Рисунок 33 – ЭМГ-стоимость работы мышц бедра во время выполнения нагрузочного тестирования на велоэргометре до и после 3-суточной АНОГ

#### Обсуждение

3-суточной Следствием пребывания условиях человека В антиортостатической мышечной гипокинезии является снижение работоспособности. Об этом свидетельствует увеличение электромиографической (физиологической) стоимости нагрузочного тестирования после гипокинезии. Это, в свою очередь, указывает на снижение сократительных способностей мышц голени и бедра и снижение в целом уровня физической работоспособности после гипокинезии.

На первый взгляд, езда на велосипеде является простым двигательным актом. Однако при выполнении педалирования запускается целый комплекс взаимодействия мышц, которые создают крутящие моменты в суставах нижних конечностей (Ericson, 1986; Gregor et al., 1991; Sakamoto et al., 2006; Hug et al., 2006; Kerr et al., 2007). Кроме того, ряд исследователей в своих работах уделяет много внимания активности одно- и двухсуставных мышц во время педалирования как в диапазоне малых мощностей (лица, не занимающиеся регулярно тренировками на велосипеде), так и субмаксимальных и максимальных мощностей у спортсменов (Sarre et al., 2003; Hasson et al., 2008; Momeni et al., 2014; Bing et al., 2024).

В нашем исследовании было изучено влияние 3-суточной антиортостатической гипокинезии на электромиографические характеристики циклических локомоций, которое оценивали по ЭМГ-стоимости шести основных мышц голени и бедра. Среди них односуставными являются *m. tibialis anterior*, *m. soleus* и *m. vastus lateralis*, двухсуставными – *m. gastrocnemius medialis*, *m. rectus femoris* и *m. biceps femoris* (Воронов, 2003; Hasson et al., 2008; Zagrodny et al., 2018).

Сравнительный анализ электромиографической стоимости педалирования на велоэргометре позволил определить наличие взаимосвязей между одно- и двухсуставными мышцами нижних конечностей не только в исходном состоянии (до гипокинезии), но и их сохранение на том же уровне после короткой экспозиции в условиях эксперимента. Следует особо отметить практически полное отсутствие значительных изменений после гипокинезии ЭМГ-стоимости антигравитационной *m. soleus*. По-видимому, это является следствием переключения функций разгибания голеностопного сустава при нагрузочном педалировании на двухсуставную *m. gastrocnemius medialis*, возросшая активность которой компенсирует снижение «работы» *m. soleus*. Такую же картину мы можем наблюдать, анализируя результаты анализа ЭМГ-стоимости работы мышц бедра – на высоких мощностях нагрузки *m. rectus femoris* принимает на себя функцию по разгибанию коленного сустава.

Таким образом, исследование влияния 3-суточной антиортостатической гипокинезии на состояние мышечного аппарата нижних конечностей при циклической физической нагрузке позволило не только оценить мышечные «потери», обусловленные гипокинезией, но и подтвердить изменение межмышечной координации после гравитационной разгрузки.

#### Резюме к Главе 4

Результаты исследований в условиях экспериментов с АНОГ различной продолжительности позволяют сделать следующие выводы.

Сравнительный анализ биомеханических характеристик медленной и быстрой ходьбы, выполненный после завершения 21-суточной АНОГ, выявил признаки изменения в стратегии ходьбы, обусловленные нарушениями в системе двигательных функций И снижением силовых управления показателей мышц-разгибателей коленного сустава вследствие длительной гипокинезии: изменение характера постановки стопы на опору и снижение высоты общего центра масс тела («пригибной» характер ходьбы). Достоверные изменения кинематических характеристик являются признаком увеличения «физиологической стоимости» ходьбы, что отражают результаты анализа ЭМГ-активности исследуемых мышц до и после длительной гипокинезии.

Пребывание человека в условиях АНОГ также приводит к изменениям функционального состояния мышечного аппарата нижних конечностей, что подтвердили результаты скоростно-силового тестирования. Анализ комплекса показателей, полученных в данном исследовании, указывает на существенное снижение возможностей использования мышечного потенциала: после 21-суточной гипокинезии снижение силовых показателей сопровождалось увеличением физиологической стоимости работы мышц при скоростно-силовом тестировании.

Менее выраженные по сравнению с ходьбой или скоростно-силовыми свойствами мышц изменения физиологической стоимости циклических локомоций позволил и провести анализ результатов выполнения нагрузочного тестирования после короткой экспозиции в условиях постельного режима с воздействием 3-суточной антиортостатической гипокинезии.

# ГЛАВА 5 ВЛИЯНИЕ ИММЕРСИОННОЙ ГИПОКИНЕЗИИ НА СОСТОЯНИЕ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА ЧЕЛОВЕКА

Исследования в «сухой» иммерсии продолжительностью 5 суток были выполнены с участием 9 женщин-добровольцев. Состояние опорно-двигательного аппарата нижних конечностей оценивали использованием С метода изокинетической динамометрии. Скоростно-силовое тестирование на изокинетическом динамометре «Biodex 4 Pro» выполняли по протоколу, который использовали в эксперименте с 21-суточной антиортостатической гипокинезией с участием добровольцев мужчин (Глава 4). Показатели максимального момента силы после иммерсии снижались на всем диапазоне угловых скоростей (Рисунок 34).



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до АНОГ (тест Вилкоксона). СИ – «сухая» иммерсия

Рисунок 34 – Показатели максимальной произвольной силы мышц-разгибателей коленного сустава у женщин до и после иммерсии

Снижение после иммерсии максимального момента силы на высоких угловых скоростях (300-150 град/с) не превышало 5% относительно фоновых

величин и не являлось достоверным. Выполнение скоростно-силового тестирования на низких угловых скоростях (90, 60 и 30 град/с) показало снижение максимального момента силы до 20% при уровне статистической значимости р < 0,05.

При выполнении скоростно-силового тестирования у мужчин в исследовании с 21-суточной антиортостатической гипокинезией, мы предположили, что показатели момента силы на угловых скоростях 300-150 град/с зависят от усилий, развиваемых в основном быстрыми двигательными единицами, на угловых скоростях 120-30 град/с – от совместной работы как медленных, так и быстрых двигательных единиц. Кроме того, результаты тестирования мужчин показали, что снижение показателей скоростно-силового тестирования происходило преимущественно за счет снижения силовых показателей, а не скоростных. Результаты женского иммерсионного эксперимента в целом соответствовали данному предположению.

На Рисунке 35 представлены показатели времени достижения максимального момента силы.



Рисунок 35 – Показатели времени достижения максимального момента силы мышцразгибателей коленного сустава при выполнении скоростно-силового тестирования до и после иммерсии

Результаты показывают, что существенного изменения времени достижения максимального момента силы после 5-суточной иммерсии выявлено не было. При этом на скорости 30 град/с имело место снижение времени достижения максимального момента силы, данные величины изменялись незначительно: от 0,79 с до иммерсии и до 0,73 с после иммерсии.

Анализ градиента силы на всем диапазоне угловых скоростей подтвердил наше предположение о том, что скоростно-силовые свойства мышц-разгибателей коленного сустава снижаются преимущественно вследствие снижения собственно силовых способностей испытуемых (Рисунок 36).



Рисунок 36 – Показатели градиента силы мышц-разгибателей коленного сустава на всем диапазоне угловых скоростей до и после иммерсии

Наряду с этим, результаты скоростно-силового тестирования указывают на то, что показатели максимального произвольного момента силы не зависят от времени активности/выполнения движения ни до экспериментального воздействия, ни после его завершения.

Электромиографическая активность мышц-разгибателей коленного сустава. Анализ показателей СрЭМГ мышц-разгибателей коленного сустава у женщин во время тестирования на динамометре до и после иммерсионной

гипокинезии на различных угловых скоростях показал следующие результаты (Таблица 4).

Угловая	m. vastus	s lateralis	m. vastus	s medialis	m. rectus femoris		
скорость,							
град/с	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	
	127,5	149,0	225,9	203,6	211,0	256,3 *	
300	(109,0-	(120,7-	(176,5-	(191,5-	(186,7-	(218,2-	
	189,5)	158,6)	321,7)	218,2)	250,4)	361,8)	
	145,2	157,4	229,2	203,5	212,9	279,3 *	
240	(123,7-	(129,2-	(178,2-	(172,1-	(197,4-	(235,0-	
	170,5)	168,8)	269,9)	241,6)	306,4)	348,5)	
	149,2	136,5	230,0	210,6	232,8	265,4	
180	(109,9-	(126,4-	(186,2-	(184,6-	(162,0-	(206,2-	
	208,8)	159,0)	256,8)	277,3)	310,4)	326,8)	
	138,2	154,2	234,5	207,0	213,5	278,2 *	
150	(121,2-	(131,2-	(177,6-	(196,4-	(190,4-	(208,1-	
	173,9)	182,1)	255,7)	252,9)	277,3)	303,4)	
	144,5	146,5	242,0	223,3	211,6	273,6 *	
120	(132,5-	(134,4-	(184,6-	(201,9-	(201,4-	(227,7-	
	179,5)	168,1)	296,1)	269,7)	303,4)	334,6)	
	145,7	150,4	230,4	207,7	215,6	239,8	
90	(138,5-	(135,1-	(198,2-	(189,5-	(204,7-	(217,0-	
	160,6)	168,5)	270,0)	216,7)	273,5)	326,5)	
	167,5	148,5	242,5	186,9	233,7	280,0 *	
60	(147,9-	(139,8-	(211,8-	(172,2-	(206,9-	(223,3-	
	179,1)	163,0)	255,9)	234,7)	269,7)	305,8)	
	164,8	143,1	221,5	171,7	239,6	262,4	
30	(128,5-	(130,1-	(181,0-	(161,4-	(199,1-	(243,3-	
	192,0)	179,1)	237,4)	206,7)	288,4)	309,7)	

Таблица 4 – Показатели СрЭМГ (мкВ) при выполнении женщинами скоростносилового тестирования до и после 5-суточной иммерсионной гипокинезии

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

2. \* - p < 0,05 по сравнению с показателями до «сухой» иммерсии (тест Вилкоксона).

Показатели СрЭМГ после 5-суточной «сухой» иммерсии изменялись разнонаправленно для каждой из исследуемых мышц. Наименьшие изменения СрЭМГ были получены при анализе электромиографической активности *m. vastus lateralis*, которая имела тенденцию к увеличению на угловых скоростях 300, 240, 150 и 90 град/с. СрЭМГ *m. vastus medialis* после иммерсии снижалась относительно исходного уровня на всем диапазоне уголовных скоростей тестового протокола от

8% (180 град/с) до 23% (60 и 30 град/с). Заметно выделяется на фоне показателей СрЭМГ *m. vastus lateralis* и *m. vastus medialis* активность третьей исследуемой нами мышцы – *m. rectus femoris*.

В отличие от *m. vastus lateralis* и *m. vastus medialis*, ЭМГ-активность *m. rectus femoris* возрастала на всех угловых скоростях. При этом уровня достоверности увеличение СрЭМГ после иммерсии достигало как на высоких, так и на низких угловых скоростях.

Для оценки эффективности использования мышечного потенциала мышцразгибателей коленного сустава при выполнении движения с максимальной силой рассчитывали показатель «СрЭМГ/момент силы» как отношение амплитуды СрЭМГ к максимальному моменту силы (Рисунок 37).

Как уже было отмечено в Главе 4, низкие величины «СрЭМГ/момент силы» отражают, во-первых, способность испытуемого проявить свои максимальные возможности при выполнении тестового упражнения, во-вторых, применительно к тестированию в условиях эксперимента, оценить величину вклада отдельной мышцы в выполнение двигательного действия (разгибание в коленном суставе на динамометре).

Минимальные значения отношения «СрЭМГ/момент силы» как до, так и после иммерсии были характерны для *m. vastus lateralis*, не превышали 2,0 мкВ/Нм и практически не различались на разных угловых скоростях. После иммерсии увеличение «СрЭМГ/момент силы» было зафиксировано только на высоких угловых скоростях 300 и 240 град/с, на остальных – снижение по сравнению с исходным уровнем.



Рисунок 37 – Показатели отношения «СрЭМГ/момент силы» мышц-разгибателей коленного сустава у женщин до и после иммерсии

«СрЭМГ/момент силы» *m. vastus medialis* после иммерсии на уровне тенденции увеличивался только на угловой скорости 300 град/с. На остальных

угловых скоростях «СрЭМГ/момент силы» *m. vastus medialis* после иммерсии либо имел тенденцию к снижению, либо не отличался от исходного уровня.

«СрЭМГ/момент силы» *m. rectus femoris* после иммерсии увеличивался на всех угловых скоростях, за исключением 180 град/с. Наибольшее изменение относительно исходного уровня было обнаружено также на высоких угловых скоростях.

Величины «СрЭМГ/момент силы» m. vastus medialis и m. rectus femoris как до, так и после иммерсии превосходили в 1,5 раза значение «СрЭМГ/момент силы» m. vastus lateralis. Это может быть свидетельством большего вклада в разгибание коленного сустава именно m. vastus lateralis относительно других головок m. quadriceps femoris.

## Обсуждение

Влияние какого-либо фактора на состояние какой-либо системы зависит от продолжительности его действия, интенсивности, а также от того, в какой степени данный фактор влияет именно на эту систему. В случае модельного эксперимента с «сухой» иммерсией основным действующим фактором является безопорность (Shenkman et al., 1997; Козловская, 2008, 2017; Миллер и др., 2010; Томиловская и др., 2020). Поскольку определение интенсивности в иммерсионном эксперименте представляется сложной задачей, основным действующим фактором в условиях «сухой» иммерсии является ее длительность. В исследовании с участием женщин в качестве добровольцев-испытуемых продолжительность иммерсионной гипокинезии составляла 5 суток.

Результаты выполненных ранее модельных иммерсионных исследований различной продолжительности доказали негативные эффекты «сухой» иммерсии на организм человека (Шпаков и др., 2008; Vil'chinskaya et al., 2017; Rukavishnikov et al., 2017; Tomilovskaya et al., 2019; Манько и др., 2019; Томиловская и др., 2020; Зарипов и Суворов, 2020; Маркин и др., 2020; Кузичкин и др., 2020; Кукоба и др., 2020; Saveko et al., 2021). Наряду с этим, ряд авторов сходятся во мнении, что эффекты «сухой» иммерсии проявляются в

различных системах организма в значительно более короткие сроки по сравнению (Treffel al.. 2017: с другими наземными моделями невесомости et Tomilovskaya et al., 2019). До 2020 года в иммерсионных исследованиях в качестве испытуемых участвовали исключительно добровольцы мужского пола (Robin et al., 2023). В связи с этим, сведений о влиянии модели «сухой» иммерсии на физиологические системы женского организма в современной литературе представлено недостаточно. Следовательно, при анализе результатов нашего исследования иммерсионной гипокинезии с участием женщин мы могли лишь оперировать данными, полученными в исследованиях с участием испытуемых мужского пола.

Направленность изменений скоростно-силовых показателей (максимальная произвольная сила, скорость достижения максимальной произвольной силы, градиент силы) после иммерсионного воздействия у женщин не имела отличий по сравнению с результатами, полученными у мужчин в антиортостатической гипокинезии.

Сравнение результатов скоростно-силового тестирования до и после иммерсии выявило тенденцию к статистически значимым «потерям» силы на низких угловых скоростях относительно исходного уровня. Время достижения максимального момента силы не отличалось от исходного уровня. Сопоставление показателей градиента силы до и после 5-суточной иммерсии показало, что ни до, ни после экспериментального воздействия показатели максимальной произвольной силы не зависели от времени ее достижения. Изменения в результатах скоростносилового тестирования после 5-суточной «сухой» иммерсии происходили за счет снижения силовых свойств мышц-разгибателей коленного сустава, а не за счет изменения механизма рекрутирования двигательных единиц. Снижение скоростносиловых проявлений В условиях модельного эксперимента происходит исключительно вследствие изменения свойств медленных двигательных единиц (Воронов и др., 2024).

Результаты, полученные в «женском» и «мужском» экспериментах, по направленности изменений скоростно-силовых проявлений мышц нижних

128

конечностей являются полностью сопоставимыми, несмотря на различную продолжительность экспериментального воздействия.

Скоростно-силовые проявления мышц зависят от размеров мышцы, а также от внутри- и межмышечной координации, которая определяется работой центральной нервной системы (Narici et al., 1988; Воронов и др., 2019). Результаты, полученные при анализе ЭМГ мышц во время скоростно-силового тестирования, позволили выявить определенные закономерности изменения в работе мышц после 5-суточной иммерсии. Отношение «СрЭМГ/момент силы» m. vastus lateralis, m. vastus medialis и m. rectus femoris при разгибании коленного сустава 1:2:3. соответствует отношению Именно В такой последовательности расположились результатам расчета «СрЭМГ/момент мышцы ПО силы». анатомическими особенностями По-видимому, это связано с строения мышц-разгибателей коленного сустава. Исследования по оценке вклада отдельных головок *m. quadriceps femoris* в суммарный момент силы при разгибании коленного сустава (Соколов и др., 2023) указывают на минимальное влияние двухсуставной *m. rectus femoris* на величину момента силы, развиваемого при разгибании на высоких (240 град/с) и низких (90 град/с) угловых скоростях. Двухсуставная т. rectus femoris имеет самое высокое значение «СрЭМГ/момент силы» по сравнению с m. vastus lateralis и m. vastus medialis, которое после 5-суточной иммерсии становится еще более высоким, что и определяет минимальный вклад *m. rectus femoris* в разгибание коленного сустава.

Размер мышцы и угол перистости являются ведущими параметрами при оценке функции мышц во время движений человека (Ema et al., 2013). Размеры мышцы имеют корреляцию с развиваемой силой (Freilich et al., 1995; Masuda et al., 2003), угол перистости связан с эффективной передачей силы мышечных волокон на сухожилие (Alexander and Vernon, 1975). Длина волокон и углы перистости *m. rectus femoris* отличаются от аналогичных показателей трех головок *m. vastus (m. vastus lateralis, m. vastus medialis* и *m. vastus intermedius)* (Воронов, 2003). Следовательно, при увеличении скорости сокращения вклад *m.* 

*rectus femoris* (мышца с короткими волокнами) в суставной момент будет уменьшаться по сравнению с моментом *m. vastus* (мышца с длинными волокнами).

Как прямые показатели скоростно-силового тестирования (максимальный момент силы), так и показатели моторного управления по направленности изменений в «мужском» и «женском» экспериментах не имели отличий. Вместе с тем, имелись отличия в значениях «СрЭМГ/момент силы», которые были 2-кратно выше у женщин. У женщин, в отличие от мужчин, установлено более разнообразное рекрутирование двигательных единиц во время низкоинтенсивного изометрического сокращения (Nishikawa et al., 2017). Особенности ЭМГ у женщин обуславливают различия в мышечной активации и свидетельствуют о гендерных нервно-мышечных различиях (Pradhan et al., 2020). Кроме того, у женщин наблюдается более высокая скорость разряда двигательных единиц, низкая действия амплитуда потенциала двигательных единиц, чем мужчин y (Taylor et al., 2022). Полученные С.А. Taylor et al. результаты, по-видимому, являются доказательством гендерных различий в центральном контроле силовых проявлений.

#### Резюме к Главе 5

Анализ результатов скоростно-силового тестирования на динамометре в рамках иммерсионного исследования с участием женщин показал сопоставимые изменения скоростно-силовых проявлений мышц-разгибателей коленного сустава в исследовании с 21-суточной антиортостатической гипокинезией с участием мужчин (Глава 4).

Изменения скоростно-силовых проявлений (максимальная произвольная сила, скорость достижения максимальной произвольной силы, градиент силы), наблюдаемые у женщин, по направленности изменений после экспериментального воздействия в 5-суточной «сухой» иммерсии не имели отличий по сравнению с полученными мужчин В условиях 21-суточной результатами, У антиортостатической Несмотря гипокинезии. на 4-кратное уменьшение воздействия продолжительности экспериментального В иммерсионном исследовании, результаты скоростно-силового тестирования у женщин показали меньшие силовые «потери», но все же достоверно отличимые от исходного уровня.

## ГЛАВА 6

# ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА ЧЕЛОВЕКА ПРИ ОРТОСТАТИЧЕСКОЙ ГИПОКИНЕЗИИ

В Главе 6 представлены результаты биомеханического анализа ходьбы, бега и скоростно-силового тестирования до и после ортостатической гипокинезии с углом наклона тела относительно горизонта +9,6 градуса продолжительностью 14 суток. Проведен сравнительный анализ результатов ортостатической гипокинезии с постоянным (группа «9,6°») и переменным углом (группа «9,6°+горизонт») положения тела в течение суток. При короткой экспозиции в 7-суточной ортостатической гипокинезии испытуемые до и после экспериментального воздействия выполняли тестирование на велоэргометре с тремя ступенями нагрузки 125, 150 и 175 Вт по пять минут каждая.

# 6.1 Состояние мышечного аппарата нижних конечностей при выполнении физической нагрузки до и после пребывания в условиях 7-суточной ортостатической гипокинезии с переменным углом положения тела

На Рисунке 38 представлены показатели ЭМГ-стоимости работы мышц голени при выполнении велоэргометрического теста со ступенчато возрастающей нагрузкой до и после 7-суточной ортостатической гипокинезии.



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до ортостатической гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 38 – ЭМГ-стоимость работы мышц голени во время выполнения нагрузочного тестирования на велоэргометре до и после 7-суточной ортостатической гипокинезии

Изменения ЭМГ-стоимости работы m. tibialis anterior после гипокинезии были выявлены как в самом начале теста на ступени нагрузки 125 Вт (5 минута), так и в середине нагрузочного теста – на 1-й минуте ступени 150 Вт (p < 0,05). На велоэргометрического теста достоверных остальных ступенях изменений ЭМГ-стоимости работы m. tibialis anterior после ортостатической гипокинезии не наблюдалось. Достоверное возрастание ЭМГ-стоимости работы *m. soleus* после гипокинезии по сравнению с фоновыми показателями было получено только на 5-й минуте ступени 125 Вт (p <0,05). ЭМГ-стоимость работы *m.* gastrocnemius medialis во время нагрузочного тестирования претерпела наименьшие среди мышц голени изменения. При мощности нагрузки 125 и 150 Вт после гипокинезии ЭМГ-стоимость работы m. gastrocnemius medialis практически завершающей исходного уровня. В не изменялась относительно части (ступень 175 Bt) было нагрузочного протокола отмечено увеличение ЭМГ-стоимости на 1 минуте, которое достигло статистически значимого увеличения по сравнению с исходным уровнем на 5 минуте теста.

Миоработа мышц бедра отличалась значительно большими разбросами индивидуальных значений, a также направленностью изменений после гипокинезии (Рисунок 39). ЭМГ-стоимость работы мышц бедра после гипокинезии характеризовалась тенденцией к снижению на всех ступенях нагрузочного тестирования. Ha фоне отсутствия изменений ЭМГ-стоимости работы m. vastus lateralis и m. rectus femoris после гипокинезии обращает на себя внимание значительное снижение ЭМГ-стоимости *m. biceps femoris*. Лишь в самом конце теста ЭМГ-стоимость *m. biceps femoris* достоверно увеличилась (p < 0.05). Это указывает на снижение после гипокинезии доли участия мышц задней поверхности бедра в обеспечении педалирования на велоэргометре, которое почти полностью реализуется мышцами передней поверхности бедра до мощности 175 Вт. На мощности 175 Вт мышцы задней поверхности бедра активно включаются в «работу» для обеспечения необходимого темпа педалирования.



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до ортостатической гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 39 – Электромиографическая стоимость работы мышц бедра во время выполнения нагрузочного тестирования на велоэргометре до и после 7-суточной ортостатической гипокинезии

#### Обсуждение

Сравнительный анализ ЭМГ-стоимости работы мышц нижних конечностей во время выполнения нагрузочного тестирования на велоэргометре до и после 7-суточной ортостатической гипокинезии показал незначительные изменения моторного паттерна локомоций, выполняемых на этом тренажерном устройстве. Изменения в мышечном аппарате нижних конечностей, а именно, увеличение ЭМГ-стоимости работы флексора *m. tibialis anterior* и гравитационно-зависимого экстензора *m. soleus*, указывают на снижение их сократительных свойств, обусловленное гипокинезией. Следует отметить, мышцы голени по сравнению с мышцами бедра принимают существенно меньшее участие в выполнении педалирования, и максимальная амплитуда ЭМГ этих мышц не превышала 150 мкВ.

Наряду с этим, обращает на себя внимание значительно большая по сравнению с другими мышцами голени (m. gastrocnemius medialis и m. soleus) ЭМГ-стоимость работы *m. tibialis anterior*, которая относится к односуставным мышцам и по своей функции является сгибателем голеностопного сустава (Борзяк и др., 1986; Селуянов, 2005; Kimata et al., 2022). Ряд авторов связывают данный факт как с индивидуальными особенностями межмышечного взаимодействия при циклических физических упражнениях (Sanderson et al., 2006; Mornieux et al., 2010; Jongerius et al., 2021), так и с техническими особенностями выполнения педалирования, в частности, в какой обуви выполняется упражнение – велотуфлях с контактными педалями или в обычной спортивной обуви (например, кроссовки). Испытуемые выполняли тестирование в кроссовках, контактирующих с педалями Отсутствие двусторонней средней частью стопы. удерживающей связи «кроссовок-педаль» приводило к тому, что m. tibialis anterior стабилизировала голеностопного сустава, что и вызывало увеличение ЭМГ-стоимости ее работы (Fregly and Zajac, 1996; Raasch et al., 1997; Hasson et al., 2008).

Отсутствие увеличения ЭМГ-стоимости мышц бедра после 7-суточной гипокинезии можно объяснить тем, что ежедневный перевод испытуемых из ортостатического положения днем в горизонтальное вечером является

постуральным воздействием, которое, возможно, нивелирует функциональные и структурные изменения мышц бедра.

## 6.2 Скоростно-силовые свойства мышц нижних конечностей при

## моделировании физиологических эффектов лунной гравитации

Показатели максимальной силы. Результаты анализа полученных данных в группах «9,6°» и «9,6°+горизонт» представлены в Таблице 5.

Таблица 5 – Показатели максимальной произвольной силы (Н) мышц нижних конечностей при скоростно-силовом тестировании на динамометре «Con-Trex» в группах «9,6°» (постоянный угол) и «9,6°+горизонт» (переменный угол) до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии

Группа		уппа	9,	6°	9,6°+горизонт		
Параметры		ы	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	
		0,1	3152	3020	3144	2749	
		м/с	(2845-3454)	(2542-3228)	(2755-3236)	(2613-3147)	
	Ис	0,3	2792	2865	2649	2911	
	банı	м/с	(2305-3020)	(2554-2889)	(2620-2802)	(2823-3246)	
Η	ги	0,5	2193	2048	2186	2117	
максимальная, І	Pa3	м/с	(1939-2394)	(1953-2271)	(2063-2296)	(1961-2545)	
		0,7	1743	1569	1686	1577	
		м/с	(1502-1866)	(1471-1656)	(1510-1865)	(1442-1692)	
	e	0,1	546	545	608	545	
		м/с	(520-617)	(501-581)	(553-662)	(439-594)	
ыла		0,3	657	611	561	579	
CE	ани	м/с	(602-711)	(565-643)	(523-599)	(528-638)	
	лба	0,5	624	577 *	583	513	
	C	м/с	(587-644)	(554-606)	(538-650)	(508-591)	
		0,7	575	518 *	582	496 *	
		м/с	(510-594)	(478-562)	(501-599)	(466-512)	

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

2. \* – p < 0,05 по сравнению с показателями до ортостатической гипокинезии (тест Вилкоксона).

3. Методика тестирования на динамометре «Con-Trex» представлена в Главе 2.

После гипокинезии в группе с постоянным углом наклона тела (группа «9,6°») происходило снижение максимальной силы как при выполнении разгибания, так и сгибания на всех диапазонах скоростей. Наиболее значительное снижение максимальной силы было отмечено при выполнении сгибания на высоких скоростях. Так до гипокинезии показатель максимальной силы на скорости 0,5 м/с составлял 624 Н (587-644 Н), после гипокинезии достоверно снижался на 8% по сравнению с исходным уровнем и составлял 577 Н (554-606 Н).

Изменение после ортостатической гипокинезии максимальной силы при сгибании нижних конечностей на скорости 0,7 м/с составило 10% (р < 0,05).

В группе с переменным углом наклона тела относительно горизонта (группа «9,6°+горизонт») после гипокинезии четко выраженной тенденции изменений скоростно-силовых показателей не было. В данной группе происходило снижение силовых показателей после экспериментального воздействия при разгибании на всех скоростях, за исключением скорости 0,3 м/с. При выполнении сгибания нижних конечностей, включая скорость 0,3 м/с произошло увеличение силовых показателей. Уровень статистически значимых отличий был обнаружен только при сгибании на самой высокой из тестируемых скоростей – 0,7 м/с.

При сравнении результатов между группами «9,6°» и «9,6°+горизонт» как до, так и после гипокинезии достоверных отличий показателей максимальной силы выявлено не было.

Показатели времени достижения максимальной силы. Время достижения максимальной силы – время, необходимое испытуемому для развития максимального мышечного усилия во время тестирования. Результаты анализа временных показателей скоростно-силового тестирования, полученные в группах «9,6°» и «9,6°+горизонт», представлены в Таблице 6.

Показатель времени достижения максимального усилия после экспериментального воздействия имел общую тенденцию к снижению в обеих группах и не превышал 5-6% по сравнению с исходным уровнем.

Таблица 6 – Показатели времени достижения максимальной силы (с) мышц нижних конечностей при скоростно-силовом тестировании на динамометре «Con-Trex» в группах «9,6°» (постоянный угол) и «9,6°+горизонт» (переменный угол) до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии

Группа		уппа	9,	6°	9,6°+горизонт		
Параметры		ы	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	
		0,1	2,75	2,68	2,86	2,76	
		м/с	(2,71-2,78)	(2,48-2,73)	(2,75-2,91)	(2,71-2,79)	
	Ie	0,3	0,91	0,90	0,92	0,89	
	(a HI	м/с	(0,89-0,92)	(0,87-0,91)	(0,89-0,95)	(0,88-0,91)	
	гиб	0,5	0,52	0,51	0,54	0,51	
Время, с	Pa3	м/с	(0,51-0,52)	(0,50-0,52)	(0,53-0,55)	(0,50-0,53)	
		0,7	0,34	0,34	0,35	0,34	
		м/с	(0,34-0,35)	(0,33-0,35)	(0,32-0,37)	(0,34-0,37)	
	G	0,1	1,02	0,94	0,76	0,95	
		м/с	(0,95-1,13)	(0,77-0,96)	(0,72-1,13)	(0,66-1,09)	
		0,3	0,39	0,35	0,55	0,51	
	ини	м/с	(0,36-0,43)	(0,30-0,42)	(0,51-0,62)	(0,38-0,63)	
	иба	0,5	0,30	0,32	0,30	0,29	
	Cr	м/с	(0,28-0,33)	(0,29-0,33)	(0,29-0,32)	(0,27-0,33)	
		0,7	0,33	0,33	0,31	0,33	
		м/с	(0,32-0,34)	(0,32-0,35)	(0,29-0,34)	(0,32-0,34)	

Примечание – Данные представлены: Ме (Q25-Q75).

Для оценки «взрывной силы» (Верхошанский, 1977; Матвеев, 1991) рассчитали показатели градиента силы до и после ортостатической гипокинезии для каждой скорости тестового протокола, а также для движения на разгибание и сгибание нижних конечностей. Результаты представлены на Рисунке 40.

Общая тенденция для обеих групп – снижение градиента силы после гипокинезии. Однако на отдельных тестовых скоростях имело место и незначительное увеличение. В группе с постоянным углом наклона тела градиент силы увеличился на скоростях 0,1 и 0,3 м/с при выполнении сгибания. В группе с переменным углом наклона тела увеличение градиента силы после гипокинезии было выявлено только при выполнении разгибания на скорости 0,3 м/с.





Рисунок 40 – Показатели градиента силы в группах «9,6°» и «9,6°+горизонт» во время тестирования на динамометре «Con-Trex» до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии

Поскольку статистически значимого изменения времени достижения максимальной силы после гипокинезии обнаружено не было, справедливо предположить, что снижение (или увеличение) градиента силы после 14-суточной ортостатической гипокинезии обусловлено снижением собственно силовых проявлений после экспериментального воздействия. Кроме того, именно на скорости 0,3 м/с, на которой произошло увеличение градиента силы, после гипокинезии показатели максимальной силы увеличились.

Показатели средней максимальной мощности. Средняя максимальная мощность – среднее значение максимальной мощности, достигнутое за один полный цикл движения для разгибания/сгибания за *n* повторений. Результаты

141

анализа средней максимальной мощности в эксперименте с 14-суточной ортостатической гипокинезией представлены в Таблице 7.

Таблица 7 – Показатели средней максимальной мощности (Вт) мышц нижних конечностей при скоростно-силовом тестировании на динамометре «Con-Trex» в группах «9,6°» (постоянный угол) и «9,6°+горизонт» (переменный угол) до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии

Группа		уппа	9,	6°	9,6°+горизонт		
Параметры		ы	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	
		0,1	313,3	299,6	310,9	273,8 *	
		м/с	(281,3-342,5)	(254,4-321,8)	(273,2-322,3)	(259,4-314,6)	
	Ae	0,3	831,0	848,8	789,3	860,2	
L	Разгибани	м/с	(685,5-896,3)	(763,9-853,8)	(778,6-834,4)	(836,0-967,1)	
I, В		0,5	1086,2	1013,4	1079,3	1047,8	
юсть максимальная		м/с	(958,6-1181,3)	(969,9-1121,6)	(1019,1-1135,9)	(971,6-1254,9)	
		0,7	1201,4	1076,9	1159,3	1086,3	
		м/с	(1035,7-1282,9)	(1009,1-1138,0)	(1040,5-1288,3)	(993,5-1162,6)	
	e	0,1	54,7	54,6	60,8	54,6	
		м/с	(52,0-61,8)	(50,1-58,2)	(55,3-66,1)	(44,0-59,3)	
		0,3	196,8	183,0	168,4	172,1	
IIIC	ани	м/с	(180,4-212,5)	(169,0-192,1)	(157,6-179,7)	(158,1-190,0)	
Mc	иба	0,5	307,2	284,6 *	289,9	254,8 *	
	$C_{I}$	м/с	(288,7-316,1)	(272,1-297,7)	(268,3-323,1)	(252,8-290,0)	
		0,7	393,4	356,4 *	400,2	339,8 *	
		м/с	(352,5-401,0)	(324,7-387,6)	(336,1-408,5)	(321,2-352,2)	

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

2. \*- p < 0,05 по сравнению с показателями до ортостатической гипокинезии (тест Вилкоксона).

После экспериментального воздействия в группе «9,6°» выявили снижение средней максимальной мощности на скоростях 0,1, 0,5 и 0,7 м/с на 4-10% по сравнению с исходным уровнем, на скорости 0,3 м/с мощность разгибания имела тенденцию к увеличению на 2%. При выполнении движений на сгибание нижних конечностей снижение мощности на скоростях 0,3, 0,5 и 0,7 м/с не превышало 7-9% по сравнению с исходным уровнем. На скорости 0,3 м/с показатели средней максимальной мощности при сгибании после гипокинезии остались без изменений. Подобное изменение мощностных показателей скоростно-силового тестирования свидетельствуют о снижении вклада скоростного компонента в выполняемое

движение. Экспериментальные группы не отличались по показателям времени достижения максимальной силы.

Изменения показателей средней максимальной мощности в группе «9,6°+горизонт» после гипокинезии были аналогичны таковым в группе с постоянным углом наклона тела. На самой низкой скорости 0,1 м/с снижение средней максимальной мощности при разгибании после экспериментального воздействия составило 12% по сравнению с исходным уровнем (p < 0,05). Статистически достоверное снижение данного параметра в группе «9,6°+горизонт» было обнаружено при тестировании на скоростях более высоких – 0,5 и 0,7 м/с. На скорости 0,5 м/с произошло снижение мощности при сгибании на 12%, на скорости 0,7 м/с – на 15%.

В целом характер изменений показателей средней максимальной мощности в обеих группах был одинаков и группы между собой не имели различий ни до, ни после гипокинезии.

Показатели общей работы. Результаты анализа показателей общей работы при скоростно-силовом тестировании представлены в Таблице 8. Показатели общей работы, как при выполнении разгибания, так и при выполнении сгибания после экспериментального воздействия в группе «9,6°» снижались на всех тестируемых скоростях по сравнению с исходным уровнем. Наибольшее снижение выполненной работы, которое составило 12,5%, наблюдали при выполнении сгибания на скорости 0,7 м/с. Наименьшее – на этой же скорости при выполнении разгибания.

Таблица 8 – Показатели общей работы (Дж), полученные при скоростно-силовом тестировании на динамометре «Con-Trex» в группах «9,6°» (постоянный угол) и «9,6°+горизонт» (переменный угол) до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии

Группа		уппа	9,	6°	9,6°+горизонт		
Параметры		ы	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	
Работа общая, Дж	Разгибание	0,1 м/с	2696 (2491-2801)	2491 (2275-2643)	2974 (2770-3077)	2727 * (2067-2970)	
		0,3 м/с	3972 (3247-4003)	3510 (3333-3651)	3347 (3127-3763)	3948 * (3319-4242)	
		0,5 м/с	4051 (3515-4312)	3548 (3281-4077)	4203 (3856-4512)	3795 (3415-4101)	
		0,7 м/с	3817 (3256-4055)	3348 (3124-3601)	3960 (3560-4145)	3282 * (3127-3664)	
	Сгибание	0,1 м/с	636 (602-700)	579 (528-601)	733 (687-790)	625 * (542-701)	
		0,3 м/с	1023 (975-1093)	933 (814-950)	856 (762-966)	834 (754-1001)	
		0,5 м/с	1082 (970-1157)	959 (852-1061)	1129 (1022-1179)	941 (834-1082)	
		0,7 м/с	1072 (983-1110)	997 (879-1112)	1123 (991-1169)	878 * (842-983)	

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

2. \* – p < 0,05 по сравнению с показателями до ортостатической гипокинезии (тест Вилкоксона).

Достоверное увеличение показателей общей работы после гипокинезии было выявлено на скорости 0,3 м/с: при разгибании более 8% по сравнению с исходным уровнем. На скоростях 0,1, 0,5 и 0,7 м/с после гипокинезии было зарегистрировано снижение показателей общей выполненной работы как при разгибании, так и при сгибании.

### Обсуждение

Оценка скоростно-силовых проявлений мышц нижних конечностей выполнена в рамках научно-исследовательской работы, которая была посвящена подробному изучению феноменологии и механизмов физиологической адаптации организма человека к условиям моделированной лунной гравитации. Одним из первоочередных вопросов, возникающих на пути исследования этой сложной
проблемы, является вопрос о наличии или отсутствии различий в процессах адаптации физиологических систем организма человека к условиям ортостатической гипокинезии. Помимо этого, цель выполненного комплексного исследования по имитации условий многосуточного пребывания космонавтов на поверхности Луны состояла в изучении реакций физиологических систем организма на регулярные изменения положения тела в течение суток: 15 часов – ортостатическое положение в дневное время и 9 часов – горизонтальное положение в ночное время.

В связи с тем, что подобные комплексные исследования в нашей стране проводились впервые, то для понимания направленности изменений скоростносиловых показателей в обеих группах мы сопоставили наши результаты скоростносилового тестирования с результатами других экспериментальных методик, примененных в данном эксперименте.

Перераспределение жидкостных сред организма человека в краниальном направлении является одним из основных эффектов антиортостатической гипокинезии как модели физиологических эффектов невесомости (Носков и др., 2006; Hargens and Vico, 2016; Watenpaugh, 2016), что характерно и для нахождения космонавтов на борту космических станций (Leach et al., 1996; Носков и др., 2006, 2015; Olde Engberink et al., 2023).

В процессе 14-суточной ортостатической гипокинезии у всех испытуемых отмечена направленность к перераспределению жидких сред организма в каудальном направлении относительно горизонтального положения тела. В обеих группах наблюдали снижение объема жидкостных сред в области тканей головы за счет снижения показателей внеклеточной и клеточной жидкости (Катунцев и др., 2020).

Важные в научно-практическом отношении результаты были получены при выполнении нагрузочных тестов после завершения 14-суточной гипокинезии, показавшие снижение толерантности организма человека к физическим нагрузкам. На это указывали более выраженные реакции со стороны параметров функционирования кардио-респираторной системы во время выполнения нагрузочного тестирования на велоэргометре (Пучкова и др., 2023). Согласно особенностям динамики частоты дыхания, легочной вентиляции, частоты сердечных сокращений, кислородного пульса и других показателей, более значительные сдвиги в параметрах функционирования кардио-респираторной системы во время выполнения физической нагрузки после гипокинезии отмечены у испытуемых при 14-суточном моделировании лунной гравитации с переменным углом наклона по сравнению с моделью с постоянным углом наклона

При обеих формах (постоянный или переменный угол) 14-суточная ортостатическая гипокинезия приводила к снижению уровня ортостатической устойчивости, что выражалось в отчетливой тенденции к сокращению времени переносимости испытуемыми ортопробы и увеличении числа экспериментов с развитием преколлаптоидных реакций. Анализ полученных данных по изменению времени переносимости испытуемыми ортопробы позволяет рассматривать модель с переменным углом наклона тела по отношению к горизонту как более жесткое воздействие на организм человека, потенциально приводящее к более высокому риску проявлений ортостатической неустойчивости (Катунцев и др., 2021).

В целом, результаты проведенных исследований позволяют заключить, что модель ортостатической гипокинезии с переменным углом наклона тела оказывает более глубокие воздействия на функциональные показатели физиологических систем организма человека по сравнению с ортостатической гипокинезией с постоянным углом наклона тела.

Таким образом, в качестве основных негативных последствий длительного пребывания человека условиях моделированной лунной гравитации выступили три главных неблагоприятных эффекта: снижение толерантности организма к ортостатическим воздействиям, снижение толерантности организма к физическим нагрузкам, изменение параметров биомеханики движений.

Полученные результаты исследования в условиях 14-суточной ортостатической гипокинезии как модели физиологических эффектов лунной

146

гравитации (Cavanagh et al., 2013; Баранов и др., 2015, 2018) согласуются с результатами скоростно-силового тестирования.

Пребывание в условиях 14-суточной ортостатической гипокинезии с постоянным углом наклона тела относительно горизонта (группа «9,6°») оказало незначительное влияние на изменение показателей скоростно-силового тестирования. Все анализируемые показатели (максимальная сила, время достижения максимальной силы, средняя максимальная мощность, общая выполненная работа) после экспериментального воздействия у испытуемых имели тенденцию к снижению.

Длительное пребывание в условиях ортостатической гипокинезии с переменным углом наклона тела относительно горизонта (группа «9,6°+горизонт») оказало негативное влияние на показатели скоростно-силового тестирования по сравнению с группой «9,6°». Наибольшим негативным изменениям после экспериментального воздействия подверглись все показатели при тестировании на скоростях 0,1 и 0,7 м/с, т.е. на самой высокой и самой низкой скоростях. На средних скоростях, в частности 0,3 и 0,5 м/с, анализируемые показатели либо изменялись незначительно в сторону уменьшения, либо несколько увеличивались.

# 6.3 Влияние 14-суточной ортостатической гипокинезии с постоянным и переменным углом положения тела на биомеханические характеристики ходьбы и бега

Для анализа пространственно-временных характеристик и опорных реакций локомоций использовали данные, полученные с использованием тензометрических платформ «Kistler». Результаты анализа ходьбы представлены в Таблице 9.

Таблица 9 – Пространственно-временные характеристики и опорные реакции ходьбы до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии

Показатели	Группа	a «9,6°»	Группа «9,6°+горизонт»			
	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ		
Масса тела, кг	77,0	75,1 *	77,7	75,1 *		
	(76,2-83,9)	(71,9-82,2)	(72,5-79,8)	(71,8-78,0)		
ХАРАКТЕРИСТИКИ ДВОЙНОГО ШАГА						
Время двойного шага, с	1,11	1,10	1,12	1,12		
	(1,09-1,12)	(1,09-1,11)	(1,10-1,13)	(1,09-1,14)		
Длина двойного шага, см	137,5	137,7	139,8	139,9		
	(134,3-139,5)	(134,9-138,2)	(135,2-141,0)	(136,2-140,9)		
Время одиночной опоры, с	0,73	0,72	0,72	0,72		
	(0,72-0,74)	(0,71-0,73)	(0,72-0,74)	(0,70-0,74)		
Время двойной опоры, с	0,16	0,16	0,16	0,15		
	(0,15-0,16)	(0,16-0,16)	(0,15-0,17)	(0,15-0,16)		
База шага, см	10,7	12,9 *	10,3	12,9 *		
	(9,6-11,9)	(11,8-11,4)	(9,4-11,7)	(11,8-14,2)		
Отношение ОПОРА:МАХ, %	66:34	66:34	65:35	65:35		
ОПОРНЫЕ РЕАКЦИИ						
Первый пик опорной	111,3	110,9	112,0	110,3		
реакции, % веса тела	(109,0-113,1)	(109,2-114,9)	(109,7-115,7)	(103,9-118,2)		
Второй пик опорной реакции, % веса тела	80,6	79,6	82,5	79,8		
	(78,6-82,8)	(78,7-81,8)	(77,9-84,1)	(77,2-82,8)		
КОНТАКТ СТОПЫ С ОПОРНОЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ						
Индекс нарастания силы при постановке стопы, у.е.	5903	5949	6023	6063		
	(5548-6389)	(5704-6840)	(5301-6519)	(5032-6840)		
Индекс снижения силы во время отталкивания, у.е.	4743	4926	4391	4569		
	(4557-5139)	(4624-5307)	(3949-4788)	(2587-5055)		

Примечания

<sup>1.</sup> Данные представлены: Me (Q25-Q75).

 <sup>\* -</sup> p < 0,05 относительно соответствующего значения до экспериментального воздействия (тест Вилкоксона).

Пространственно-временные характеристики ходьбы (время и длина двойного шага, время одиночной и двойной опоры, соотношение опорного и безопорного периодов) после 14-суточной ортостатической гипокинезии остались без изменений. В обеих группах после гипокинезии достоверно (р < 0,05) увеличилась база шага, отражающая ширину постановки стоп при локомоциях. Величины опорных реакций не претерпели существенных изменений после гипокинезии. Индекс нарастания силы при постановке стопы и снижения силы во время отталкивания после гипокинезии оставались на исходном уровне.

Результаты анализа пространственно-временных характеристик и опорных реакций бега представлены в Таблице 10.

Показатели	Группа «9,6°»		Группа «9,6°+горизонт»				
	ДО	ДО ПОСЛЕ		ПОСЛЕ			
Масса тела, кг	77,0	75,1 *	77,7	75,1 *			
	(76,2-83,9)	(71,9-82,2)	(72,5-79,8)	(71,8-78,0)			
ХАРАКТЕРИСТИКИ ДВОЙНОГО ШАГА							
Время двойного шага, с	0,73	0,71	0,75	0,72			
	(0,73-0,78)	(0,70-0,78)	(0,72-0,77)	(0,72-0,77)			
Длина двойного шага, см	201,3	195,8 *	200,3	197,8			
	(199,7-214,7)	(194,4-202,6)	(194,2-213,2)	(196,0-211,7)			
Время одиночной опоры, с	0,33	0,33	0,33	0,33			
	(0,31-0,34)	(0,32-0,34)	(0,32-0,35)	(0,31-0,34)			
База шага, см	9,3	9,6	6,1	7,0			
	(9,2-10,4)	(8,4-10,7)	(4,7-6,8)	(6,7-7,9)			
Отношение ОПОРА:МАХ, %	42:58	46:54	46:54	45:55			
ОПОРНЫЕ РЕАКЦИИ							
Первый пик опорной	214,0	193,5 *	200,3	205,5			
реакции, % веса тела	(194,2-217,4)	(182,5-205,5)	(187,3-214,1)	(193,3-211,2)			
Второй пик опорной реакции,	184,8	177,5 *	189,7	189,5			
% веса тела	(175,4-196,5)	(168,0-187,9)	(170,2-203,2)	(181,0-206,9)			
КОНТАКТ СТОПЫ С ОПОРНОЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ							
Индекс нарастания силы при	20625	17835 *	16392	16067			
постановке стопы, у.е.	(18084-21822)	(16678-19017)	(14282-19335)	(13367-18700)			
Индекс снижения силы во	11141	9589	11039	10912			
время отталкивания, у.е.	(9790-11631)	(8454-10857)	(8456-11923)	(7972-12348)			

Таблица 10 – Пространственно-временные характеристики и опорные реакции бега до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

 <sup>\* -</sup> p < 0,05 относительно соответствующего значения до экспериментального воздействия (тест Вилкоксона).

В обеих группах после 14-суточной гипокинезии уменьшилась длина двойного шага. Следует отметить статистически достоверное уменьшение длины двойного шага в группе с постоянным углом наклона тела (p < 0,05). Опорные реакции достоверно снижались в группе с постоянным углом наклона тела (p < 0,05). Индекс нарастания силы при постановке стопы и индекс снижения силы во время отталкивания относительно исходного уровня изменились только в группе с постоянным углом гипокинезии. Достоверных отличий пространственновременных характеристики и опорных реакций локомоций между группами ни до гипокинезии, ни после ее завершения не было выявлено.

Кинематические характеристики. В Таблице 11 представлены результаты сравнительного анализа кинематических характеристик ходьбы до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии.

Таблица 11 – Кинематические характеристики ходьбы до и после гипокинезии в группах «9,6°» (постоянный угол гипокинезии) и «9,6°+горизонт» (переменный угол гипокинезии)

Γ	Постановка стопы		Отталкивание		Перенос ноги		
1 руппа	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	
ТАЗОБЕДРЕННЫЙ СУСТАВ							
9,6°	156	155	191	191	155	155	
	(154-157)	(153-157)	(190-193)	(189-193)	(152-157)	(153-156)	
9,6°+горизонт	156	153	192	193	154	154	
	(153-156)	(152-156)	(191-192)	(190-193)	(153-155)	(152-156)	
КОЛЕННЫЙ СУСТАВ							
9,6°	169	165 *	170	169	111	113	
	(167-173)	(163-167)	(167-172)	(168-171)	(109-116)	(107-116)	
9,6°+горизонт	168	163 *	170	170	113	114	
	(165-170)	(162-167)	(167-174)	(168-172)	(109-115)	(112-116)	
ГОЛЕНОСТОПНЫЙ СУСТАВ							
9,6°	109	109	124	118 *	109	110	
	(107-111)	(106-110)	(120-127)	(116-125)	(105-110)	(107-113)	
9,6°+горизонт	110	112	125	119 *	109	115 *	
	(109-111)	(106-114)	(121-127)	(116-121)	(107-110)	(107-116)	

Примечания

1. Данные представлены: Ме (Q25-Q75).

 \* - p < 0,05 относительно соответствующего значения до экспериментального воздействия (тест Вилкоксона). *Группа «9,6°»*. Пребывание в течение 14 суток в условиях ортостатической гипокинезии с постоянным углом наклона тела не приводило к каким-либо изменениям амплитуды угловых перемещений в тазобедренном суставе. В коленном суставе после гипокинезии изменилась величина суставного угла только при постановке стопы, которая достоверно уменьшилась относительно исходного уровня в среднем на 4 градуса (p < 0,05). В голеностопном суставе после гипокинезих перемещений уменьшилась во время отталкивания на 6 градусов (p < 0,05).

*Группа «9,6°+горизонт»*. Изменения кинематических характеристик ходьбы в группе с переменным углом гипокинезии не отличались от группы с постоянным углом наклона тела в ходе экспериментального воздействия.

В Таблице 12 представлены результаты анализа бега до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии в группах с постоянным и переменным углом наклона тела.

Таблица 12 – Кинематические характеристики бега до и после гипокинезии в группах «9,6°» (постоянный угол гипокинезии) и «9,6°+горизонт» (переменный угол гипокинезии)

Гауника	Постановка стопы		Отталкивание		Перенос ноги	
i pyilla	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ	ДО	ПОСЛЕ
ТАЗОБЕДРЕННЫЙ СУСТАВ						
9,6°	155	158	195	194	152	156
	(153-157)	(155-159)	(193-196)	(193-195)	(151-155)	(153-158)
9,6°+горизонт	153	154	195	195	150	154
	(152-157)	(152-156)	(192-198)	(193-196)	(149-154)	(151-156)
КОЛЕННЫЙ СУСТАВ						
9,6°	157	158	152	150	93	95
	(156-160)	(157-161)	(148-153)	(148-153)	(87-96)	(88-105)
9,6°+горизонт	153	153	149	151	90	92
	(152-154)	(151-154)	(146-155)	(149-154)	(83-98)	(90-97)
ГОЛЕНОСТОПНЫЙ СУСТАВ						
9,6°	101	97	125	122	104	102
	(100-102)	(95-101)	(123-127)	(119-124)	(102-105)	(97-104)
9,6°+горизонт	99	105 *	127	123	102	106
	(97-103)	(96-108)	(121-126)	(121-128)	(97-105)	(98-108)

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

 <sup>\* -</sup> p < 0,05 относительно соответствующего значения до экспериментального воздействия (тест Вилкоксона).

*Группа «9,6°»*. После гипокинезии значительных изменений суставной кинематики не произошло. Однако увеличение после гипокинезии амплитуды угловых перемещений тазобедренного сустава при переносе ноги отражает меньшее по сравнению с исходным уровнем сгибание ноги. Кинематические характеристики коленного сустава после гипокинезии не отличались от фона. Анализ суставной кинематики голеностопного сустава выявил, что после гипокинезии происходит уменьшение угла при постановке стопы на 4 градуса, при отталкивании – на 3 градуса по сравнению фоновыми показателями.

*Группа «9,6°+горизонт»*. После гипокинезии изменений амплитуды угловых перемещений в тазобедренном и коленном суставах в опорном периоде двойного шага не обнаружено. В голеностопном суставе обнаружено достоверное на 6 градусов (р < 0,05) увеличение угла при контакте стопы с опорой и его уменьшение во время отталкивания по сравнению с исходным уровнем.

При межгрупповом сравнении кинематических характеристик ходьбы и бега между группами «9,6°» и «9,6°+горизонт» достоверных отличий не было выявлено.

С целью оценки колебаний туловища в сагиттальной плоскости во время локомоций мы проанализировали изменения амплитуды угла наклона туловища. Во время локомоций (ходьбы или бега) мышцы туловища контролируют наклон по отношению к вертикали и обеспечивают стабильность таза (Teng and Powers, 2016; Behm, 2009; La Scala Teixeira, 2017). Наклон туловища вперед в сагиттальной плоскости снижает выработку энергии мышцами-разгибателями коленного сустава на 13,3% и при этом увеличивает выработку энергии мышцами-разгибателями тазобедренного сустава до 140% во время бега (Teng and Powers, 2015). Таким образом, изменения в наклоне туловища во время локомоций являются фактором, влияющим на многие биомеханические характеристик ходьбы и бега.

На Рисунке 41 представлены результаты расчета угла наклона туловища в сагиттальной плоскости при ходьбе до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии. Угол наклона туловища при выполнении ходьбы после гипокинезии достоверно уменьшался в обеих экспериментальных группах. Анализ межгрупповых различий до экспериментального воздействия не выявил какой-либо статистически значимой разницы. Однако после его завершения показатели между группами с постоянным и переменным углом гипокинезии достоверно различались (р < 0,05).





При беге после гипокинезии угол наклона туловища изменился только в группе «9,6°+горизонт» (Рисунок 42).





@ - р < 0,05 при сравнении показателей между группами (тест Манна-Уитни).

Рисунок 42 – Амплитуда угла наклона туловища при беге в группах «9,6°» (постоянный угол гипокинезии) и «9,6°+горизонт» (переменный угол гипокинезии)

В группе с постоянным углом гипокинезии изменений в амплитуде угла наклона туловища обнаружено не было. Также как и при ходьбе, показатели между группами отличались после экспериментального воздействия.

Электромиографические характеристики. Результаты анализа ЭМГ-стоимости ходьбы в группах «9,6°» и «9,6°+горизонт» до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии представлены на Рисунке 43.



Рисунок 43 – Показатели электромиографической стоимости работы мышц при ходьбе в группах «9,6°» и «9,6°+горизонт» до и после гипокинезии

*Группа «9,6°»*. Увеличение ЭМГ-стоимости работы мышц голени после гипокинезии составляло 4% (тенденция) в *m. tibialis anterior* и 19% (p < 0,05) в *m. soleus*. ЭМГ-стоимость работы экстензора голеностопного сустава

*m. gastrocnemius medialis* после гипокинезии оставалась на исходном уровне. При этом ЭМГ-стоимость работы *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* снижалась, *m. biceps femoris* – увеличивалась. Однако изменения ЭМГ-стоимости работы мышц бедра не были достоверными и находились на уровне тенденции.

Группа «9,6°+горизонт». В целом изменения ЭМГ-стоимости были схожи с группой «9,6°». Разница заключалась в значительно большем и достоверном увеличении после гипокинезии ЭМГ-стоимости работы мышц голени, прирост которой относительно исходного уровня составил: т. *tibialis anterior* – 24%, *m. soleus* – 29%, *m. gastrocnemius medialis* – 11%. ЭМГ-стоимость работы мышц бедра изменялась так же, как и группе «9,6°» – наблюдалось снижение в мышцах передней поверхности бедра и увеличение в мышцах задней поверхности бедра.

На Рисунке 44 представлены результаты анализа ЭМГ-стоимости работы мышц при беге до и после 14-суточной ортостатической гипокинезии.

*Группа «9,6°»*. При беге после гипокинезии снижалась только ЭМГ-стоимость *m. tibialis anterior* на 12% по сравнению с исходным уровнем. ЭМГ-стоимость остальных исследуемых мышц после гипокинезии возрастала на уровне тенденции: *m. soleus* (17%), *m. gastrocnemius medialis* (2%), *m. vastus lateralis* (19%), *m. rectus femoris* (5%), *m. biceps femoris* (4%).

Группа «9,6°+горизонт». После гипокинезии, в отличие от группы «9,6°», ЭМГ-стоимости работы *m. tibialis anterior* и *m. soleus* увеличилась на 6% и 8% относительно исходного уровня соответственно. ЭМГ-стоимость работы *m. rectus femoris* увеличилась на 5%, *m. biceps femoris* – на 9% по сравнению с фоном. ЭМГ-стоимость работы *m. gastrocnemius medialis* и *m. vastus lateralis* при беге снижалась в пределах 6-7%. Достоверных отличий между группами по показателям ЭМГ-стоимости работы мышц нижних конечностей обнаружено не было.



Рисунок 44 – Показатели электромиографической стоимости работы мышц при беге в группах «9,6°» и «9,6°+горизонт» до и после гипокинезии

#### Обсуждение

В данном разделе представлены результаты оценки состояния опорнобыли двигательного аппарата, которые получены В экспериментальных исследованиях с моделированием физиологических эффектов лунной гравитации. Применяемый в работе метод гипокинезии с положительным углом наклона тела человека +9,6 градуса относительно горизонта является новым в космической В медицине. настоящее время работ, посвященных исследованию с использованием модели ортостатической гипокинезии, не так много. Вместе с тем, следует отметить, что способов имитации лунной гравитации имеется достаточное

количество (Richter et al., 2017). Richter et al. в своем обзоре отмечают, что из 43 исследований с изучением пониженного уровня гравитации только в 9 использовали модель гипокинезии с положительным углом наклона тела от 9 до 11 градусов относительно горизонта. И большинство из них было посвящено изучению сердечно-сосудистой системы в данных экспериментальных условиях (Lathers et al., 1990, 1993; Louisy et al., 1994; Lathers and Charles, 1994; Chang et al., 1996; Kostas et al., 2014). Также Richter et al. указывают, что самым длительным (14 суток) исследованием сниженной гравитации является работа Вагапоv et al. (Вагапоv et al., 2016). Именно в рамках данного исследования мы и выполняли биомеханический анализ локомоций.

Ходьба и бег были выбраны исходя из того, что две эти локомоции являются основными для перемещения человека и, по-видимому, будут использованы для передвижения космонавтов по лунной поверхности наряду с передвижением прыжками (Pavei et al., 2015; Pavei and Minetti, 2016).

Результаты, полученные после ортостатической гипокинезии, свидетельствуют о наличии изменений в опорно-двигательном аппарате. Биомеханические характеристики бега как в группе «9,6°», так и в группе «9,6°+горизонт» после ортостатической гипокинезии практически не изменились по сравнению с исходным уровнем. Анализ ходьбы показал изменения суставной кинематики в наиболее активных фазах – при постановке стопы и при отталкивании. Пространственно-временные характеристики и опорные реакции локомоций достоверно изменились в группе с постоянным углом гипокинезии. Возрастание ЭМГ-стоимости работы мышц при ходьбе после 14-суточной гипокинезии было более выраженное и статистически значимое в мышцах голени в группе с переменным углом гипокинезии.

Таким образом, ортостатическая гипокинезия с переменным углом наклона тела относительно горизонта обусловливает более выраженное воздействие на функциональное состояние опорно-двигательного аппарата. В первую очередь мы связываем это с постуральными стимулами, которые присутствовали при периодическом переводе испытуемых из горизонтального положения в ортостатическое. В таких условиях организм постоянно находится в состоянии адаптации – сначала к ортостатическому положению, затем – к горизонтальному. Также снижена в 2 раза и продолжительность опорной стимуляции по сравнению с группой с постоянным углом гипокинезии, а, как известно, опорная афферентация является ведущим фактором в генезе гипогравитационных нарушений в двигательной системе (Popov et al., 2003; Шенкман и др., 2004; Miller et al., 2004; Xycнyтдинова, 2007; Шпаков, 2012; Козловская, 2017).

#### Резюме к Главе 6

Представленные в Главе 6 результаты изучения характеристик опорно-двигательного аппарата при ортостатической гипокинезии являются важной отправной точкой развития исследований в данном направлении. Анализ источников литературы показал практическое отсутствие в открытом доступе подобных результатов. Как указывалось выше, в условиях ортостатической гипокинезии проводились исследования преимущественно сердечно-сосудистой системы человека. В связи с этим изучение двигательной системы в условиях моделированной лунной гравитации в настоящее время является актуальным направлением.

Был проведен сравнительный анализ как циклических локомоций (ходьба, бег, велоэргометрия), так и скоростно-силовых упражнений до и после пребывания человека в условиях ортостатической гипокинезии различной продолжительности – 7 и 14 суток.

Длительное воздействие ортостатической гипокинезии с переменным углом наклона тела оказало более выраженные изменения как биомеханических характеристик ходьбы и бега, так и скоростно-силовых свойств мышечного аппарата нижних конечностей. Объективным доказательством выраженного негативного влияния именно гипокинезии с переменным углом наклона тела (группа «9,6°+горизонт) является достоверное увеличение ЭМГ-стоимости гравитационно-зависимых мышц голени.

Короткая экспозиция в 7-суточной ортостатической гипокинезии также приводила к увеличению ЭМГ-стоимости гравитационно-зависимых мышц *m. tibialis anterior* и *m. soleus*. Несмотря на значительно меньшую ЭМГ-активность мышц голени при выполнении педалирования, в отличие от ходы и бега, после гипокинезии все же происходят изменения в данных мышцах, указывающие на снижение их сократительных функций.

Модель ортостатической гипокинезии отличается от других общепризнанных моделей, используемых в космической медицине (например, антиортостатической гипокинезии) изменением направления действия вектора гравитации на тело человека. Это приводит к изменениям перераспределения жидкостных сред организма и изменению действия опорных нагрузок. Несмотря на эти обстоятельства, пребывание в условиях ортостатической гипокинезии приводит к сопоставимым с антиортостатической гипокинезией изменениям опорно-двигательного аппарата, но менее выраженным.

# ГЛАВА 7 ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА ЧЕЛОВЕКА ПРИ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОМ ВОЗДЕЙСТВИИ АНТИ- И ОРТОСТАТИЧЕСКОЙ ГИПОКИНЕЗИИ

В Главе 7 представлены результаты исследований, в которых выполнена оценка биомеханических характеристик ходьбы и скоростно-силовых возможностей человека при последовательном моделировании физиологических эффектов невесомости и лунной гравитации. Часть исследований предусматривала оценку профилактической эффективности велоэргометрических тренировок, которые испытуемые выполняли на протяжении экспериментального воздействия.

## 7.1 Биомеханические характеристики локомоций при последовательном воздействии 5-суточной антиортостатической и 16-суточной ортостатической гипокинезии

Биомеханические характеристики ходьбы в темпе 60 шагов/минуту

Кинематические характеристики. В тазобедренном и коленном суставах отмечена тенденция уменьшения амплитуды угловых перемещений, в голеностопном – к ее увеличению (Рисунок 45). В тазобедренном суставе после гипокинезии достоверно уменьшалось разгибание в фазе отталкивания (р < 0,05). Кинематические характеристики коленного и голеностопного суставов во время отталкивания оставались на исходном уровне. При переносе ноги достоверно увеличивалась амплитуда угловых перемещений только в коленном суставе.



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 45 – Кинематические характеристики ходьбы в темпе 60 шагов/минуту до и после последовательного воздействия 5-суточной антиортостатической и 16-суточной ортостатической гипокинезии

Электромиографические характеристики. ЭМГ-активность мышц при ходьбе после гипокинезии возрастала во всех исследуемых мышцах (Рисунок 46).



Рисунок 46 – Электромиографические характеристики ходьбы в темпе 60 шагов/минуту до и после последовательного воздействия 5-суточной антиортостатической и 16-суточной ортостатической гипокинезии

ЭМГ-активность мышц голени после гипокинезии имела тенденцию к увеличению в фазах двойного шага:

- ЭМГ-активность *m. tibialis anterior* достоверно увеличилась при переносе ноги на 16% относительно исходного уровня;
- ЭМГ-активность *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* после гипокинезии при отталкивании возрастала на 20% и 9% соответственно.

ЭМГ-активность *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* имеет максимальную амплитуду при постановке стопы на опору и во время отталкивания. Именно в этих фазах двойного происходило увеличение ЭМГ-активности шага после гипокинезии. Снижение ЭМГ-активности *m. vastus lateralis* во время отталкивания компенсировалось незначительным приростом ЭМГ-активности m. rectus femoris. Увеличение ЭМГ-активности *m. biceps femoris* при постановке стопы могло быть связано с увеличением функции данной мышцы, направленной на стабилизацию тазобедренного и коленного суставов при переносе веса тела на опорную ногу (Higashihara et al., 2015; Koulouris and Connell, 2005). Сопоставимые изменения ЭМГ-активности мышц передней поверхности бедра были описаны при анализе ходьбы после 21-суточной антиортостатической гипокинезии (Глава 4).

Биомеханические характеристики ходьбы в темпе 120 шагов/минуту

Кинематические характеристики ходьбы в темпе 120 шагов/минуту после комбинированного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии достоверно не изменились и находились на уровне тенденции по сравнению с исходными данными (Рисунок 47).



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 47 – Кинематические характеристики ходьбы в темпе 120 шагов/минуту до и после последовательного воздействия 5-суточной антиортостатической и 16-суточной ортостатической гипокинезии

Электромиографические характеристики. На Рисунке 48 представлены результаты анализа ЭМГ-активности мышц при ходьбе в темпе 120 шагов/минуту до и после гипокинезии.



# – р < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 48 – Электромиографические характеристики ходьбы в темпе 120 шагов/минуту до и после последовательного воздействия 5-суточной антиортостатической и 16-суточной ортостатической гипокинезии

После гипокинезии почти на 30% увеличивалась (p < 0,05) ЭМГ-активность *m. tibialis anterior*, которая управляет движениями в голеностопном суставе при контакте стопы с опорой и регулирует высоту подъема стопы при переносе ноги, выполняя сгибание голеностопного сустава. Разгибание голеностопного сустава во время отталкивания после гипокинезии сопровождалось увеличением ЭМГ-активности экстензоров *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* в пределах 30% относительно фона (p < 0,05).

Мышцам бедра *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* после гипокинезии также пришлось «включать» в работу больше двигательных единиц для выполнения стандартного двигательного действия – ЭМГ-активности этих мышц увеличилась на 23% относительно исходного уровня. ЭМГ-активность *m. vastus lateralis* как до, так и после гипокинезии превышала амплитуду *m. rectus femoris* в 2 раза. ЭМГ-активность *m. biceps femoris* достоверно увеличилась только при контакте стопы с опорой в начале шага.

#### Обсуждение

Сравнительный анализ биомеханических характеристик медленной (60 шагов/минуту) и быстрой (120 шагов/минуту) ходьбы, выполненный после гипокинезии, позволил выявить у испытуемых признаки изменения в стратегии ходьбы, обусловленные нарушениями в системе управления двигательных функций. О снижении силовых свойств мышц можно судить по характеристикам поверхностной электромиограммы (Bigland-Ritchie, 1981; De Luca, 1984; Gerdle et al., 1991; Esposito et al., 2005; Kaplanis et al., 2009; Nuzzo et al., 2023). Также увеличение амплитуды интегрированной поверхностной электромиограммы относительно исходного уровня, при локомоциях являются показателями утомления мышц (Pavlat et al., 1995; Jurell, 1998; Hanon et al., 2005; Botter et al., 2009). Эти изменения считаются электромиографическими проявлениями мышечного утомления и коррелируют с рекрутированием дополнительных двигательных единиц.

Опираясь на вышесказанные положения, было сделано предположение, что увеличение амплитуды интегрированной электромиограммы вследствие длительной гипокинезии является показателем снижения силовых характеристик мышц нижних конечностей. Поскольку до и после гипокинезии в качестве тестового упражнения использовали идентичные локомоции с одинаковым темпом передвижения, увеличение амплитуды электромиограммы свидетельствует о вовлечении большего количества двигательных единиц. Выявленные достоверные изменения ЭМГ-активности мышц в наиболее «нагруженных» фазах двойного шага являются индикатором увеличения физиологической «стоимости» ходьбы. Это особенно проявлялось при высоком темпе ходьбы 120 шагов/минуту, что подтвердили результаты анализа ЭМГ-активности мышц до и после гипокинезии.

Также одной из задач данного исследования являлась попытка сравнить относительную величину изменений после гипокинезии двигательных нарушений локомоций, выполняемых с разным темпом. Наши результаты обнаружили более высокие показатели ЭМГ-активности мышц голени по сравнению с мышцами бедра. Подтверждение этому нашлось в работе Winter and Yack (1987), которые показали, что дистальные мышцы (*m. tibialis anterior, m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis*) являются наиболее активными мышцами, а проксимальные мышцы (*m. rectus femoris, m. vastus lateralis* и *m. biceps femoris*) – менее активны.

Наблюдаемые различия в кинематических характеристиках ходьбы с различным темпом являются результатом глобальной совместной активации мышц, которая представляет собой сенсорно-контрольную интеграцию – процесс, используемый ЦНС для решения более сложных и потенциально нестабильных двигательных задач, к которым относится ходьба в быстром темпе (Dzeladini et al., 2014; Minassian et al., 2017; Feldman et al., 2021).

При изучении биомеханических характеристик ходьбы в эксперименте с последовательным воздействием анти- и ортостатической гипокинезии было высказано предположение, что антиортостатическая гипокинезия с углом наклона тела относительно горизонта -6 градусов обусловливает более выраженные изменения характеристик медленной ходьбы (60 шагов/минуту) (Shpakov and

168

Voronov, 2016). Основным действующим фактором антиортостатической гипокинезии является устранение опорных нагрузок. Основная причина изменений биомеханических характеристик ходьбы при последовательном воздействии 5-суточной антиортостатической и 16-суточной ортостатической гипокинезии заключается в устранении опорных нагрузок в течение первых 5 суток и последующим периодическим перераспределением опорных стимулов при переводе испытуемых из ортостатического положения в горизонтальное. В таких условиях (угол 9,6°+горизонт) функциональные системы человека находятся в состоянии постоянной адаптации к изменяющимся гравитационным воздействиям (Baranov et al., 2016; Малаева и др., 2016; Руденко и др., 2017; Катунцев и др., 2021; Пучкова и др., 2023).

## 7.2 Биомеханические характеристики локомоций при последовательном воздействии 3-суточной антиортостатической и 7-суточной ортостатической гипокинезии

Характеристики ходьбы при положительных и отрицательных углах наклона беговой дорожки для объединенной группы испытуемых (*n*=12).

В данном разделе анализировали биомеханические характеристики ходьбы в объединенной группе испытуемых (n=12), т.е. по данным, полученным при фоновом тестировании до гипокинезии.

## Локомоции при положительных углах наклона беговой дорожки (имитация ходьбы в подъем)

*Кинематические характеристики*. На Рисунке 49 представлены кинематические профили суставов при различных углах наклона беговой дорожки.

В тазобедренном суставе амплитуда угловых перемещений при ходьбе по горизонтальной поверхности составляет 32°, минимальная величина угла составляет 156° при переносе ноги, максимальная – 190° во время отталкивания. При ходьбе с углом наклона +3 градуса амплитуда движений в тазобедренном суставе увеличивается до 38-40°. При ходьбе с углом наклона дорожки до +12 градусов происходит значительное увеличение амплитуды движений в тазобедренном суставе за счет уменьшения угла при постановке стопы до 133-135°. При этом угол во время отталкивания остается без изменений по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности.



Представлены средние значения и стандартное отклонение, полученные для объединенной группы испытуемых (n=12) до гипокинезии. Пунктирные линии показывают величину стандартного отклонения. УГОЛ – величина наклона беговой дорожки.

Рисунок 49 – Кинематические профили суставов при ходьбе с разным углом наклона беговой дорожки

Рефлекторное сгибание коленного сустава в момент «амортизации» позволяет снизить ударную нагрузку после контакта с опорной поверхностью (Lafortune et al., 1992; Simonsen, 2014). Амплитуда угловых перемещений в коленном суставе составляет:

- 69° при ходьбе по горизонтальной поверхности;
- 54<sup>°</sup> при наклоне +3 градуса;
- 41° при наклоне +12 градуса.

Сгибание коленного сустава в момент «амортизации» при ходьбе по горизонтальной поверхности и наклоне +3 градуса изменяется одинаково и уменьшается на величину около 15-16°, в то время как при +12 градусах составляет всего 6°. Указанные различия обусловлены необходимостью более высокого выноса бедра при ходьбе в подъем и снижением ударной нагрузки, т.к. в отличие от ходьбы по горизонтальной поверхности первоначальный контакт стопы с опорной поверхностью происходит ближе к общему центру масс тела. Отталкивание, определяемое на видеозаписи в момент отрыва толчковой ноги от полотна беговой дорожки, значительно не различалось по величинам углов в суставе.

В голеностопном суставе с изменением угла наклона беговой дорожки амплитуда движений увеличивается: при ходьбе по горизонтальной поверхности она составляет 20°, при ходьбе +3 градуса – 22°, при ходьбе +12 градусов – 25°. Минимальный угол в голеностопном суставе определяется в фазе срединной опоры и составляет 96-98°, максимальный – при переносе ноги в периоде маха.

Сравнительный анализ абсолютных величин длительности двойного шага при ходьбе с положительным углом наклона беговой дорожки не выявил значимой разницы в изменениях данного показателя между ходьбой при горизонтальном положении беговой дорожки и ходьбой при разных положительных углах наклона (Рисунок 50). Максимальная длительность двойного шага зарегистрирована во время ходьбы при угле наклона +3 градуса (1,24 с). В целом длительность двойного шага по мере увеличения угла наклона беговой дорожки не изменялась.



Представлены данные, полученные до гипокинезии: Ме, Q25-Q75.

Рисунок 50 – Длительность двойного шага во время ходьбы при положительных углах наклона полотна беговой дорожки

Высота подъема стопы во время ходьбы при положительных углах наклона беговой дорожки увеличивалась по линейной зависимости (Рисунок 51).



Представлены данные, полученные до гипокинезии: Me, Q25-Q75. # – p <0,05 по сравнению с показателями при горизонтальном положении беговой дорожки (тест Вилкоксона).

Рисунок 51 – Высота подъема стопы во время ходьбы при положительных углах наклона полотна беговой дорожки

Каждое увеличение угла наклона дорожки сопровождалось изменениями высоты подъема стопы. Наибольшее изменение этого показателя было выявлено при углах наклона беговой дорожки +9 и +12 градусов, при которых увеличение высоты подъема стопы по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности достигало 30% (p < 0,05).

Электромиографические характеристики. Существенное изменение экстремумов амплитуды ЭМГ-активности мышц голени происходило только при значительном увеличении угла наклона – до +12 градусов (Рисунок 52).



Представлены усредненные данные для объединенной группы испытуемых (n=12), полученные до гипокинезии.



При этом изменения амплитуды ЭМГ при ходьбе +12 градусов происходили только в тех фазах шага, в которых данная мышца проявляет максимальную активность. Для *m. tibialis anterior* такой фазой является перенос ноги в периоде маха. Увеличение ЭМГ-активности *m. tibialis anterior* в фазе маха по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности обусловлено нахождением стопы в сравнительно более низком положении после завершения отталкивания при ходьбе +12 градусов.

При увеличении нагрузки на мышечный аппарат нижних конечностей в условиях более «тяжелой» ходьбы в крутой подъем +12 градусов происходил значительный рост ЭМГ-активности *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности.

В нашем исследовании была выбрана скорость ходьбы 3,5 км/ч, которая соответствует средней скорости ходьбы человека в повседневной жизни. На Рисунке 53 видно, что мышцы передней поверхности бедра не принимали активного участия в выполнении отталкивания, на что указывало отсутствие роста ЭМГ амплитуды ходьбе горизонтальной при по поверхности. Электромиографический ответ мышц передней поверхности бедра на увеличение угла наклона беговой дорожки существенно различался. При увеличении угла наклона беговой дорожки ЭМГ-активность *m. vastus lateralis* росла по линейной зависимости, составляя ≈350-370 мкВ при +12 градусах. В то же время ЭМГ-активность *m. rectus femoris* даже при максимальном увеличении угла наклона беговой дорожки едва ли достигала 100-120 мкВ.

В отличие от ходьбы по горизонтальной поверхности, ЭМГ-активность *m. biceps femoris* росла при последовательном увеличении угла наклона беговой дорожки. При ходьбе в подъем увеличивалась нагрузка на группу мышц задней поверхности бедра, которая обусловлена разгибанием тазобедренного сустава.

175



Представлены усредненные данные для объединенной группы испытуемых (n=12), полученные до гипокинезии.

Рисунок 53 – Электромиографические профили мышц бедра при ходьбе при положительных углах наклона беговой дорожки

С целью оценки вклада каждой из исследуемых мышц оценивали суммарную ЭМГ-стоимость ходьбы (принимаем ее за 100%), а также ЭМГ-стоимость для отдельно взятой мышцы в процентном соотношении от суммарной ЭМГ-стоимости. На Рисунке 54 представлены результаты расчета суммарной миоэлектрической работы мышц при ходьбе с разным углом наклона беговой дорожки.

Возрастающая динамика показателей суммарной миоэлектрической работы исследованных мышц в полной мере отражает линейный характер зависимости от угла наклона беговой дорожки. В процентном выражении возрастание суммарной миоэлектрической работы мышц по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности выглядело следующим образом. Во время ходьбы с углом наклона беговой дорожки +3 градуса миоэлектрическая работа увеличивалась на 9%, с углом +6 градусов – на 34%, с углом +9 градусов – 43% и с углом +12 градусов – на 73%. Таким образом, выполнение ходьбы при максимальном угле наклона беговой дорожки сопровождалось более чем 1,5-кратным увеличением миоэлектрической работы мышц нижней конечности.





Рисунок 54 – Динамика изменения суммарной миоэлектрической работы мышц голени и бедра при ходьбе при положительных углах наклона полотна беговой дорожки

Наибольший вклад в реализацию локомоций, как при горизонтальном положении беговой дорожки, так и при положительных углах наклона вносят мышцы голени (Рисунок 55). Их суммарный вклад (суммарная миоэлектрическая работа мышц голени) в реализацию локомоций составляет от 77% (горизонтальное

положение) до 71% (угол +12 градусов). Соответственно вклад мышц бедра составляет от 23% до 29% соответственно.



Представлены усредненные данные для объединенной группы испытуемых (n=12), полученные до гипокинезии. Слева – вклад отдельных мышц в реализацию локомоций. По вертикали: А – горизонтальное положение беговой дорожки; Б – угол наклона +3 градуса; В – угол наклона +6 градусов; Г – угол наклона +9 градусов; Д – угол наклона +12 градусов. ТА – m. tibialis anterior; SOL – m. soleus; GM – m. gastrocnemius medialis; VL – m. vastus lateralis; RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris. Цифрами внутри диаграмм указан вклад отдельных мышц в реализацию локомоций (%).

Справа – распределение ЭМГ-стоимости работы между мышцами голени и бедра. Цифрами указан вклад для мышц голени и бедра в реализацию локомоций (%)

Рисунок 55 – Распределение вклада мышц (%) в реализацию локомоций при положительных углах наклона беговой дорожки

Таким образом, при увеличении угла наклона беговой дорожки амплитуда движений в суставах нижних конечностей была значительно выше, чем при ходьбе по горизонтальной поверхности. Наибольшая вариативность углов во всех суставах при увеличении угла наклона беговой дорожки обнаружена в опорном периоде двойного шага. Вариативность кинематических параметров ходьбы в безопорном периоде шага была ниже. Наряду с этим, выполнение ходьбы даже при значительных углах наклона беговой дорожки до +12 градусов не сопровождалось каким-либо существенным изменением длительности двойного шага.

Электромиографические характеристики локомоций при увеличении угла наклона беговой дорожки отличались увеличением ЭМГ-стоимости работы мышц, увеличением доли участия мышц бедра в обеспечении ходьбы. Характерной особенностью распределения вклада мышц являлось практически полное отсутствие изменений вклада *m. rectus femoris*. Вклад данной мышцы в реализацию локомоций колебался в пределах 4,5-5,0% вне зависимости от угла наклона беговой дрожки. При этом между *m. vastus lateralis* и *m. biceps femoris* происходит незначительное изменение доли участия в ходьбе *m. biceps femoris*.

В целом, описанные нами кинематические особенности ходьбы с положительными углами наклонной поверхности соответствуют результатам, полученным раннее другими авторами (Kawada et al., 2018; Dewolf, et al., 2018; Psurny et al., 2018).

### Локомоции при отрицательных углах наклона беговой дорожки (имитация ходьбы на спуске)

Кинематические характеристики при ходьбе с отрицательными углами наклона беговой дорожки представлены на Рисунке 56.

При ходьбе с углом уклона -3 градуса амплитуда движений в тазобедренном суставе по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности не изменялась. При изменении угла беговой дорожки от -6 до -12 градусов происходит уменьшение амплитуды движений в тазобедренном суставе до 27, 24 и 20° соответственно. По сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности при ходьбе с углом уклона -9 и -12 градусов фаза «амортизации» в коленном суставе почти полностью исчезает. Отсутствие ярко выраженной фазы «амортизации» значительно увеличивает ударные нагрузки на коленный сустав при ходьбе на спуске.



Представлены средние значения и стандартное отклонение, полученные для объединенной группы испытуемых (n=12) до гипокинезии. Пунктирные линии показывают величину стандартного отклонения. УГОЛ – величина наклона беговой дорожки.УГОЛ – величина уклона беговой дорожки.

Рисунок 56 – Кинематические профили суставов при ходьбе с отрицательными углами уклона беговой дорожки
При ходьбе по горизонтальной поверхности амплитуда движений в голеностопном суставе составляла 20°, диапазон изменения углов – 97-117°. При ходьбе при отрицательных углах наклона беговой дорожки:

- амплитуда движений в голеностопном суставе не менялась;
- максимальное сгибание голеностопного сустава зарегистрировано в фазе срединной опоры, составляя 94-96°;
- обнаружено достоверное уменьшение длины двойного шага (Рисунок 57).



Представлены данные, полученные до гипокинезии: Ме, Q25-Q75. # – p < 0,05 по сравнению с показателями при горизонтальном положении беговой дорожки (тест Вилкоксона).

Рисунок 57 – Длительность двойного шага при ходьбе при отрицательных углах уклона полотна беговой дорожки

Длительность двойного шага при ходьбе по горизонтальной поверхности составляла 1,22 с. Анализ изменений длительности двойного шага позволил выявить наличие зависимости изменений от угла дорожки – каждые -3 градуса уклона сопровождались уменьшением длительности двойного шага на величину около 3%.

На фоне вышеуказанных изменений кинематических характеристик ходьбы при отрицательных углах наклона беговой дорожки высота подъема стопы в фазе маха не изменялась (Рисунок 58).



Рисунок 58 – Высота подъема стопы при ходьбе при отрицательных углах уклона беговой дорожки

Электромиографические характеристики. Электромиографические профили мышц голени при ходьбе при отрицательных углах беговой дорожки представлены на Рисунке 59. Максимальная амплитуда ЭМГ *m. tibialis anterior* при ходьбе с отрицательными углах наклона дорожки не отличалась от ходьбы по горизонтальной поверхности. Максимум ЭМГ-активности *m. tibialis anterior* приходился на постановку стопы на опору. При переносе ноги не было обнаружено различий ЭМГ-активности *m. tibialis anterior* при изменении угла беговой дорожки. По-видимому, при ходьбе на спуске при переносе ноги не требуется активного участия *m. tibialis anterior* для контроля высоты подъема стопы.

При ходьбе по горизонтальной поверхности ЭМГ-активность мышц задней поверхности голени (*m. soleus*, *m. gastrocnemius medialis*) постепенно возрастала от начала двойного шага к моменту завершения отталкивания, а затем резко снижалась. Максимальный период активности *m. soleus* приходился не на момент отталкивания, а на самое начало двойного шага. Для электромиографического профиля *m. soleus* при отрицательных углах наклона дорожки было характерно наличие своеобразного плато на всем протяжении опорного периода двойного шага. Также ЭМГ-активность *m. soleus* в опорном периоде отличалась от ходьбы по горизонтальной поверхности наличием двух незначительных экстремумов.

Первый из них, в самом начале шага, обусловлен стабилизацией голеностопного сустава и поддержкой позы. Второй, меньший по амплитуде, появляется при отталкивании.



Представлены усредненные данные для объединенной группы испытуемых (n=12), полученные до гипокинезии.



ЭМГ-активность *m. gastrocnemius medialis* при отрицательных углах наклона беговой дорожки изменялась аналогичным образом. При анализе ЭМГ-активности *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* при углах наклона -9 и -12 градусов было обнаружено, что снижение ЭМГ-активности *m. gastrocnemius medialis* превосходило уровень для *m. soleus*. Величина амплитуды ЭМГ *m. gastrocnemius medialis medialis* при углах наклона -9 и -12 градусов составляла менее 150-160 мкВ, что в два раза ниже показателей при ходьбе по горизонтальной поверхности.

Профили ЭМГ-активности мышц бедра при ходьбе с отрицательными углами наклона беговой дорожки представлены на Рисунке 60. Максимальная ЭМГ-активность *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* регистрировалась при постановке стопы. Максимальная ЭМГ-активность этих мышц также приходится на самое начало цикла двойного шага. В отличие от ходьбы по горизонтальной поверхности, при увеличении угла спуска до -12 градусов в профилях мышц передней поверхности бедра появлялся второй пик ЭМГ-активности – во время отталкивания.

ЭМГ-активность *m. biceps femoris* не имела значимых различий при ходьбе с различной степенью уклона беговой дорожки. При изменении угла уклона беговой дорожки ЭМГ-активность *m. biceps femoris* оказалась менее подверженной изменениям среди всех исследуемых мышц. Отличительными особенностями ЭМГ-активности *m. biceps femoris* можно считать возрастание амплитуды ЭМГ во время отталкивания, а также возросшую активацию *m. biceps femoris* при переносе ноги.



Представлены усредненные данные для объединенной группы испытуемых (n=12), полученные до гипокинезии.

Рисунок 60 – Электромиографические профили мышц бедра при ходьбе с отрицательными углами наклона беговой дорожки

Общая суммарная миоэлектрическая работа исследуемых мышц при ходьбе с отрицательными углами наклона беговой дорожки достоверно отличалась при -3, -9 и -12 градусах по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности (Рисунок 61). Выполнение ходьбы с малым уклоном -3 градуса сопровождалось снижением

185

миоэлектрической работы исследуемых мышц. Показатель суммарной миоэлектрической работы мышц при ходьбе в данных условиях был ниже на 10% по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности. Увеличение угла уклона беговой дорожки сопровождалось увеличением суммарной ЭМГ-стоимости работы мышц до 7% и 15% при ходьбе с уклоном -9 градусов и -12 градусов соответственно.



Представлены данные, полученные до гипокинезии: Ме, Q25-Q75. # – p < 0,05 по сравнению с показателями при горизонтальном положении беговой дорожки (тест Вилкоксона).

Рисунок 61 – Динамика изменения суммарной миоэлектрической работы мышц при ходьбе с отрицательными углами наклона беговой дорожки

Более интересными являются результаты анализа распределения вклада мышц нижних конечностей в реализацию локомоций при отрицательных углах наклона беговой дорожки (Рисунок 62), а также распределение вклада между мышцами голени и бедра. При ходьбе по горизонтальной поверхности соотношение вклада мышечных групп мышц голени и бедра составляло 77% и 23% соответственно. Изменение угла наклона на -3 градуса не оказало существенного влияния на это соотношение — разница составила всего 2%. Последующее увеличение уклона беговой дорожки до -12 градусов привело к значительному изменению вклада мышечных групп голени и бедра. Доля участия мышц бедра при ходьбе с углом -12 градусов увеличилась почти в 2 раза по сравнению с ходьбой по

горизонтальной поверхности – до 41%, при этом вклад мышц голени снизился до 59%.



Представлены усредненные данные для объединенной группы испытуемых (n=12), полученные до гипокинезии. Слева – вклад отдельных мышц в реализацию локомоций. По вертикали: А – горизонтальное положение беговой дорожки; Б – угол наклона -3 градуса; В – угол наклона -6 градусов; Г – угол наклона -9 градусов; Д – угол наклона -12 градусов. ТА – m. tibialis anterior; SOL – m. soleus; GM – m. gastrocnemius medialis; VL – m. vastus lateralis; RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris. Цифрами внутри диаграмм указан вклад отдельных мышц в реализацию локомоций (%).

Справа – распределение ЭМГ-стоимости работы между мышцами голени и бедра. Цифрами указан вклад для мышц голени и бедра в реализацию локомоций (%)

Рисунок 62 – Распределение вклада мышц (%) в реализацию локомоций при отрицательных углах наклона беговой дорожки

Также происходило изменение миоэлектрической работы отдельных мышц нижней конечности. Среди мышц голени заметно снизился вклад *m. gastrocnemius medialis* с увеличением угла уклона дорожки и составлял при -12 градусах всего 13% против 26% при ходьбе по горизонтальной поверхности. Вклад *m. tibialis anterior* и *m. soleus* уменьшился не так существенно. Вклад *m. tibialis anterior* уменьшился на 5% по сравнению с горизонтальной ходьбой. Доля участия *m. soleus* при сравнении горизонта и угла -12 градусов изменилась в пределах 1%. При углах наклона -3, -6 и -9 градусов участие *m. soleus* в реализации локомоций несколько возрастала.

Среди мышц бедра участие *m. vastus lateralis* по мере изменения угла уклона беговой дорожки возрастало до 21% при -12 градусах, что является почти 3-кратным увеличением по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности.

Доля участия *m. rectus femoris* изменялась в такой же последовательности – увеличение от 5% (-3 градуса) до 11% (-12 градусов) по мере изменения угла наклона беговой дорожки. Вместе с тем доля участия в реализации локомоций *m. biceps femoris* изменялась в пределах 1-1,5% на всем протяжении исследования локомоций при отрицательных углах наклона беговой дорожки.

Таким образом, ходьба при отрицательных углах наклона (на спуске) отличается от ходьбы по горизонтальной поверхности изменением вклада в реализацию локомоций не только между мышечными группами голени и бедра, но и отдельных мышц нижних конечностей.

# Оценка профилактической эффективности велоэгометрических тренировок при последовательном воздействии анти- и ортостатической гипокинезии по биомеханическим характеристикам ходьбы

### Характеристика физических тренировок, выполняемых испытуемыми в условиях ортостатической гипокинезии

До начала эксперимента испытатели были разделены на две равные группы. В первой (группа «Контроль», *n*=6) испытуемые не выполняли никаких профилактических мероприятий. Во второй (группа «Тренировка», *n=6*) испытатели начиная с 4-х суток гипокинезия выполняли ежедневные тренировки на велоэргометре. Физические тренировки в ходе экспериментального воздействия планировались с 4-х суток от начала гипокинезии, т.е. в день перевода испытуемых из антиортостатического положения в ортостатическое. Первая тренировка также являлась тестом для определения уровня физической работоспособности. Тренировки велоэргометре выполняли на при переводе ложемента многофункционального стенда в ортостатическое положение с углом +9,6 градуса относительно горизонта. Таким образом, испытуемый во время тренировки находился в положение лежа. При этом учитывался угол наклона ложемента, а

также величина весовой нагрузки, которая регулировалась пневматическим компрессором.

Тренировки выполняли на велоэргометре «Monark-915E» (Monark Exercise AB, Швеция), модифицированном под задачи экспериментального исследования (Рисунок 63).



Сверху – крепление велоэргометра к многофункциональному стенду, снизу – положение испытуемого во время выполнения тренировки.

Рисунок 63 – Физические тренировки в условиях последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии

На всем протяжении велоэргометрических тренировок производили регистрацию ЧСС с использованием монитора сердечного ритма «Polar H10» (Polar Electro Oy, Финляндия), который представляет собой нагрудный пояс с интегрированными электродами и кардиопередатчиком (Рисунок 64).



Рисунок 64 – Монитор сердечного ритма «Polar H10»

Показатели ЧСС с кардиопередатчика передавались по беспроводному каналу Bluetooth на смартфон с установленным программным обеспечением «Polar Beat» (Polar Electro Oy, Финляндия) для регистрации, хранения и анализа данных. Регистрацию ЧСС во время тренировок производили непрерывно, частота регистрации показателей ЧСС составляла 1 секунду (Рисунок 65).



Рисунок 65 – Интерфейс программного обеспечения «Polar Beat»

физических Основу планирования нагрузок составляла программа тренировок на велоэргометре, рекомендованная для космонавтов на протяжении длительных космических полетов (Козловская и др., 2011). Тренировки планировались по 4-дневному микроциклу. С учетом проведения нагрузочного тестирования на 4-е сутки гипокинезии, тренировка на 5-е сутки имела восстановительную направленность выполнялась нагрузкой И с ниже субмаксимальной. Таким образом, по 4-дневному микроциклу тренировки испытуемые выполняли, начиная 6-х суток гипокинезии (или 2-х суток ортостатической гипокинезии). Общая схема исследования представлена на Рисунке 66. Схема тренировок представлена на Рисунке 67.



Рисунок 67 – Схема тренировочной нагрузки в 4-дневном микроцикле

В Таблице 13 представлена общая характеристика структуры физических тренировок, применяемых в условиях ортостатической гипокинезии.

Таблица 13 – Общая характеристика физических тренировок испытуемых (составлено по данным Козловская И.Б. и др. (2011) и с учетом собственным данных)

День	Преимущественная	Объем	Продолжительность	Энергетическая
	направленность	нагрузки	тренировки	стоимость*
1	Интервальная тренировка с прогрессивными интервалами, поддержание уровня аэробной работоспособности	Средний	32 минуты	337±87 ккал
2	Интервальная тренировка, поддержание уровня силовой выносливости	Большой	36 минуты	388±86 ккал
3	Поддержание уровня общей выносливости	Средний	34 минуты	324±67 ккал
4	Восстановительная тренировка	Малый	32 минуты	227±58 ккал

П р и м е ч а н и е – \* - Энергетическая стоимость определена с использованием программного обеспечения Polar Beat на основе антропометрических данных испытуемых и ЧСС во время тренировок.

Тренировки испытуемых условиях ортостатической гипокинезии В анализировали, основываясь на индивидуальных и среднегрупповых показателях ЧСС на протяжении каждой тренировочной сессии. Общее количество занятий, выполненных каждым тренировочных испытуемым в условиях ортостатической гипокинезии, составляло 7 тренировок (одна из них – нагрузочное 4-e сутки функциональное тестирование на гипокинезии). Последовательность выполнения тренировок была следующей:

- 4-е сутки гипокинезии функциональное тестирование;
- 5-е сутки восстановительная тренировка по схеме 4-го дня микроцикла;
- 6-е сутки тренировка по схеме 1-го дня микроцикла;
- 7-е сутки тренировка по схеме 2-го дня микроцикла;
- 8-е сутки тренировка по схеме 3-го дня микроцикла;
- 9-е сутки тренировка по схеме 4-го дня микроцикла;
- 10-е сутки тренировка по схеме 1-го дня микроцикла.

На Рисунке 68 представлены данные со среднегрупповыми показателями ЧСС во время тренировок в условиях ортостатической гипокинезии.



Оранжевым фоном обозначена структура, красным цветом – средняя величина показателей ЧСС по группе, кривые черного цвета ограничивают величину стандартного отклонения ЧСС. А – 5-е сутки гипокинезии, восстановительная тренировка; Б – 6-е сутки гипокинезии, 1-й день микроцикла; В – 7-е сутки гипокинезии, 2-й день микроцикла; Г – 8-е сутки гипокинезии, 3-й день микроцикла; Д – 9-е сутки гипокинезии, 4-й день микроцикла; E – 10-е сутки гипокинезии, 1-й день микроцикла

Рисунок 68 – Показатели ЧСС во время тренировок испытуемых на велоэргометре

Значения ЧСС во время выполнения тренировок показали следующие результаты (Таблица 14).

193

День тренировки	Исходная ЧСС (до тренировки), уд/мин	Максимальная ЧСС, уд/мин	Диапазон изменения ЧСС, уд/мин	ЧСС по окончании тренировки, уд/мин
5-е сутки гипокинезии	87±9	150±17	63	129±13
6-е сутки гипокинезии	83±14	170±19	87	134±17
7-е сутки гипокинезии	88±13	167±16	79	135±18
8-е сутки гипокинезии	81±10	151±15	70	122±17
9-е сутки гипокинезии	84±11	138±15	54	125±19
10-е сутки гипокинезии	72±11	147±8	75	113±10

Таблица 14 – Показатели ЧСС во время выполнения физических тренировок в условиях ортостатической гипокинезии

П р и м е ч а н и е – Представлены среднее арифметическое ± стандартное отклонение.

Показатели исходной ЧСС перед началом тренировки имели тенденцию к некоторому снижению от 5-х суток гипокинезии к 10-м суткам. Изменения максимальной ЧСС на протяжении тренировочного периода имели волнообразный характер, что вполне соответствовало выполняемым объемам и интенсивности тренировочной нагрузки. Диапазон изменения ЧСС в отдельно взятой тренировке (разница между максимальной ЧСС и ЧСС перед началом тренировки) изменялся аналогично. Следует отдельно рассмотреть тренировочные занятия, которые выполнялись по одинаковой схеме: на 5-е и 9-е сутки, на 6-е и 10-е сутки гипокинезии. Прослеживалась тенденция к снижению физиологической стоимости нагрузки, что проявлялось на 9-е и на 10-е сутки (по сравнению с 6-ми) снижением среднегрупповых значений максимальной ЧСС в течение тренировки, а также меньшими колебания ЧСС. Влияние последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии на кинематические характеристики ходьбы с различным углом наклона беговой дорожки

В данном разделе исследования выполнена оценка профилактической эффективности велоэргометрических тренировок, которые испытуемые выполняли в условиях последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии.

Исходя из того, что основные отличия биомеханических характеристик ходьбы при положительных/отрицательных углах беговой дорожки имели большую выраженность на максимальных величина наклона/уклона по сравнению с ходьбой по горизонтальной поверхности для дальнейшего анализа были выбраны минимальный и максимальный углы наклона (+3 и +12 градусов) и уклона (-3 и -12 градусов).

### Биомеханические характеристики ходьбы при положительных углах наклона беговой дорожки

Кинематические характеристики. При сравнительном анализе кинематических характеристик до и после последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии не было выявлено каких-либо существенных отличий амплитуды угловых перемещений в тазобедренном суставе как в группе «Контроль», так и в группе «Тренировка». В связи с этим, из последующего обсуждения изменения межзвенных углов в тазобедренном суставе были исключены.

Результаты анализа кинематических характеристик ходьбы при положительных углах наклона беговой дорожки представлены на Рисунке 69. После гипокинезии в группе «Контроль» изменения кинематических характеристик зарегистрированы:

в коленном суставе при переносе ноги при ходьбе по горизонтальной поверхности;

- в голеностопном суставе при отталкивании и при переносе ноги (ходьба по горизонтальной поверхности и с наклоном +3 градуса);
- в голеностопном суставе при постановке стопы на опору при ходьбе +12 градусов (р < 0,05).</li>



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 69 – Кинематические характеристики ходьбы при положительных углах наклона беговой дорожки до и после гипокинезии в группе «Контроль» В группе «Тренировка» при всех углах наклона беговой дорожки достоверных изменений кинематических характеристик коленного сустава по сравнению с фоновыми показателями не было выявлено (Рисунок 70).



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 70 – Кинематические характеристики ходьбы при положительных углах наклона беговой дорожки до и после гипокинезии в группе «Тренировка»

Увеличение угла наклона беговой дорожки сопровождалось достоверным увеличением амплитуды угловых перемещений в голеностопном суставе при отталкивании. При переносе ноги сгибание голеностопного сустава достоверно уменьшалось как при ходьбе по горизонтальной поверхности, так и при изменении угла наклона беговой дорожки.

Электромиографические характеристики. Как показывают результаты анализа ЭМГ-стоимости (Рисунок 71), в контрольной группе после гипокинезии наибольшие изменения произошли в мышцах голени.



Рисунок 71 – Показатели электромиографической стоимости работы мышц во время ходьбы при положительных углах наклона беговой дорожки в группе «Контроль»

При угле наклона +3 градуса больше всего изменилась ЭМГ-стоимость работы мышц голени (от 15 до 25% по равнению с исходным уровнем). При этом менее всего изменились показатели ходьбы по горизонтальной поверхности, при которой ЭМГ-стоимость работы *m. tibialis anterior* снижалась относительно исходного уровня на 9%. ЭМГ-стоимость работы экстензоров *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* имела тенденцию к увеличению в пределах 13%.

ЭМГ-стоимость работы *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* после гипокинезии снижалась на 13% и 7% соответственно. При увеличении угла наклона беговой дорожки происходило увеличение ЭМГ-стоимости работы этих мышц. Ходьба при угле наклона беговой дорожки +12 градусов для испытуемых группы «Контроль» оказалась самой энергозатратной, на что указывало увеличение ЭМГ-стоимости всех исследуемых мышц, кроме *m. biceps femoris*.

Динамика изменений ЭМГ-стоимости локомоций до и после гипокинезии в группе «Тренировка» представлена на Рисунке 72. ЭМГ-стоимость работы мышц голени при горизонтальном положении и угле наклона беговой дорожки +3 градуса не достигала достоверности различий относительно исходного уровня и по направленности изменений не отличалась от изменений в контрольной группе. В группе «Тренировка» после гипокинезии также происходило достоверное (p < 0,05) увеличение ЭМГ-стоимости при ходьбе с максимальным наклоном беговой дорожки +12 градусов. Отличительной особенностью ходьбы с углом наклона +12 градусов являлось статистически значимое (p < 0,05) снижение ЭМГ-стоимости *m. biceps femoris* на 20% по сравнению с исходным уровнем.



Рисунок 72 – Показатели электромиографической стоимости работы мышц при ходьбе при положительных углах наклона беговой дорожки в группе «Тренировка»

С целью определения межгрупповых различий выполнен сравнительный анализ изменений ЭМГ-стоимости ходьбы относительно исходного уровня (Рисунок 73).

200



Рисунок 73 – Сравнительный анализ электромиографической стоимости работы мышц при ходьбе при положительных углах наклона беговой дорожки в группах «Контроль» и «Тренировка»

ЭМГ-стоимость работы мышц при ходьбе с горизонтальным положением беговой дорожки не различалась между группами «Контроль» и «Тренировка». Как снижение ЭМГ-стоимости *m. tibialis anterior*, так и ее увеличение в *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* практически не различалось между группами. Среди

201

мышц бедра имело место снижение ЭМГ-стоимости в группе «Тренировка», незначительно большее, чем в контрольной группе.

Показатели ЭМГ-стоимости работы *mm. tibialis anterior, gastrocnemius medialis, vastus lateralis* и *rectus femoris* при ходьбе с углом наклона беговой дорожки +3 градуса минимально отличались от ходьбы по горизонтальной поверхности. Бо́льшая разница между группами после гипокинезии на уровне тенденции была обнаружена в изменениях ЭМГ-стоимости работы *m. soleus* и *m. biceps femoris.* 

При увеличении угла наклона до +12 градусов ЭМГ-стоимость работы мышц голени у испытуемых обеих групп после гипокинезии была немногим выше исходного уровня. И если ЭМГ-стоимость *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* превышала исходный уровень одинаково в обеих группах, то ЭМГ-стоимость *m. tibialis anterior* была достоверно выше только в контрольной группе (p < 0,05). ЭМГ-стоимость работы мышц передней поверхности бедра также меньше изменилась после гипокинезии в группе «Тренировка». Достоверные отличия были выявлены в межгрупповых показателях ЭМГ-стоимости *m. rectus femoris*, которая была существенно выше исходного уровня в контрольной группе и значительно ниже в группе «Тренировка».

#### Биомеханические характеристики ходьбы при отрицательных углах наклона беговой дорожки

В связи с тем, что биомеханические характеристики ходьбы при горизонтальном положении беговой дорожки были рассмотрены в предыдущем разделе, в этом будут рассмотрены биомеханические характеристики ходьбы при углах уклона беговой дорожки -3 и -12 градусов.

Кинематические характеристики коленного и голеностопного суставов после последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии изменялись разнонаправленно в зависимости от угла уклона беговой дорожки (Рисунок 74).



# – р < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 74 – Кинематические характеристики ходьбы при отрицательных углах наклона беговой дорожки до и после гипокинезии в группе «Контроль»

Так, при уклоне -3 градуса угол в коленном суставе в время отталкивания достоверно увеличивался, а при величине уклона до -12 градусов – уменьшался. Такая же тенденция наблюдалась при анализе кинематических характеристик голеностопного сустава. При переносе ноги амплитуда угловых перемещений в коленном суставе после гипокинезии не отличалась от исходных показателей. В голеностопном суставе перенос ноги выполнялся с увеличением сгибания, что, скорее всего, связано с необходимостью подъема стопы на высоту, чуть бо́льшую, чем до гипокинезии.

В группе «Тренировка» амплитуда угловых перемещений в суставах изменялась противоположно (Рисунок 75).



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 75 – Кинематические характеристики ходьбы при отрицательных углах наклона беговой дорожки до и после гипокинезии в группе «Тренировка»

В коленном суставе достоверно увеличивался (p < 0,05) угол при постановке стопы при уклоне дорожки -3 градуса и на уровне тенденции – при -12 градусах. Если при уклоне -3 градуса при отталкивании имелась тенденция к уменьшению разгибания коленного сустава, то при уклоне -12 градусов разгибание во время отталкивания достоверно увеличивалось.

В голеностопном суставе амплитуда угловых перемещений после гипокинезии в целом не отличалась от фоновых величин.

Электромиографические характеристики. Показатели ЭМГ-стоимости работы мышц нижних конечностей в группе «Контроль» после гипокинезии увеличивались только в мышцах-разгибателях *m. soleus*, *m. gastrocnemius medialis*, *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* (Рисунок 76). ЭМГ-стоимость работы мышцсгибателей *m. tibialis anterior*, *m. biceps femoris* изменялась в противоположную сторону.



# – p < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 76 – Показатели ЭМГ-стоимости работы мышц при ходьбе с отрицательными углами наклона беговой дорожки в группе «Контроль»

В группе «Тренировка» после гипокинезии мы не обнаружили достоверных изменений ЭМГ-стоимости работы исследуемых мышц при ходьбе с уклоном беговой дорожки -3 градуса (Рисунок 77).



Рисунок 77 – Показатели ЭМГ-стоимости работы мышц при ходьбе с отрицательными углами наклона беговой дорожки в группе «Тренировка»

При ходьбе с уклоном беговой дорожки -12 градусов характер изменений ЭМГ-стоимости работы мышц был схожим с контрольной группой (см. Рисунок 80): увеличение у разгибателей (достоверное для *m. vastus lateralis* (p < 0,05) на 9% относительно фона). ЭМГ-стоимость флексора *m. tibialis anterior* снижалась достоверно на 12% (p < 0,05), *m. biceps femoris* – на уровне тенденции также на 12% по сравнению с исходным уровнем.

При сравнении показателей ЭМГ-стоимости работы мышц нижних конечностей между группами «Контроль» и «Тренировка» достоверных различий после гипокинезии не выявили (Рисунок 78).

206



Рисунок 78 – Изменения ЭМГ-стоимости работы мышц во время ходьбы при отрицательных углах наклона беговой дорожки в группах «Контроль» и «Тренировка»

Увеличение ЭМГ-стоимости ходьбы при отрицательных углах наклона беговой дорожки после последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии было более выражено в группе «Тренировка».

#### Обсуждение

Данный раздел диссертации был посвящен изменениям биомеханических характеристик локомоций (ходьбы со скоростью 3,5 км/ч) как по горизонтальной поверхности, так и в усложненных условиях – ходьбы с положительными наклона беговой дорожки (от +3 до +12 градусов, в подъем) и отрицательными углами (от -3 до -12 градусов, на спуске). Выбор подобных условий выполнения локомоций был обусловлен значительными отличиями от ходьбы по горизонтальной поверхности, предъявляющими повышенные требования к мышечному аппарату. Биомеханический анализ функционирования опорнодвигательного аппарата при ходьбе чаще всего выполняют на основе лабораторных исследований локомоций по ровной поверхности (Kuster et al., 1995; Шпаков и Воронов, 2016). В связи с этим в нашем исследовании сравнивались ходьба в подъем и ходьба на спуске, чтобы оценить повышенные нагрузки на нижние конечности в более стрессовых условиях.

Ходьба в подъем и на спуске предъявляет повышенные нагрузки на мышечный аппарат (Leroux et al., 2002; Alexander and Schwameder, 2016). В ряде публикаций сообщается об уменьшении частоты шагов и увеличении длины шага (Sun et al., 1996; Schwameder et al., 2005) и опорных реакций (Redfern and DiPasquale, 1997). Угол наклона опорной поверхности влияет на характеристики движений в суставах, прежде всего – на углы тазобедренного и коленного суставов (Kuster et al., 1995; Strutzenberger et al., 2017; Alexander et al., 2017).

Кинематические характеристики и ЭМГ-активность при ходьбе по наклонным поверхностям определяются величиной угла наклона (Lay et al., 2006). Ходьба в подъем требует большего сгибания тазобедренного, коленного и голеностопного суставов и сохранения высоты ОЦМТ. Напротив, ходьба при отрицательных углах наклона (на спуске) требует меньшего разгибания тазобедренного сустава, но большего сгибания коленного и голеностопного (Lay et al., 2006, 2007).

Движения в суставах при разных условиях ходьбы контролируются посредством дифференциальной активации мышечного аппарата (Lay et al., 2007). Сгибатель *m. tibialis anterior* контролирует высоту подъема стопы во время переноса ноги. Движение тела посредством разгибания тазобедренного, коленного и голеностопного суставов обеспечивают *m. biceps femoris, m. vastus lateralis* и *m. triceps surae* соответственно, активность которых достаточно высока в опорном периоде двойного шага. Из-за бо́льшей потребности в силе отталкивания при ходьбе в подъем ЭМГ-активность этих мышц увеличивается. Напротив, ходьба на спуске требует бо́льшей активности *m. vastus lateralis* и *m. tibialis anterior* для дополнительного торможения и контроля спуска и меньшей активности *m. triceps* 

*surae* (Tokuhiro et al., 1985; Lay et al., 2007; Wall-Scheffler et al., 2010; Franz and Kram, 2012).

Как было отмечено выше, каких-либо изменений после гипокинезии в кинематике тазобедренного сустава относительно исходного уровня выявлено не было. Изменения амплитуды угловых перемещений тазобедренного сустава имели минимальные различия между контрольной группой и группой с использованием физических тренировок в ходе экспериментального воздействия. Наши результаты показали, что основные изменения кинематических характеристик при ходьбе в усложненных условиях подъема и спуска связаны с движениями в коленном и голеностопном суставах.

Ходьба при положительных углах наклона беговой дорожки в контрольной группе после гипокинезии характеризовалась минимальными изменениями амплитуды угловых перемещений в коленном суставе. В голеностопном суставе отмечалось уменьшение амплитуды при переносе ноги во время горизонтальной ходьбы. Увеличение угла наклона беговой дорожки обусловливало уменьшение угловых перемещений голеностопного В амплитуды сустава. группе «Тренировка», по сравнению контрольной группой, кинематические С характеристики коленного сустава практически не имели отличий И направленность изменений была в обеих группах одинаковой. Наряду с этим достоверное увеличение углов при отталкивании и уменьшение при переносе ноги указывают на «положительные» изменения кинематики голеностопного сустава после гипокинезии в группе «Тренировка». Увеличение угла в суставе при отталкивании говорит о большей амплитуде разгибания сустава, а уменьшение при переносе ноги – о большем сгибании сустава и увеличении высоты подъема стопы над опорой. Изменения кинематических параметров ходьбы в подъем в полной мере соответствуют изменениям ЭМГ-стоимости локомоций. ЭМГ-стоимость работы мышц голени, обеспечивающих движения в голеностопном суставе, в контрольной группе была существенно выше, чем в группе «Тренировка». Действительно, минимальные изменения амплитуды угловых перемещений при ходьбе по горизонтальной поверхности сопровождались незначительными

209

изменениями ЭМГ-стоимости как внутри групп, так и между группами. При максимальном увеличении угла наклона беговой дорожки происходило и значительное увеличение ЭМГ-стоимости после гипокинезии. ЭМГ-стоимость работы мышц голени подверглась большим изменениям, чем ЭМГ-стоимость работы мышц бедра. В группе «Контроль» изменения биомеханических характеристик ходьбы были более выражены, чем в группе «Тренировка».

Ходьба при отрицательных углах наклона беговой дорожки сопровождалась более выраженными и достоверными изменения ЭМГ-стоимости локомоций в группе «Контроль». Увеличение ЭМГ-стоимости в контрольной группе также сопровождалось и более выраженным комплексом изменений кинематических характеристик коленного и голеностопного суставов. Сравнительный анализ межгрупповых отличий ЭМГ-стоимости локомоций после гипокинезии показал, что при ходьбе с уклоном -3 градуса ЭМГ-стоимость работы мышц нижних конечностей после гипокинезии оказалась выше в группе «Тренировка», чем в группе «Контроль». При ходьбе с уклоном -12 градусов при сравнении ЭМГ-стоимости между группами была отмечена следующая особенность. ЭМГ-стоимость работы мышц, расположенных на дорсальной поверхности тела (*m. soleus, m. gastrocnemius medialis, m. biceps femoris*) после гипокинезии была ниже в группе «Тренировка», ЭМГ-стоимость работы мышц вентральной поверхности тела (*m. tibialis anterior, m. vastus lateralis, m. rectus femoris*) оказалась выше в контрольной группе.

Более высокие показатели ЭМГ-стоимости работы мышц при ходьбе в подъем указывают на то, что мышцы стабилизируют коленный и голеностопный суставы в гораздо большей степени, чем при ходьбе по горизонтальной поверхности. При этом мышцы сокращаются преимущественно в преодолевающем режиме. При ходьбе на спуске работа мышц происходит в уступающем режиме (Werner et al., 2023) и, по-видимому, это является ключевым фактором в снижении ЭМГ-стоимости локомоций в данных условиях.

Таким образом, изменения биомеханических характеристик ходьбы в группах «Контроль» и «Тренировка» в целом были сопоставимы по

направленности, однако выраженность их различалась и была после гипокинезии несколько больше в группе без профилактических мероприятий в условиях эксперимента. Положительный эффект применения тренировок на велоэргометре во время ортостатической гипокинезии проявлялся в сохранении характеристик ходьбы на близком к исходному уровню. Применение тренировок на велоэргометре позволило снизить неблагоприятное влияние гравитационной разгрузки на изменения кинематических и электромиографических параметров ходьбы.

## 7.3 Скоростно-силовые свойства мышечного аппарата нижних конечностей человека при последовательном воздействии 3-суточной антиортостатической и 7-суточной ортостатической гипокинезии

Результаты скоростно-силового тестирования в группах «Контроль» и «Тренировка» представлены на Рисунке 79. В обеих группах после гипокинезии произошли изменения скоростно-силовых проявлений мышц передней поверхности бедра на всем диапазоне тестируемых угловых скоростей.

В группе «Контроль» снижение показателей максимальной произвольной силы (момента силы) было достоверно ниже исходного уровня на угловых скоростях 300, 240 и 120 град/с (р < 0,05). Максимальные «потери» произвольной силы обнаружены на угловой скорости 120 град/с (до 13% по относительно фона), что связано с падением силы преимущественно медленных двигательных единиц (Suter et al., 1993).

В группе «Тренировка» максимальный момент силы достоверно снижался на 13% на угловой скорости 120 град/с и около 5% на угловой скорости 300 град/с (p < 0,05). Как показывают полученные результаты, в группе «Тренировка» после гипокинезии существенно «пострадал» низкоскоростной, силовой диапазон разгибания в коленном суставе (угловые скорости 120 и 60 град/с).

При проведении межгруппового сравнения скоростно-силовых проявлений мышц-разгибателей коленного сустава было обнаружено, что в группе «Контроль» снижение максимального момента силы после гипокинезии было достоверно больше, чем в группе «Тренировка».



= p < 0.05 01.111 Max Mexicity 1 pylinamia (1001 Mainia-5 11.111).

Рисунок 79 – Показатели максимальной произвольной силы мышц-разгибателей коленного сустава до и после последовательного воздействия 3-суточной антиортостатической и 7-суточной ортостатической гипокинезии

ЭМГ-активность мышц-разгибателей коленного сустава оценивали по показателям СрЭМГ *m. vastus lateralis, m. vastus medialis* и *m. rectus femoris* (Таблица 15, Рисунок 80).

Таблица 15	– Пок	сазате	ли СрЭ	МГ (мкВ) прі	и выпо	лнении скорост	гно-силового	
тестирования	до	И	после	последовател	трного	воздействия	3-суточной	
антиортостатической и 7-суточной ортостатической гипокинезии								

Угловая	m. vastus lateralis		m. vastus medialis		m. rectus femoris			
скорость,	ДО	ПОСЛЕ	ДО ПОСЛЕ		ДО	ПОСЛЕ		
град/с	ΑΗΟΓ+ΟΓ	ΑΗΟΓ+ΟΓ	ΑΗΟΓ+ΟΓ	ΑΗΟΓ+ΟΓ	ΑΗΟΓ+ΟΓ	ΑΗΟΓ+ΟΓ		
Группа КОНТРОЛЬ								
	173,4	195,4	335,3	359,3 *	233,5	286,8		
300	(144,8-	(191,3-	(335,0-	(354,8-	(206,5-	(261,6-		
	209,3)	216,9)	342,6)	379,7)	331,7)	307,6)		
	143,0	190,4 *	320,3	359,7 *	297,9	322,5 *		
240	(133,3-	(185,9-	(309,5-	(350,4-	(273,4-	(321,9-		
	164,5)	247,2)	324,6)	376,5)	305,0)	344,5)		
	143,6	180,3	287,3	320,4 *	255,3	291,2 *		
180	(134,8-	(155,4-	(277,0-	(276,9-	(222,6-	(271,3-		
	145,9)	198,8)	317,0)	362,0)	256,3)	293,1)		
	141,0	171,1	235,1	267,5 *	237,6	277,0 *		
120	(119,0-	(135,9-	(223,8-	(252,5-	(217,7-	(258,7-		
	150,2)	214,7)	269,1)	350,7)	292,3)	315,3)		
	155,0	177,4 *	344,4	376,3 *	323,9	357,0 *		
60	(124,0-	(143,9-	(340,6-	(369,6-	(310,4-	(346,2-		
	181,9)	207,5)	347,1)	379,5)	324,9)	367,7)		
Группа ТРЕНИРОВКА								
	205,4	169,8 *	455,1	430,1 *	348,8	324,0 *		
300	(173,2-	(158,7-	(347,1-	(291,4-	(268,5-	(258,7-		
	280,4)	229,5)	457,1)	457,0)	435,5)	390,8)		
	230,2	206,4 *	406,7	381,8 *	259,4	275,1 *		
240	(220,4-	(195,9-	(297,0-	(279,6-	(235,1-	(267,7-		
	264,5)	214,7)	588,5)	553,6)	312,7)	290,4)		
	232,8	190,1	436,8	393,7	247,0	226,6		
180	(182,7-	(185,4-	(395,1-	(362,2-	(224,9-	(206,6-		
	262,1)	197,1)	626,8)	601,4)	451,2)	239,1)		
	220,4	192,5	353,7	353,0	237,9	222,2		
120	(204,1-	(180,1-	(335,0-	(315,7-	(212,3-	(214,9-		
	227,0)	206,3)	365,2)	358,6)	246,7)	233,2)		
	180,9	166,0	298,5	309,3	199,6	213,6		
60	(180,4-	(165,7-	(296,1-	(304,8-	(179,4-	(176,6-		
	181,1)	202,2)	328,3)	333,7)	211,9)	214,7)		

Примечания

1. Данные представлены: Ме (Q25-Q75).

2. \* - р < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).



Рисунок 80 – Изменения показателей СрЭМГ (%) относительно исходного уровня после последовательного воздействия 3-суточной антиортостатической и 7-суточной ортостатической гипокинезии в группах «Контроль» и «Тренировка»

Показатели СрЭМГ мышц-разгибателей коленного сустава в группе «Контроль» достоверно увеличивались после гипокинезии: скоростно-силовое тестирование на динамометре выявило существенное увеличение ЭМГ-активности

215

всех исследуемых мышц бедра. СрЭМГ *m. vastus lateralis* после гипокинезии была достоверно выше фоновых показателей (p < 0,05) только на угловых скоростях 240 и 60 град/с. СрЭМГ *m. vastus medialis* и *m. rectus femoris* достоверно возрастала (p < 0,05) после гипокинезии относительно исходного уровня на всем диапазоне угловых скоростей.

Анализ результатов ЭМГ-активности в группе «Тренировка» показал существенное относительно исходного уровня снижение показателей СрЭМГ. Достоверно (p < 0,05) снижалась ЭМГ-активность трех головок *m. quadriceps femoris* при выполнении разгибания коленного сустава в высокоскоростном диапазоне (300 и 240 град/с). На других угловых скоростях СрЭМГ снижалась после гипокинезии на уровне тенденции. Исключение составило лишь некоторое увеличение СрЭМГ *m. vastus medialis* и *m. rectus femoris* на скорости 60 град/с.

При сравнении результатов между группами были получены достоверные отличия ЭМГ-активности мышц только в высокоскоростном диапазоне от 300 до 180 град/с.

ЭМГ-активность является отражением силовых свойств мышц (Brownstein et al., 1985; Alkner et al., 2000; Pincivero and Coelho, 2000). Для сравнения эффективности работы мышц во время выполнения того или иного двигательного действия необходимо учитывать как силовые показатели, так и активность мышц. В связи с этим в работе мы использовали показатель отношения амплитуды СрЭМГ и максимального силового момента (Шпаков и др., 2024). Результаты представлены на Рисунке 81.

До гипокинезии статистических различий между группами «Контроль» и «Тренировка» по показателям «СрЭМГ/момент силы» не было выявлено. На высоких угловых скоростях от 300 до 180 град/с «СрЭМГ/момент силы» *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* составлял 1,5-2,2 мкВ/Нм, на низких (120 и 60 град/с) – 0,8-0,9 мкВ/Нм. Для *m. vastus medialis* до гипокинезии показатель «СрЭМГ/момент силы» был выше и составил 2,5-3,2 мкВ/Нм на высоких угловых скоростях и 1,8-2,1 мкВ/Нм – на низких.


# – р < 0,05 по сравнению с показателями до гипокинезии (тест Вилкоксона).

Рисунок 81 – Показатели «СрЭМГ/момент силы» до и после последовательного воздействия 3-суточной антиортостатической и 7-суточной ортостатической гипокинезии

После гипокинезии было зарегистрировано увеличение «СрЭМГ/момент силы» в контрольной группе и снижение в группе с применением тренировок на велоэргометре. Достоверные по сравнению с исходным уровнем изменения были обнаружены в показателях «СрЭМГ/момент силы» *m. vastus lateralis* в группе «Контроль». Увеличение «СрЭМГ/момент силы» *m. vastus medialis* и *m. rectus femoris* после гипокинезии в контрольной группе были существенно меньше и находились на уровне тенденции. В группе «Тренировка» «СрЭМГ/момент силы» достоверно снижалось только для *m. vastus lateralis* на угловых скоростях 300 и 240 град/с. Расчет «СрЭМГ/момент силы» для других мышц выявил изменения на уровне тенденции, либо отсутствие изменений после последовательного воздействия 3-суточной антиортостатической и 7-суточной ортостатической гипокинезии.

### Обсуждение

Изменения момента силы при разгибании коленного сустава после гипокинезии оказались однонаправленными для обеих групп. На всем диапазоне угловых скоростей снижение максимальной силы в группе «Тренировка» были меньше, чем в группе «Контроль». Наибольшие потери силовых проявлений мышц передней поверхности бедра в обеих группах были получены при тестировании в низкоскоростном диапазоне – 120 и 60 град/с. Анализ результатов скоростносилового тестирования выявил статистически значимые различия в показателе максимальной произвольной силы между группами только в высокоскоростном диапазоне от 300 до 180 град/с. Бо́льшие силовые «потери» после гипокинезии в группе «Контроль» сопровождались увеличением показателей ЭМГ-активности мышц, которые не достигали уровня достоверности по сравнению с исходным уровнем, но были значительны для всего диапазона угловых скоростей.

Применение тренировок на велоэргометре в ходе экспериментального воздействия обусловливало меньшие силовые «потери» на высоких угловых скоростях (300-180 град/с). Ранее нами было показано, что после 21-суточной АНОГ силовые показатели на высоких угловых скоростях менее всего подвержены

изменениям (Шпаков и др., 2024). Максимальный изометрический момент *m. quadriceps femoris* в диапазоне скоростей 150-30 град/с – сумма моментов сил медленных двигательных единиц и быстрых двигательных единиц, а в диапазоне 150-300 град/с – момент, преимущественно созданный быстрыми двигательными единицами (Воронов и Малкин, 2016).

Группа мышц *m. quadriceps femoris* является единственным источником обеспечения момента силы при разгибании в коленном суставе (Escamilla et al., 2000, 1998). Соотношение «ЭМГ/момент силы» может различаться в разных мышцах *m. quadriceps femoris*. Поскольку отдельные мышцы, входящие в состав *m. quadriceps femoris* различаются по размеру, длина и углу расположения волокон их относительный вклад в создание момента силы в коленном суставе также будет различным. Например, *m. vastus intermedius*, ЭМГ которой не представляется возможным зарегистрировать поверхностными электродами, может иметь другие соотношения «ЭМГ/момент силы» и, соответственно, также будет влиять на максимальный момент силы коленного сустава (Alkner et al., 2000).

Различия в соотношении «СрЭМГ/момент силы» между тремя поверхностными мышцами можно объяснить тем, что активность каждой из трех головок *m. quadriceps femoris* не может быть одинаково распределена между мышцами, которые имеют различное анатомическое строение и места прикрепления (Eloranta and Komi, 1980; Воронов, 2003). После гипокинезии мы видим различия не только между мышцами, но между группами испытуемых.

Полученные нами результаты в данной экспериментальной серии сопоставимы с результатами изучения скоростно-силовых свойств мышц как в модельных наземных экспериментах, так и в условиях реальной микрогравитации (Portero et al., 1996; Antonutto et al., 1999; Netreba et al., 2006; Mulder et al., 2015; Rittweger et al., 2018; Фомина и Кукоба, 2019; Кукоба и др., 2020; Koryak, 2020; Шпаков и др., 2024).

В нашем же исследовании, по условиям которого испытуемые находились трое суток в условиях АНОГ и семь суток в условиях ортостатической гипокинезии, мы получили несколько другие результаты, что, по-видимому, связано с особенностью модели ортостатической гипокинезии. Это фактор реакции опоры. При нахождении в ортостатической гипокинезии испытуемые опираются ногами о площадку для стоп многофункционального стенда. Скорее всего, это способствует стимуляции опорных зон стоп и расположенных на подошвенной поверхности механорецепторов. А именно устранение весовых нагрузок с главных сенсорных зон весовой чувствительности, к которым относится подошвенная поверхность стоп, является ведущим фактором в развитии гипогравитационного двигательного синдрома (Григорьев и Козловская, 2004).

В группе «Тренировка» дополнительным фактором, позволившим нивелировать силовые «потери», выступили физические тренировки на велоэргометре во время ортостатической гипокинезии.

#### Резюме к Главе 7

В представлены результаты данном разделе новые изучения биомеханических характеристик ходьбы с заданной скоростью (3,5 км/ч, темп 80-90 шагов/минуту) в эксперименте с моделированием физиологических эффектов пребывания в условиях невесомости с последующим переводом испытуемых в условия гипогравитации, т.е., по сути, пилотируемого полета до Луны и нахождения на лунной поверхности. Для моделирования физиологических эффектов невесомости использовали общепризнанную модель антиортостатической гипокинезии, которая широко используется как российскими (Коваленко и Гуровский, 1980; Зациорский и др., 1985; Саенко и др., 2000; Маркин и др., 2018; Каширина и др., 2020), так и зарубежными (Krainski et al., 2014; Koschate et al., 2018; Ogoh et al., 2021; Harris et al., 2022; Boutouyrie et al., 2022) исследователями. Модель ортостатической гипокинезии для воспроизведения эффектов лунной гравитации новой является И. ПО сравнению С антиортостатической гипокинезией, используется относительно недавно (Cavanagh et al., 2013; Баранов и др., 2015; Richter et al., 2017).

В нашем исследовании для проведения гипокинезии использовали уникальные стендовые комплексы, которые позволяют последовательно воспроизводить в наземных условиях эффекты невесомости (антиортостатическая гипокинезия) и гипогравитации (ортостатическая гипокинезия). Ключевой отличительной особенностью данного стенда является точное создание весовой нагрузки в ортостатическом положении, составляющей 1/6 веса тела, за счет обезвешивания ложемента стенда при помощи воздушных компрессоров и комплекса сервоприводов (подробное описание метода представлено в Главе 2).

Как известно, для поддержания нормального состояния здоровья и физических кондиций космонавтов в длительных орбитальных полетах в настоящее время используется система профилактики (Козловская и др., 2013; Фомина и др., 2016). Медицинское сопровождение полетов за пределы земной орбиты, в частности, к Луне, потребует разработки новой, адекватной и эффективной системы профилактики. Продолжительность пребывания космонавтов на поверхности спутника Земли будет определяться задачами конкретных полетов. Но, в любом случае, использование средств профилактики с целью поддержания высокой работоспособности космонавтов и нормального состояния здоровья при последовательном воздействии на организм невесомости и лунной гравитации не вызывает сомнений.

Основываясь на вышеизложенном, в настоящих исследованиях была предпринята попытка, направленная на изыскание адекватных средств и методов профилактики при моделировании пилотируемого полета на Луну и нахождения на ее поверхности. Одной из задач этого комплексного исследования являлась оценка физических тренировок на велоэргометре как перспективного средства профилактики функциональных изменений опорно-двигательного аппарата.

Установлено, что применение физических тренировок позволяет нивелировать изменения биомеханических параметров ходьбы. Положительный эффект применения тренировок на велоэргометре на этапе воздействия моделированной лунной гравитации проявлялся в сохранении на исходном уровне скоростно-силовых свойств мышечного аппарата нижних конечностей.

Наряду с этим, результаты комплексного экспериментального исследования, полученные совместно с другими исполнителями, показали, что у испытуемых, выполнявших в ходе эксперимента физические тренировки, было менее выражено снижение вертикальной позной устойчивости, снижение уровня физической работоспособности и показателей функции внешнего дыхания (Катунцев и др. 2020), а также повышалось качество выполнения операторской деятельности (Худякова и др., 2024).

Полученные в работе результаты указывают на необходимость разработки комплексных средств и методов профилактики негативных эффектов последовательного воздействия на организм человека моделированной невесомости и лунной гравитации.

# ГЛАВА 8 ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ЛОКОМОЦИЙ ЧЕЛОВЕКА В УСЛОВИЯХ ГРАВИТАЦИОННОЙ РАЗГРУЗКИ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА МЕТОДОМ ВЕРТИКАЛЬНОГО ВЫВЕШИВАНИЯ

В данной главе диссертации представлены результаты изучения особенностей организации локомоций в условиях различной по величине разгрузки (17%, 38%, 70% веса тела) опорно-двигательного аппарата человека. В качестве экспериментальной модели использовали метод вертикального вывешивания.

#### 8.1 Вертикальное вывешивание как элемент виртуальной реальности

Согласно определению, термин *виртуальная реальность* обозначает комплекс технологий, посредством которых можно создать искусственный мир (или какие-либо его элементы), физически не существующий, но ощущаемый органами чувств человека в реальном времени. Виртуальное окружение и объекты, созданные с использованием технических средств, могут оказывать влияние на сенсорные системы человека: обоняние, чувство равновесия и положения в пространстве, осязание, зрение, слух (Трофимова, 2010; Pourmand et al., 2017; Ugur and Konukseven, 2022; Taghian et al., 2023).

Метод вертикального вывешивания (body weight support) в исследованиях локомоций не является новым и используется специалистами в различных областях. Частичное снижение веса тела используется клиническими специалистами во время тренировок на беговой дорожке пациентов с болезнью Паркинсона (Ganesan et al., 2014); реабилитационных мероприятий лиц, перенесших инсульт (Walker et al., 2010). Значительная часть исследований выполнена в области физического воспитания и спортивной тренировки (Masumotoa et al., 2018; Lewek, 2011) и в космической медицине (Chappell and

Klaus, 2013; De Witt et al., 2014; Pavei and Minetti, 2016; Lacquaniti et al., 2017; Richter et al., 2017).

Bo вышеперечисленных областях всех применения вертикального вывешивания исследователи преимущественно анализировали физиологические или кинематические характеристики локомоций. Были проведены математические расчеты кинематических характеристик локомоций и других физических величин определения актуальности использования вертикального вывешивания ДЛЯ моделирования локомоций различных человека С целью В условиях гравитационной разгрузки.

Для моделирования различных уровней гравитационной разгрузки опорнодвигательного аппарата, соответствующих гравитационным условиям на Марсе (38% веса тела) и Луне (17% веса тела), использовали моделирование локомоций при вертикальном вывешивании. Чтобы подтвердить эффективность данного метода, необходимо было оценить перестройку опорно-двигательного аппарата человека на использование вертикального вывешивания. Для этого были определены биомеханические характеристики локомоций (ходьбы) человека, а именно: угловые скорости в суставах нижней конечности.

Первая гипотеза – при разгрузке опорно-двигательного аппарата человека создается виртуальная реальность, в которой воссоздаются условия пребывания в среде с измененной силой тяжести, в которой, в свою очередь, биомеханические характеристики локомоций будут отвечать уровню воссозданной виртуальной силы тяжести.

Для подтверждения гипотезы мы рассмотрели движение нижней конечности человека в цикле двойного шага на временном интервале от момента отрыва стопы при завершении отталкивания до момента прохождения стопы маховой ноги в плоскости опорной ноги. На этом временном отрезке нижняя конечность совершает движение из своего максимального поднятого положения. При этом движение нижней конечности можно сопоставить с движением физического маятника, выведенного из состояния равновесия (Мельник и др., 2006; Awrejcewicz et al., 2008). В момент, когда физический маятник проходит через

вертикальную плоскость, достигается максимально возможная угловая скорость колебательного движения –  $\varpi$ . Эту скорость можно вычислить с использованием формулы (4):

$$\boldsymbol{\varpi} = \sqrt{\frac{g}{l}} \tag{4}$$

где *l* – приведенная длина физического маятника, *g* – ускорение свободного падения на небесных телах (Земле, Луне, Марсе).

Если рассматривать колебания физического маятника в разных гравитационных полях, то можно записать соотношение максимальных значений угловых скоростей как (5):

$$\frac{\overline{\sigma}_1}{\overline{\sigma}_2} = \sqrt{\frac{g_1}{g_2}} \tag{5}$$

где *g* – ускорение свободного падения на небесных телах (Луна, Марс), индексы 1 и 2 отвечают гравитационным условиям для лунной и марсианской силы тяжести.

Результаты расчета отношений угловых скоростей тазобедренного сустава (рассчитаны экспериментально методом видеоанализа движений) и отношений ускорений свободного падения на Земле, Марсе и Луне приведены в Таблице 16.

Таблица 16 — Соотношение угловых скоростей в тазобедренном суставе и ускорений свободного падения в разных гравитационных условиях

Соотношение	Теоретическое вычисление	Экспериментальное вычисление
Земля	$\frac{g_{3e_{MЛЯ}}}{1} = 1.63$	$\frac{\sigma_{3e_{MAR}}}{1} = 1.79 \pm 0.33$
Марс	$\sqrt{g_{Mapc}}$	$\overline{\sigma}_{_{Mapc}}$
Земля	<u> 8 земля</u> — 2 46	$\frac{\sigma_{3e_{MЛR}}}{2} = 2.66 \pm 0.31$
Луна	\ <i>8 <sub>Луна</sub></i>	$\overline{\sigma}_{_{Jy_{Ha}}}$ = 2.00 ± 0.01
Марс	$g_{Mapc} = 1.51$	$\frac{\varpi_{Mapc}}{2} - 1.44 \pm 0.16$
Луна	$\sqrt{g_{_{Луна}}}$	$arpi_{_{JIyHa}}$ = 1.44 $\pm$ 0.10

Выполненные расчеты показывают небольшие различия между теоретическими и экспериментальными показателями. На основании этого мы полагаем, что человек адекватно воспринимает созданный нами элемент виртуальной реальности (вертикальное вывешивание), в котором моделируются измененные гравитационные условия. Таким образом, моделирование локомоций человека с использованием вертикального вывешивания применительно к пребыванию на поверхности других небесных тел (Луна, Марс), уровень гравитации которых отличен от земного, является информативным методом и адекватно воспроизводит изменения биомеханических параметров локомоций в условиях измененной гравитационной нагрузки на опорно-двигательный аппарат.

Вторая гипотеза – при разгрузке опорно-двигательного аппарата человека методом вертикального вывешивания создается виртуальная среда, условия которой сопоставимы с пребыванием в среде с измененной силой тяжести. При этом справедливо ожидать увеличение допускаемых при реализации локомоций ошибок, и чем больше величина разгрузки, тем больше относительная величина ошибки.

Необходимость определения величины относительной ошибки кинематических характеристик локомоций обусловлена тем, что абсолютную ошибку изменения углов в суставах нижней конечности при разных уровнях гравитационной разгрузки нельзя сопоставить, поскольку чем больше разгрузка опорно-двигательного аппарата, тем меньше изменения амплитуды угловых перемещений в суставах (Шпаков и Воронов, 2017). Для расчета относительной ошибки  $\xi$  была предложена формула (6):

$$\xi = \int \frac{\sigma(t)dt}{\int (\alpha(t) - \alpha(\min)) dt}$$
(6)

где  $\sigma(t)$  – функция зависимости стандартного отклонения от времени начала шага;  $\sigma$  – угол в суставе; t – время двойного шага;

 $\alpha(\min)$  - минимальная величина угла в суставе.

Описание расчетов представлено на Рисунке 82. Величина стандартного отклонения за время двойного шага определялась в каждой *i*-ой точке траектории угла в суставе. При обработке данных анализировали характеристики 10-12 последовательных двойных шагов и переводили их абсолютную продолжительность из секунд в относительную, т.е. переходили к относительной

продолжительности двойного шага и принимали ее за 100%. В каждой *i*-ой точке значения полученных характеристик усредняли.



Расчет произведен на примере голеностопного сустава. Сверху – расчет площади между двумя кривыми  $(\alpha + \sigma)$  и  $(\alpha - \sigma)$ . Снизу – расчет площади, сверху ограниченной функцией угла в

суставе  $\alpha(t)$ , а снизу ограниченной минимальным углом в суставе  $\alpha(\min)$ . По оси ординат – величина угла в суставе в градусах, по оси – абсцисс – время двойного шага в процентах (относительная величина).

На рисунках серым цветом показана площадь вычисляемых величин.

Рисунок 82 – Расчет величины относительной ошибки изменения межзвенного угла в суставе в цикле двойного шага

Интеграл  $\int \sigma(t) dt$  – позволяет найти площадь между двумя кривыми  $(\alpha + \sigma)$ и ( $\alpha - \sigma$ ) и определить абсолютную погрешность за все время двойного шага. Интеграл  $\int (\alpha(t) - \alpha(\min)) dt$  позволяет определить площадь, сверху ограниченную функцией угла в суставе от времени  $\alpha(t)$ , а снизу ограниченную минимальным углом в суставе α(min). Таким образом, мы определяем абсолютный объем движения и вариативность движений в суставе. Этот объем изменяется в зависимости от величины разгрузки опорно-двигательного аппарата.

В Таблице 17 представлены отношения между относительными ошибками в суставах при ходьбе с различной гравитационной разгрузкой опорнодвигательного аппарата.

Таблица 17 – Соотношение между относительными ошибками в суставах при выполнении ходьбы с различной гравитационной разгрузкой опорнодвигательного аппарата

Сустав	€луна \$земля	Емарс €земля
Голеностопный	2,63	2,01
Коленный	1,89	1,43
Тазобедренный	1,94	1,72

Для всех исследуемых суставов наблюдается более высокая погрешность кинематических характеристик при разгрузке опорно-двигательного аппарата относительно таковых при отсутствии разгрузки, т.е. при 100% веса тела. Полученные результаты подтверждают выдвинутую нами гипотезу – чем больше величина разгрузки опорно-двигательного аппарата при ходьбе, тем меньше организм приспособлен к таким условиям. Справедливо предположить, что человек в условиях вертикального вывешивания будет воспринимать созданные условия виртуальной реальности как истинное изменение силы тяжести.

#### Обсуждение

Использование метода вертикального вывешивания применительно к моделированию биомеханических характеристик локомоций человека в различных гравитационных условиях является информативным методом и адекватно воспроизводит изменения биомеханических параметров локомоций. Выполнение локомоций в условиях вертикального вывешивания принимается человеком как выполнение локомоций в условиях изменённой силы тяжести с заданной величиной гравитационной разгрузки.

# 8.2 Биомеханические характеристики ходьбы при разгрузке опорно-двигательного аппарата до 17% и 38% веса тела

Электромиографические характеристики. Показатели амплитуды ЭМГ и электромиографические профили мышц голени в цикле двойного шага представлены на Рисунке 83.

Основная «работа» при постановке стопы на опору выполняется флексором голеностопного сустава *m. tibialis anterior*. Рост амплитуды ЭМГ *m. tibialis anterior* при постановке стопы обусловлен сгибанием в голеностопном суставе. При ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 38% веса тела амплитуда ЭМГ *m. tibialis anterior* достоверно уменьшается на 15% и на 25% при ходьбе с разгрузкой 17% веса тела по сравнению с нормальной ходьбой.

Амплитуда ЭМГ *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* при ходьбе в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата также снижается. Амплитуда ЭМГ *m. soleus* с разгрузкой 38% и 17% веса тела достоверно снижается на 17% и 48% относительно условий без вывешивания соответственно. При ходьбе со сниженной весовой нагрузкой наблюдалось почти 2-кратное снижение амплитуды ЭМГ *m. gastrocnemius medialis* по сравнению с нормальной ходьбой.

При переносе ноги происходит увеличение амплитуды ЭМГ флексора *m. tibialis anterior* и почти полное исчезновение ЭМГ-активности экстензоров *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis*. Амплитуда ЭМГ-активности *m. tibialis anterior* при переносе ноги при ходьбе с разгрузкой 38% превышает показатели ЭМГ-активности при нормальной ходьбе на 17% (p < 0,05), при ходьбе с разгрузкой 17% веса тела – на 14% (p < 0,05). ЭМГ-активность *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* в безопорном периоде шага при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата по сравнению с ходьбой нормальной существенно изменяется.



Слева – амплитуда ЭМГ в фазах двойного шага, справа профили ЭМГ-активности мышц. # – p < 0,05 достоверные различия амплитуды ЭМГ при Ходьбе-0,17G и Ходьбе-0,38G по сравнению с амплитудой ЭМГ при Ходьбе-1G (тест Вилкоксона). X – значения вне пределов межквартильного размаха.

Рисунок 83 – ЭМГ-активность мышц голени при ходьбе на беговой дорожке в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата

Показатели амплитуды ЭМГ и электромиографические профили мышц бедра в цикле двойного шага представлены на Рисунке 84.







При постановке стопы на опору при ходьбе со 100% веса тела основную «работу» выполняют *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris*. При ходьбе с разгрузкой ЭМГ-активность этих мышц снижается на 75% относительно ходьбы при 100%

веса тела. В остальных фазах двойного шага ЭМГ-активность *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* по сравнению с нормальной ходьбой не изменяется. Анализ профиля ЭМГ-активности *m. biceps femoris* в цикле двойного шага показывает существенные отличия от нормальной ходьбы.

Результаты расчета ЭМГ-стоимости работы мышц при ходьбе при нормальных условиях (100% веса тела) и при измененной внешней поддержке веса тела представлены в Таблице 18.

Таблица 18 – Электромиографическая стоимость работы мышц при ходьбе с различной весовой нагрузкой на опорно-двигательный аппарат

	Ходьба-1G	Ходьба-0,38G	Изменение относительно Ходьбы-1G, %	Ходьба-0,17G	Изменение относительно Ходьбы-1G %
TA	123,3 (97,6-142,9)	142,8 (112,6-165,8)	15,8	135,1 (113,9-161,2)	9,6
SOL	91,7 (74,6-95,8)	65,6 * (56,2-76,6)	-28,5	39,2 * (29,8-56,1)	-57,3
GM	99,3 (87,8-149,3)	59,6 * (50,4-85,9)	-40,0	36,8 * (31,4-70,1)	-62,9
VL	27,5 (25,8-42,4)	17,0 * (14,7-19,1)	-38,3	18,6 * (16,6-22,6)	-32,3
RF	20,8 (20,1-25,7)	18,9 * (17,2-20,1)	-9,1	17,4 * (16,5-19,0)	-16,2
BF	27,0 (25,3-35,7)	45,6 * (41,4-62,9)	68,8	66,4 * (56,5-76,4)	145,9

Примечания

2. \* - p < 0,05 относительно соответствующего значения ЭМГ-стоимости при Ходьбе-1G (тест Вилкоксона).

Результаты анализа ходьбы при различных уровнях разгрузки опорнодвигательного аппарата показывают разнонаправленность изменений ЭМГ-стоимости мышц-сгибателей и мышц-разгибателей нижних конечностей. Выявлена тенденция к увеличению ЭМГ-стоимости *m. tibialis anterior* и достоверное увеличение ЭМГ-стоимости *m. biceps femoris* во время ходьбы с разгрузкой 38% и 17% веса тела. ЭМГ-стоимость разгибателей *mm. soleus*, *gastrocnemius medialis, vastus lateralis* и *rectus femoris* при ходьбе с разгрузкой

<sup>1.</sup> Данные представлены: Me (Q25-Q75).

опорно-двигательного аппарата достоверно снижалась по сравнению с показателями при нормальной ходьбе (р < 0,05).

*Кинематические характеристики* суставов нижних конечностей представлены на Рисунке 85 и в Таблице 19.



Рисунок 85 – Кинематические профили суставов при нормальной ходьбе и ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 38% и 17% веса тела

При ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата угол в тазобедренном суставе при постановке стопы достоверно увеличивался по сравнению с нормальной ходьбой. Во время отталкивания происходило уменьшение угла в тазобедренном суставе, причем наиболее выраженное при ходьбе с разгрузкой до 17% веса тела. Перенос ноги выполнялся с увеличением амплитуды угловых перемещений в тазобедренном суставе, которое было достоверно при обоих уровнях разгрузки.

	Ходьба-1G	Ходьба-0,38G	Ходьба-0,17G				
ТАЗОБЕДРЕННЫЙ СУСТАВ							
	156	162 *	163 *				
Постановка стопы	(152-158)	(161-164)	(161-165)				
Отталкирацие	188	182 *	177 *				
Опалкиванис	(187-189)	(179-183)	(173-181)				
Перенос ноги	153	160 *	162 *				
переное ноги	(152-155)	(158-162)	(161-163)				
	КОЛЕННЫ	Й СУСТАВ					
	167	169	166				
Постановка стопы	(165-170)	(168-170)	(163-168)				
	155 (	137 *	134 *				
Отталкивание	154-159)	(133-140)	(127-136)				
Параная наги	110	121 *	126 *				
Перенос ноги	(108-113)	(117-126)	(123-132)				
	ГОЛЕНОСТОП	НЫЙ СУСТАВ					
	107	102 *	102 *				
Постановка стопы	(104-110)	(100-108)	(98-108)				
	114	121 *	114				
Отталкивание	(111-117)	(116-123)	(107-118)				
	105	101 *	99 *				
перенос ноги	(102-108)	(98-104)	(97-103)				

Таблица 19 – Кинематические характеристики при нормальной ходьбе и ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 38% и 17% веса тела

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

2. \* - p < 0,05 относительно соответствующего значения угла в суставе при Ходьбе-1G (тест Вилкоксона).

В коленном суставе при постановке стопы изменений кинематических характеристик при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата не было выявлено. Наряду с этим, разгрузка опорно-двигательного аппарата обусловливала уменьшение разгибания при отталкивании и переносе ноги по сравнению с ходьбой при 100% веса тела (р < 0,05). Изменения амплитуды угловых перемещений голеностопного сустава во время ходьбы со сниженной внешней поддержкой веса тела характеризовались уменьшением суставного угла при постановке стопы и переносе ноги, увеличением во время отталкивания.

В целом изменения кинематических характеристик ходьбы при разгрузке опорно-двигательного аппарата показали следующую закономерность: изменение стратегии постановки стопы на опору за счет увеличения разгибания тазобедренного и уменьшения сгибания голеностопного сустава, снижение эффективности отталкивания вследствие уменьшения амплитуды в тазобедренном и коленном суставах, а также изменение кинематики суставов при переносе ноги.

Пространственно-временные характеристики и опорные реакции ходьбы с разгрузкой опорно-двигательного аппарата представлены в Таблице 20. Время и длина двойного шага при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 38% и 17% веса тела не изменялись. Время одиночной опоры также имело тенденцию к некоторому уменьшению. При этом время двойной опоры при 38% и 17% веса тела по сравнению с нормальной ходьбой сократилось в два раза (р < 0,05). При разгрузке опорно-двигательного аппарата происходило изменение соотношения опорного и безопорного периодов двойного шага до 55:45 (ходьба с 38% веса тела) и до 54:46 (ходьба с 17% веса тела), которое при нормальной ходьбе составляло 65:35.

ПОКАЗАТЕЛИ	Ходьба-1G	Ходьба-0,38G	Ходьба-0,17G				
ХАРАКТЕРИСТИКИ ДВОЙНОГО ШАГА							
	1,35	1,37	1,34				
Время двойного шага, с	(1,28-1,42)	(1,31-1,39)	(1,30-1,42)				
	121,0	122,8	128,6				
Длина двойного шага, см	(115,1-129,8)	(117,0-127,6)	(122,3-135,3)				
	0,88	0,77	0,73				
Время одиночной опоры, с	(0,78-0,95)	(0,72-0,81)	(0,70-0,77)				
	0,19	0,10 *	0,10 *				
Время двойной опоры, с	(0,15-0,21)	(0,09-0,13)	(0,09-0,14)				
Соотношение ОПОРА:МАХ, %	65:35	55:45	54:46				
OI	ІОРНЫЕ РЕАКЦИ	ИИ					
Первый пик опорной реакции,	100,3	109,0	204,6 *				
% веса тела	(96,3-111,5)	(104,7-113,6)	(189,6-217,9)				
Второй пик опорной реакции,	74,9	85,6	157,0 *				
% веса тела	(71,2-77,6)	(82,2-88,9)	(151,0-162,1)				
КОНТАКТ СТОП	Ы С ОПОРНОЙ П	ЮВЕРХНОСТЬЮ					
Индекс нарастания силы при	3766,9	2126,8	2020,8				
постановке стопы, у.е.	(3601,0-3810,3)	(2089,0-2167,8)	(1976,1-2089,0)				
Индекс снижения силы во время	1635,7	484,8	379,5				
отталкивания, у.е.	(1598,5-1666,8)	(466,0-501,0)	(387,8-401,5)				

Таблица 20 – Пространственно-временные характеристики и опорные реакции при нормальной ходьбе и при разгрузке опорно-двигательного аппарата

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

2. \* - p < 0,05 относительно соответствующего значения при Ходьбе-1G (тест Вилкоксона).

Опорные реакции – амплитуда первого пика и второго пика реакции опоры увеличились почти на 200% по сравнению с нормальной ходьбой. Это довольно неожиданный результат, т.к. логично было бы ожидать при снижении гравитационной (весовой) нагрузки и снижение опорных реакций при ходьбе. Причиной этого является «ударная» постановка стопы на опору и увеличение скорости снижение общего центра масс тела после завершения отталкивания.

Показатели, характеризующие контакт стопы с опорной поверхностью, изменялись параллельно с уменьшением гравитационной нагрузки на опорнодвигательный аппарат. Снижение индекса нарастания силы при постановке стопы на опору указывает на более медленную постановку стопы, а уменьшение индекса снижения силы при отталкивании свидетельствует о снижении скорости выполнения отталкивания.

Анализ фазовых траекторий в суставах позволил выявить наличие разных стратегий реализации локомоций при разгрузке опорно-двигательного аппарата. На Рисунке 86 представлены фазовые траектории, характеризующие движения в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах.

Подобные фазовые траектории были характерны для 11 из 15 испытуемых (Группа-1). Для всех фазовых траекторий, кроме голеностопного сустава, наблюдалось последовательное уменьшение площади фазовой траектории с увеличением разгрузки опорно-двигательного аппарата. Для того, чтобы компенсировать эти изменения, происходит перераспределение двигательных функций на голеностопный сустав. В результате с увеличением разгрузки площади фазовых траекторий с



Зеленый цвет – фазовые траектории при 100%, красный – при 38% веса тела, серый – при 17% веса тела.

- Пяточный контакт постановка стопы на опору (первый пик опорной реакции);
- Полный контакт подошвенной поверхности стопы с опорной поверхностью;
- Момент «вертикали»;
- 🔺 Момент отрыва пятки от опоры (начало отталкивания);
- 🕂 Момент отрыва стопы, завершение отталкивания (второй пик опорной реакции);
- Момент прохождения стопы маховой ноги в плоскости опорной ноги;
- Пяточный контакт при постановке стопы на опору (начало следующего шага).

Рисунок 86 – Фазовые траектории суставов при ходьбе на беговой дорожке с различной весовой нагрузкой на опорно-двигательный аппарат (Группа-1)

Отличительной особенностью движений в коленном суставе является наличие фазы «амортизации» – сгибание коленного сустава в начале двойного шага (10-15% времени двойного шага), когда вес тела полностью переносится на опорную ногу. При нормальной ходьбе у всех испытуемых наблюдалась небольшая петля на участке от постановки стопы до момента «вертикали» в фазе срединной опоры. При разгрузке опорно-двигательного аппарата петля исчезала. При ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата в фазе «амортизации» сгибания коленного сустава не происходило вследствие снижения веса тела.

На Рисунке 87 представлены фазовые траектории в суставах нижних конечностей, характерные для 4-х испытуемых, составивших Группу-2. Происходило смещение фазовых траекторий с тенденцией уменьшения углов и

угловых скоростей в тазобедренном и голеностопном суставах. Такая стратегия реализации локомоций может быть объяснена тем фактом, что испытуемые Группы-2 полностью полагались на систему поддержки веса тела и принимали полусогнутую позу.



Обозначения – см. Рисунок 86.

Рисунок 87 – Фазовые траектории суставов при ходьбе на беговой дорожке с различной весовой нагрузкой на опорно-двигательный аппарат (Группа-2)

При ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 38% веса тела относительные изменения площади фазовой траектории для тазобедренного и коленного суставов составили  $52,7\pm8,9$  у.е. и  $54,4\pm8,5$  у.е. соответственно (Таблица 21). В голеностопном суставе относительные изменения площади фазовой траектории при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 38% веса тела составляло  $130,1\pm32,0$  у.е. Это подтверждает вывод о том, что при локомоторной стратегии реализации локомоций в Группе-1 происходит перенос двигательных функций на голеностопный сустав при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательных функций на голеностопный сустав при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательных функций на голеностопный сустав при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательных функций на голеностопный сустав при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательных функций на голеностопный сустав при ходьбе с разгрузкой опорно-

Величина разгрузки, % веса тела	ТАЗОБЕДРЕННЫЙ	КОЛЕННЫЙ	ГОЛЕНОСТОПНЫЙ
38% веса тела	52,7±8,9	54,4±8,5	130,1±32,0
17% веса тела	33,2±7,3	35,4±8,9	90,3±20,0

Таблица 21 — Площади фазовых траекторий в Группе-1 при нормальной ходьбе и ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 38% и 17% веса тела  $F_i^{\pm}(k)$ 

Аналогичное совпадение наблюдалось при ходьбе с разгрузкой опорнодвигательного аппарата до 17% веса тела. Изменение для тазобедренного сустава составило 33,2±7,3 у.е., для коленного – 35,4±8,9 у.е., для голеностопного – 90,3±20,0 у.е.

## Обсуждение

опорно-двигательного Разгрузка аппарата методом вертикального вывешивания существенно изменяет моторный паттерн ходьбы человека. Это, в первую очередь, проявляется в изменениях профилей ЭМГ-активности мышц нижних конечностей в цикле двойного шага, что особенно заметно на примере разгибателей голеностопного сустава m. soleus и m. gastrocnemius medialis. ЭМГ-активность этих мышц претерпела наибольшие изменения при ходьбе с 38% 17% разгрузкой опорно-двигательного аппарата до И веса тела. Характеристики ЭМГ-активности сгибателя голеностопного сустава m. tibialis anterior изменялись по-другому. В отличие от m. soleus и m. gastrocnemius medialis, амплитуда ЭМГ m. tibialis anterior как при постановке стопы, так и при переносе ноги достоверно увеличивалась при всех уровня разгрузки.

Отличительной особенностью мышц передней поверхности бедра при ходьбе в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата от нормальной ходьбы являлось достоверное снижение ЭМГ-активности *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* при постановке стопы в начале шага. При нормальной ходьбе амплитуда ЭМГ-активность *m. biceps femoris* после постановки стопы плавно снижалась к середине опорного периода. При ходьбе с разгрузкой до 38% и 17% веса тела ЭМГ-активность *m. biceps femoris* возрастала после контакта стопы с опорой и снижалась только к завершению опорного периода, когда ее участие в стабилизации тазобедренного сустава становилось меньше.

Кинематические характеристики тазобедренного и коленного суставов при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата отражали снижение эффективности отталкивания по сравнению с ходьбой при 100% веса тела, поскольку при отталкивании происходило неполное разгибание толчковой ноги. Возможно, это являлось также «приспособительной» перестройкой к непривычной для человека ходьбе в условиях вывешивания. Уменьшение разгибания коленного сустава при переносе ноги и увеличение сгибания в голеностопном суставе для обеспечения подъема стопы над опорной поверхностью также являлось следствием перестройки «внешней» структуры локомоций. Следует отметить, что аналогичные изменения кинематических характеристик голеностопного сустава были показаны при обследовании космонавтов и астронавтов после длительных (Miller al., 2010) и в клинической практике космических полетов et (Barrett et al., 2010; Fischer and Wolf, 2015; Alcock et al., 2016).

Сравнительный анализ фазовых траекторий суставов разделил испытуемых на две группы. Для первой группы была характерна стратегия реализации локомоций, при которой уменьшаются вариации углов и угловых скоростей, уменьшаются площади фазовых траекторий тазобедренного и коленного суставов пропорционально величине разгрузки опорно-двигательного аппарата. В голеностопном суставе с увеличением разгрузки опорно-двигательного аппарата вариативность кинематических характеристик возрастала. Это, по-видимому, связано с тем, что таким образом в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата компенсируется объем движений в тазобедренном и коленном суставах. Такого же мнения придерживаются авторы, которые изучали прыжковые упражнения при разных гравитационных условиях (Cowburn et al., 2010). Они также пришли к выводу, что при выполнении прыжков в измененных гравитационных условиях наблюдаются две различные стратегии, позволяющие справиться с увеличением сил реакции опоры по мере увеличения силы тяжести. Гипогравитация была связана с доминирующей стратегией голеностопного сустава

с увеличенным диапазоном движений и чистым моментом подошвенных сгибателей, а прямая мышца бедра вносила основной вклад в силу четырехглавой мышцы. При нагрузке 1G все три сустава имели увеличенный диапазон движений и чистые разгибательные моменты по сравнению с 0,5G.

Для второй стратегии реализации локомоций было характерно уменьшение межзвенных углов в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах. Как следствие этого – поза при ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата принимала «пригибной» характер. Такая поза не является стабильной с точки зрения эффективности ходьбы в данных условиях, поскольку возникают ограничения в движении и, как следствие, нарушается правильная техника ходьбы. Все эти изменения отражены в изменениях фазовых траекторий. При снижении весовой нагрузки до 17% от веса тела фазовая траектория смещается в сторону меньших величин суставных углов.

Результаты исследования биомеханических особенностей ходьбы указывают на сохранение кинематических характеристик ходьбы, даже при значительной разгрузке до 17% веса тела. Поддержание заданной скорости ходьбы с использованием кинематики, близкой к нормальной, при разгрузке достигается за счет адаптации паттернов мышечной активности. Сходные с нашими результаты получила группа авторов, которая исследовала характеристики ходьбы также при разгрузке веса тела практически в одно время с нами (Awai et al., 2017). Они установили, что необходимое движение для поддержания скорости достигалось не за счет увеличения активности икроножных мышц при отталкивании, а за счет повышенной активности двуглавой мышцы бедра во время опорного периода двойного шага. Эти результаты в полной мере согласуются в нашими – мы получили значительное снижение ЭМГ-активности *m. gastrocnemius medialis* при отталкивании и увеличение ЭМГ-активности *biceps femoris*.

Таким образом, разгрузка опорно-двигательного аппарата методом вертикального вывешивания до 38% и 17% веса тела изменяет моторный паттерн ходьбы человека, что отражается на форме профилей ЭМГ-активности мышц в цикле двойного шага. Разгрузка опорно-двигательного аппарата до 38% и

17% веса тела обусловливает изменения как величины амплитуды ЭМГ, так и максимальной и минимальной активности мышц в цикле двойного шага, приводит к значительным изменениям кинематических характеристик ходьбы, а также изменениям опорных реакций и временных параметров ходьбы.

# 8.3 Биомеханические характеристики циклических локомоций низкой и высокой интенсивности (ходьба, бег) при разгрузке опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела

Пространственно-временные характеристики и опорные реакции ходьбы и

бега при разгрузке опорно-двигательного аппарата представлены в Таблице 22.

Таблица 22 – Пространственно-временные характеристики и опорные локомоций при 100% веса и с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела

Показатели	Ходьба-100%	Ходьба-70%	Бег-100%	Бег-70%
Вес тела, кг	77,7	54,0	77,7	54,0
	(73,4-81,2)	(52,1-57,7)	(73,4-81,2)	(52,1-57,7)
XAP	АКТЕРИСТИКИ	4 ДВОЙНОГО I	ΠΑΓΑ	
Время двойного шага, с	1,11	1,07	0,74	0,78 *
	(1,09-1,13)	(1,04-1,19)	(0,72-0,78)	(0,74-0,80)
Длина двойного шага, см	138,6	132,9	201,3	219,6 *
	(134,3-140,3)	(129,5-149,1)	(195,6-214,7)	(203,9-231,2)
Время одиночной опоры, с	0,72	0,67 *	0,33	0,32 *
	(0,72-0,74)	(0,63-0,72)	(0,32-0,35)	(0,30-0,34)
Время двойной опоры, с	0,16	0,12 *		
	(0,15-0,16)	(0,11-0,13)	-	-
База шага, см	12,9	14,4	8,5	10,1 *
	(11,8-14,2)	(12,9-15,4)	(6,9-9,2)	(8,3-11,5)
Отношение ОПОРА:МАХ, %	65:35	62:38	45:55	40:60
	ОПОРНЫН	Е РЕАКЦИИ		
Первый пик опорной	111,8	115,2	209,2	195,2
реакции, % веса тела	(109,0-114,9)	(111,9-123,6)	(188,2-215,8)	(182,3-208,5)
Второго пик опорной	81,3	73,7 *	187,4	168,2 *
реакции, % веса тела	(78,1-83,9)	(68,0-78,3)	(172,1-200,8)	(152,5-184,0)
КОНТАКТ	СТОПЫ С ОП	ОРНОЙ ПОВЕР	ХНОСТЬЮ	
Индекс нарастания силы при	6022	6515	14718	100/2 *
постановке стопы, у.е.	(5422,6500)	(5865, 7320)	(12141-	(14020, 20846)
	(3422-0300)	(3803-7329)	16834)	(14920-20040)
Индекс снижения силы во	4602	1268 *	11141	7374 *
время отталкивания, у.е.	(4322-4951)	(1075-1881)	(8862-11725)	(6088-8460)

Примечания

1. Данные представлены: Me (Q25-Q75).

2. \* - p < 0,05 достоверность различий относительно параметров при 100% веса тела (тест Вилкоксона).

Сравнительный анализ ходьбы при 100% и 70% веса тела выявил изменения временных характеристик: уменьшение времени одиночной опоры и увеличение времени двойной опоры (р < 0,05). Это же отражено и в соотношении периода

опоры и периода маха. Индекс нарастания силы при постановке стопы при ходьбе с 70% веса тела увеличивался относительно ходьбы при 100% веса тела. Опорные реакции во время отталкивания (второй пик реакции поры, индекс снижения силы во время отталкивания) достоверно снижались (р < 0,05), что указывало на снижение эффективности отталкивания при выполнении ходьбы в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата.

При беге с разгрузкой до 70% веса тела достоверно увеличились время, длина и базы шага (p < 0,05). Величины опорных реакций как при постановке стопы, так и при отталкивании снижались. Вместе с тем увеличение индекса нарастания силы при постановке стопы указывало на более быструю постановку стопы на опору, а уменьшение индекса снижения силы при отталкивании свидетельствовало о снижении скорости выполнения отталкивания.

Соотношение опорного и безопорного периодов двойного шага при разгрузке опорно-двигательного аппарата изменялось как при ходьбе, так и при беге – наблюдалось уменьшение опорного и увеличение безопорного периодов.

Кинематические характеристики. Результаты анализа кинематических характеристик ходьбы и бега представлены в Таблице 23 и на Рисунке 88. Как показывают результаты, разгрузка опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела минимально влияла на изменения кинематических профилей суставов ног при ходьбе со скоростью 4,5 км/ч (Рисунок 89). Кинематические характеристики локомоций достоверно отличались при переносе ноги – одновременное уменьшение сгибания в тазобедренном и коленном суставах компенсировалось увеличением разгибания голеностопного сустава во время отталкивания.

При беге с разгрузкой до 70% веса тела достоверно увеличивалась амплитуда угловых перемещений в тазобедренном суставе при постановке стопы и переносе ноги. Во время отталкивания каких-либо изменений амплитуды угловых перемещений в тазобедренном сустав при беге с 70% веса тела выявлено не было. В коленном суставе амплитуда угловых перемещений достоверно увеличивалась только при переносе ноги. Кинематические характеристики голеностопного сустава при беге с разгрузкой 70% веса тела не изменялись относительно бега со 100% веса тела.

Таблица 23 –	Кинематические	характеристики	локомоций	при	100%	веса	И	c
разгрузкой до '	70% веса тела							

РЕЗУЛЬТАТЫ БИОМЕХАНИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ХОДЬБЫ						
	Постанов	ка стопы	Отталк	ивание	Перено	с ноги
Сустав	Ходьба	Ходьба	Ходьба	Ходьба	Ходьба	Ходьба
	100%	70%	100%	70%	100%	70%
TEC	156	161 *	192	191	158	162 *
IDC	(154-157)	(157-163)	(190-194)	(189-192)	(155-159)	(161-165)
КС	171	171	156	150 *	113	119 *
ĸĊ	(167-173)	(170-174)	(154-158)	(144-154)	(109-115)	(116-121)
ГС	110	108	115	122 *	109	107
IC	(106-111)	(105-110)	(112-117)	(117-128)	(105-110)	(104-110)
	РЕЗУЛЬ	ТАТЫ БИОІ	МЕХАНИЧЕС	СКОГО АНАЛ	ИЗА БЕГА	
Cryanan	Постанов	ка стопы	Отталк	ивание	Перено	с ноги
Сустав	Бег-100	Бег-70	Бег-100	Бег-70	Бег-100	Бег-70
TEC	155	158	195	196	152	160 *
IDC	(152-158)	(156-160)	(193-198)	(194-197)	(149-156)	(156-162)
КС	154	158	143	142	91	103 *
ĸĊ	(152-157)	(157-161)	(142-146)	(139-145)	(83-98)	(95-107)
ГС	100	100	126	129	103	102

Примечания

ΓС

1. Данные представлены: Ме (Q25-Q75).

(97-103)

2. \* - р < 0,05 достоверность различий относительно параметров при 100% веса тела (тест Вилкоксона).

(126 - 134)

(121-127)

(97-104)

(95-105)

3. ТБС – тазобедренный сустав; КС – коленный сустав; ГС – голеностопный сустав.

(94-102)



А и Г – тазобедренный сустав, Б и Д – коленный сустав, В и Е – голеностопный сустава.

Рисунок 89 – Кинематические профили суставов при локомоциях со 100% и 70% веса тела

Высота подъема стопы над опорой при локомоциях человека является показателем, с помощью которого можно охарактеризовать изменения характеристик ходьбы в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата (Nigg, 2001; Ivanenko et al., 2002; Miller et al., 2010; Simonsen, 2014). При локомоциях со 100% веса тела высота подъема стопы при ходьбе составляла 36,4 (31,6-46,2) мм, при беге – 60,8 (48,6-85,4) мм (Рисунок 90). При локомоциях с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела происходило достоверное снижение высоты подъема стопы над опорной поверхностью до 30,1 (24,1-37,1) мм при ходьбе и до 45,3 (37,4-72,3) мм при беге.



Рисунок 90 – Высота подъема стопы при локомоциях со 100% и 70% веса тела

Электромиографические характеристики. В предыдущем разделе диссертации было показано, что при разгрузке опорно-двигательного аппарата до 38% и 17% веса тела происходят изменения ЭМГ-активности мышц голени и бедра в цикле двойного шага. Аналогичный анализ электромиографических профилей мышц голени и бедра был выполнен для локомоций со 100% и 70% веса тела (Рисунок 91).





Рисунок 91 – Профили ЭМГ-активности мышц при локомоциях со 100% и 70% веса тела

ЭМГ-активность при ходьбе. Анализ профилей ЭМГ-активности ходьбы с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела выявил снижение ЭМГ-активности *m. soleus* и *m. gastrocnemius medialis* в опорном периоде двойного шага, когда эти мышцы принимают участие в разгибании голеностопного сустава. ЭМГ-активность *m. vastus lateralis* и *m. rectus femoris* снижалась в самом начале шага, что связано с уменьшением «работы» мышц по разгибанию коленного сустава и поддержанию веса тела. Увеличение ЭМГ-активности *m. biceps femoris* при ходьбе с разгрузкой до 70% веса тела происходило при постановке стопы на опору. При ходьбе с разгрузкой опорно-двигательного аппарата сила отталкивания мышц не изменялась (вес тела уменьшился на 30%, а пик вертикальной составляющей реакции опоры практически на изменился). Следовательно, чтобы выполнять ходьбу со скоростью 4,5 км/час необходимо дополнительно снизить скорость перемещения ОЦМТ при постановке стопы на опору. Наряду с этим увеличение ЭМГ-активности *m. biceps femoris* было связано со стабилизацией тазобедренного сустава в опорном периоде шага.

ЭМГ-активность при беге. Изменения ЭМГ-активности при беге с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела соответствовали изменениям при ходьбе и отличались только бо́льшей величиной амплитуды ЭМГ, которая является следствием возросшей нагрузки на мышечный аппарат при увеличении скорости локомоций.

Электромиографическая стоимость локомоций. При локомоциях с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела происходило значительное снижение ЭМГ-стоимости работы мышц голени и бедра (Таблица 24). При ходьбе наиболее выражено было снижение ЭМГ-стоимости работы *mm. soleus, gastrocnemius medialis, vastus lateralis.* ЭМГ-стоимость *m. biceps femoris* увеличивалась при ходьбе, что связано со значительным увеличением ЭМГ-активности этой мышцы в начале опорного периода и снижалась во время бега, что обусловлено снижением ЭМГ-активности при переносе ноги. Во время бега достоверно (p < 0,05) снижалась ЭМГ-стоимость *mm. soleus, vastus lateralis, rectus femoris.* 

	БИОМЕХАНИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ			БИОМЕХАНИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ			
Menuro	ХОДЬБЫ			<b>Б</b> ΕΓΑ			
мышца	100%	70%	%	100%	70%	%	
	веса тела	веса тела	изменений	веса тела	веса тела	изменений	
ТА	108,4	91,6	15 5	150,8	133,9	11.2	
IA	(95,4-125,1)	(85,0-109,6)	-13,5	(133,8-179,1)	(124,2-154,7)	-11,3	
SOI	95,7	74,8 *	21.0	104,1	90,5 *	12.1	
SOL	(85,0-102,5)	(63,1-93,1)	-21,8	(96,7-121,1)	(73,0-101,8)	-13,1	
CM	100,4	82,8 *	175	112,9	104,1	7 0	
GM	(92,4-110,9)	(65,9-88,6)	-17,5	(100,3-125,8)	(97,3-117,1)	-7,8	
VI	32,3	24,3 *	24.9	58,3	34,6 *	40.7	
V L	(27,6-35,0)	(21,2-25,6)	-24,8	(49,5-69,7)	(32,0-49,7)	-40,7	
DE	23,3	19,4	16.9	37,3	24,0 *	25.5	
КГ	(21,3-25,6)	(18,0-23,8)	-10,8	(32,2-49,4)	(19,8-26,8)	-35,5	
DE	37,6	40,8	.0.5	71,1	56,1 *	21.1	
BF	(34,4-44,2)	(36,5-54,1)	+8,5	(61,5-81,1)	(52,5-66,5)	-21,1	

Таблица 24 – ЭМГ-стоимость работы мышц голени и бедра при локомоциях со 100% и 70% веса тела

Примечания

1. Данные представлены: Ме (Q25-Q75).

2. \* - p < 0,05 относительно соответствующего значения ЭМГ-стоимости при локомоциях с нагрузкой 100% веса тела (тест Вилкоксона).

На Рисунке 92 приведены расчеты суммарной ЭМГ-стоимости работы исследуемых мышц. Расчёты ЭМГ-стоимости работы мышц голени и мышц бедра были выполнены с целью оценки вклада этих мышечных групп во время ходьбы и бега. Суммарная ЭМГ-стоимость работы мышц голени при ходьбе составляла 77%, мышц бедра – 23%. Разгрузка опорно-двигательного аппарата приводила к снижению вклада мышечных групп голени до 73% и увеличению вклада мышц бедра до 27%.

При беге без разгрузки опорно-двигательного аппарата вклад мышечных групп голени составлял 68%, мышц бедра – 32%. При выполнении бега с разгрузкой опорно-двигательного аппарата до 70% веса тела суммарная ЭМГ-стоимость работы мышц голени увеличивалась до 73%, при этом вклад мышц бедра снижался до 27%.



Рисунок 92 – Суммарная ЭМГ-стоимость работы мышечных групп голени и бедра при локомоциях со 100% и 70% веса тела

Ведущими мышечными группами, как при ходьбе, так и при беге являлись мышцы голени. Это утверждение справедливо как для нормальных условий выполнения локомоций (при 100% веса тела), так и при локомоциях с разгрузкой опорно-двигательного аппарата.

## Обсуждение

Устранение гравитации преобразуется в ряд факторов, важных для функционирования двигательной системы в целом. Такими факторами, в первую очередь являются: изменение функции афферентных проприоцептивных систем и изменение биомеханики движений (Kozlovskaya et al., 1986; Tischler and Slentz, 1995; Козловская, 2017). Результаты нашего исследования показали, что выполнение циклических локомоций в условиях разгрузки опорно-двигательного

аппарата до 70% веса тела сопровождается существенными изменениями биомеханических характеристик движений.

Подтверждением этому являются результаты нашей работы, а также результаты исследований, выполненных в многочисленных как наземных экспериментах (Lewek, 2011; Sylos-Labini et al., 2014; Шпаков и Воронов, 2017; Stockland et al., 2019; MacLean and Ferris, 2021; Santos et al., 2023; De Martino et al., 2023), так и во время длительных космических полетов, в условиях которых имеется возможность создавать величину осевой нагрузки с использованием системы притяга бортовой беговой дорожки БД-2 (Фомина и др., 2017, 2018).

Анализ пространственно-временных характеристик и опорных реакций локомоций выявил изменения почти всего комплекса исследуемых параметров. Снижение величины опорной реакции второго пика, т.е. во время отталкивания, подчинялся линейному характеру изменений опорных реакций при разгрузке опорно-двигательного аппарата: «уменьшение» веса тела снижает величину давления на опору. Величина опорной реакции первого пика имела нелинейные изменения. При локомоциях с разгрузкой до 70% веса тела имелась тенденция к увеличению опорной реакции при постановке стопы. Следуя этой зависимости, изменялись индексы нарастания и снижения силы при контакте стопы с опорной поверхностью – увеличение при постановке и значительное снижение при отталкивании. Эти результаты можно сопоставить с результатами исследования J.K. De Witt и L.L. Ploutz-Snyder (2014) в условиях реального космического полета. Результаты этой работы, выполненной на борту МКС, свидетельствовали о снижении пиковой ударной нагрузки при скорости бега 9,7 км/ч и величине притяга на беговой дорожке в пределах 25% по сравнению с 1G. Аналогичные результаты были получены в работах других авторов, которые исследовали влияние различных уровней разгрузки веса тела при локомоциях на беговой дорожке (Lewek, 2011; Fischer and Wolf, 2018). При ходьбе база шага не зависит от опорной нагрузки и, в связи с увеличением высоты подъема ОЦМТ при беге, достоверно увеличивалась,
что способствовало сохранению вертикальной устойчивости тела во время локомоций в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата.

Кинематические характеристики локомоций при разгрузке опорнодвигательного аппарата практически не отличались от характеристик ходьбы и бега при 100% веса тела. В целом изменения амплитуды угловых перемещений в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах указывали на «сгибательный» характер позы при локомоциях. В условиях разгрузки до 70% веса тела уменьшение углов в суставах являлось отражением флексорной установки позы при локомоциях.

Высота подъема стопы над опорой по мнению ряда авторов является важным параметром и находится под постоянным контролем ЦНС, чтобы избегать спотыканий и падений, а минимальное расстояние от носка ноги до опорной поверхности при переносе ноги зависит от скорости локомоций и составляет 15-20 мм (Winter, 1992; Schulz, 2011; Byju et al., 2023; Avalos and Rosenblatt, 2024). Согласно нашим результатам, высота подъема стопы у испытуемых была несколько выше –  $36,4\pm3,1$  мм и  $60,8\pm9,4$  мм при ходьбе и беге соответственно. При ходьбе и беге с разгрузкой опорно-двигательного аппарата высота подъема стопы снижалась одинаково – около 15% по сравнению с локомоциями при 100% веса тела. Траектория движений стопы при переносе ноги и её точная и правильная постановка на опорную поверхность важны как для обеспечения равновесия, так и для стабильности локомоций. Можно предположить, что именно высота подъема как ЦНС, показатель подконтрольный является триггером стопы. ДЛЯ регулирования, наряду с ЭМГ-активностью, кинематических характеристик суставов нижних конечностей при локомоциях в условиях разгрузки опорнодвигательного аппарата.

ЭМГ-активность мышц нижних конечностей, как отражение «внутренней» структуры локомоций (Матвеев, 1991; Cappellini et al., 2006), сопоставима с изменениями кинематических характеристик. При разгрузке опорно-двигательного аппарата ЭМГ-активность мышц голени и бедра снижалась. Во время ходьбы это было не столь явно выражено, за исключением *m. gastrocnemius medialis*, снижение

ЭМГ-активности которой при отталкивании отражало изменения и опорной реакции (за счет уменьшения силы отталкивания), и изменения углов коленного и голеностопного суставов наряду с уменьшением высоты подъема стопы. При ходьбе с разгрузкой до 70% веса тела возрастала активность *m. biceps femoris* в периоде опоры, что обусловлено участием этой мышцы в стабилизации тазобедренного сустава (Hansen, 2017).

На нижней конечности человека одновременно более 30 мышц с разным уровнем активности вовлечены в работу при ходьбе или беге. Но несколько так называемых «основных» мышц, например сгибателей и разгибателей суставов, составляют ядро локомоторной функции (Winter, 1992). Анализ ЭМГ-стоимости как отдельно каждой из исследованных мышц, так и суммарной ЭМГ-стоимости для мышечных групп голени и бедра позволил подтвердить наше предположение о ведущей роли мышц голени в реализации ходьбы и бега. Несмотря на значительные различия в анатомических размерах мышечных групп голени и бедра (Воронов, 2003), именно мышцы голени выполняли основную «работу» при локомоциях как в нормальных условиях, так и в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата. Вклад мышц голени в осуществление ходьбы и бега 3-кратно превосходит вклад мышц бедра. Следует отметить, что при разгрузке опорнодвигательного аппарата до 70% веса тела происходило незначительное перераспределение ЭМГ-стоимости, а соответственно, и изменение вклада в осуществление локомоций между мышечными группами голени и бедра.

#### Резюме к Главе 8

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что снижение весовой нагрузки на опорно-двигательный аппарат обусловливает изменения в мышечном аппарате нижних конечностей. Биомеханический анализ локомоций в условиях разгрузки опорно-двигательного аппарата человека позволил получить результаты, интересные специалистам по профилактике неблагоприятных эффектов невесомости в условиях длительных космических полетов, профилактике травм и нервно-мышечных заболеваний. В частности, хотелось бы отметить величину локомоций, особенно ЭМГ-стоимости бега, при снижения разгрузке опорно-двигательного аппарата. Вполне вероятно, что эффективность локомоторных тренировок космонавтов во время длительных экспедиций на МКС можно повысить, регистрируя и анализируя показатели ЭМГ-стоимости во время выполняемых космонавтами регулярных тренировок и тестовых упражнений на беговой дорожке. При этом следует вносить корректировки не только в режим осевой нагрузки, но и в физиологические показатели эффективности тренировок.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диссертационная работа направлена на комплексное изучение адаптационных перестроек опорно-двигательного аппарата человека при гравитационной разгрузке. Для решения выбранного направления, поставленной цели и задач исследования потребовалось провести шесть блоков исследований.

Первый блок исследований был посвящен оценке влияния длительных космических полетов на характеристики ходьбы космонавтов, а также влиянию объема и интенсивности выполняемых ими физических тренировок на борту Международной космической станции на динамику восстановления ходьбы в послеполетном периоде.

Второй блок составило изучение состояния опорно-двигательного аппарата экспериментах с антиортостатической гипокинезией различной В продолжительности (3 суток и 21 сутки). Состояние опорно-двигательного аппарата оценивали по результатам анализа биомеханических характеристик ходьбы, быстрой медленной И скоростно-силового тестирования мышц-разгибателей коленного сустава и электромиографических характеристик мышц нижних конечностей при выполнении велоэргометрического теста.

Основу *третьего блока* исследований составляло изучение влияния 5-суточной «сухой» иммерсии на скоростно-силовые проявления мышц-разгибателей коленного сустава.

Четвертый блок включал исследования биомеханических характеристик опорно-двигательного аппарата при моделировании физиологических эффектов лунной гравитации. В качестве экспериментального воздействия использовали модель ортостатической гипокинезии различной продолжительности (7 суток и 14 суток).

В *пятом блоке* конкретной целью исследований являлось изучение биомеханических характеристик ходьбы и скоростно-силовых возможностей

человека до и после наземного последовательного анти- и ортостатической гипокинезии. В этом блоке исследований выполнена оценка профилактической эффективности велоэргометрических тренировок в ходе экспериментального воздействия.

Основу *шестого блока* исследований составило изучение особенностей организации локомоций (ходьбы и бега) в условиях различной по величине разгрузки (17%, 38%, 70% веса тела) опорно-двигательного аппарата человека.

Результаты выполненных исследований с участием космонавтов доказывают наличие значительных изменений в состоянии опорно-двигательного аппарата нижних конечностей. В послеполетном периоде происходят комплексные изменения кинематических (амплитуда угловых перемещений в суставах, угол наклона туловища), электромиографических (амплитуда ЭМГ, ЭМГ-стоимость) и пространственно-временных (длина и длительность двойного шага, соотношения опорного и безопорного периодов) характеристик ходьбы. Ключевым фактором, обусловливающим указанные изменения локомоций в послеполетном периоде, является снижение или устранение наземного уровня опорных нагрузок на протяжении длительных космических полетов.

Проведенный анализ динамики восстановления некоторых биомеханических характеристик локомоций (ЭМГ-стоимость работы мышц голени, длина двойного шага) в зависимости от объема и интенсивности физических тренировок на протяжении длительных космических полетов показал, что предотвращение негативных последствий влияния невесомости зависит от рационального использования режима физических упражнений. Оптимальное сочетание объема и интенсивности тренировочных нагрузок, а также соблюдение интервальности и принципа цикличности является ключевым фактором в развитии положительной динамики восстановления ходьбы после возвращения космонавтов на Землю.

Сравнительный анализ биомеханических характеристик ходьбы в эксперименте с 21-суточной АНОГ позволил выявить признаки изменения в стратегии ходьбы, обусловленные нарушениями в системе управления двигательными функциями и снижением функциональных свойств мышечных групп бедра и голени. После завершения 21-суточной АНОГ у испытуемых изменялся угол постановки стопы на опору, происходило снижение высоты общего центра массы тела, т.е. локомоции осуществлялись в форме «пригибной» ходьбы. Достоверные изменения ЭМГ-активности и кинематических характеристик отражали увеличение «физиологической стоимости» ходьбы.

Наряду с изменениями в локомоторном аппарате после 21-суточной АНОГ были выявлены изменения и скоростно-силовых проявлений мышц нижних конечностей. Анализ комплекса показателей, полученных при скоростно-силовом указывает тестировании на динамометре, на существенное снижение возможностей использования мышечного потенциала: снижение скоростнопроявлений после 21-суточной ΑΗΟΓ силовых мышц сопровождалось увеличением физиологической достоверным стоимости работы мышц. Значительно выраженными (по ходьбой менее сравнению с или скоростно-силовыми движениями) были изменения физиологической стоимости работы мышц нижних конечностей при циклических локомоциях (на примере велоэргометрического теста) после короткой экспозиции в 3-суточной АНОГ. Однако даже такое непродолжительное время воздействия опорной разгрузки повлияло на функциональное состояния мышечной системы нижних конечностей.

Результаты иммерсионного исследования с участием женщин выявили проявлений изменения скоростно-силовых мышц нижних конечностей сопоставимые с результатами, полученными в исследовании с 21-суточная АНОГ с участием мужчин. При кратковременном иммерсионном воздействие у женщин (5-суток) были зарегистрированы скоростно-силовые «потери» мышц разгибателей-сгибателей коленного сустава, достоверно отличимые от исходного уровня.

В исследованиях с ортостатической гипокинезией с углом наклона тела относительно горизонта +9,6 градуса различной продолжительности (7 и 14 суток) выполнен сравнительный анализ как циклических локомоций (ходьба, бег, велоэргометрия), так и скоростно-силовых упражнений. По результатам

исследований с ортостатической гипокинезией было показано, что изменение положения тела в ходе экспериментального воздействия (гипокинезия с переменным углом наклона тела, при которой испытуемые 16 часов находились в ортостатическом положении с углом наклона тела +9,6 градуса и 8 часов в горизонтальном) вызывает более выраженные, по сравнению гипокинезии с постоянным углом, изменения как биомеханических характеристик ходьбы и бега, так и показателей скоростно-силовых проявлений мышц. Доказательством более выраженного негативного влияния ортостатической гипокинезии с переменным углом наклона тела является достоверное увеличение ЭМГ-стоимости работы гравитационно-зависимых мышц голени.

Короткая экспозиция в 7-суточной ортостатической гипокинезии также приводила к увеличению электромиографической стоимости в гравитационнозависимых мышцах, зарегистрированных в велоэргометрическом тесте. В отличие от ходьбы и бега участие мышц голени при педалировании на велоэргометре было значительно меньше. Однако результаты анализа ЭМГ-стоимости работы мышц при выполнении нагрузочного тестирования после гипокинезии указывают на снижение их сократительных способностей вследствие гравитационной разгрузки.

Модель ортостатической гипокинезии с изменением направления действия вектора гравитации на тело человека отличается от других общепризнанных моделей, используемых космической медицине (антиортостатическая В наклона). Пребывание гипокинезия с постоянным углов В условиях ортостатической гипокинезии с изменением направления действия вектора обусловливает общепринятой гравитации сопоставимые с моделью антиортостатической гипокинезией изменения в состоянии опорно-двигательного аппарата.

В экспериментальном исследовании с использованием последовательного воздействия антиортостатической (модель физиологических эффектов невесомости) и ортостатической гипокинезии (модель физиологических эффектов лунной гравитации) были получены новые результаты. Для проведения этого исследовании использовали специальные стендовые комплексы, которые позволяют последовательно воспроизводить в наземных условиях эффекты невесомости (с углом наклона тела -6 градусов) и гипогравитации (с углом наклона тела +9,6 градуса).

Сопоставление профилактической эффективности физических тренировок на велоэргометре в условиях моделированной лунной гравитации показало, что выполнение в ходе эксперимента физических тренировок на велоэргометре позволяет нивелировать изменения биомеханических характеристик ходьбы. Положительный эффект применения тренировок на велоэргометре на этапе воздействия моделированной лунной гравитации проявлялся в сохранении на исходном уровне скоростно-силовых проявлений мышц нижних конечностей. Полученные в работе результаты указывают на необходимость совершенствования комплексных средств и методов профилактики негативных последствий нахождения человека в условиях лунной гравитации.

Результаты исследований изучению особенностей ПО организации локомоций в условиях снижения гравитационной нагрузки на опорнодвигательный аппарат до величин 17%, 38% и 70% веса тела позволяют сделать следующие заключения. Разгрузка опорно-двигательного аппарата вызывает в функционировании мышечного аппарата и сопровождается изменения значительными изменениями кинематических характеристик и моторного паттерна ходьбы. Это нашло отражение в изменении профилей ЭМГ-активности мышц нижних конечностей. Следует отметить сходство полученных результатов для различных уровней разгрузки веса тела и для локомоций, выполняемых с разным темпом и скоростью.

Результаты исследований с участием космонавтов имели сходство с результатами, полученными при моделировании физиологических эффектов невесомости и гипогравитации. Используемые в работе экспериментальные модели сопоставимы по ряду факторов и имеют сходство с реальным космическим полетом (Козловская, 2007, 2017). Факторы, опосредующие действие невесомости на двигательную систему в условиях космического полета, в моделях микро- и гипогравитации, представлены на Рисунке 93.



Рисунке 93 – Факторы, опосредующие действие невесомости на двигательную систему в условиях космического полета, в моделях микрогравитации (Козловская, 2007, 2017) и гипогравитации

Во всех физиологических моделях микрогравитации имеет место снижение механических нагрузок и объёма движений (гипокинезия и гиподинамия). При этом в меньшей степени объём движений снижается в условиях космического полета. Значительную разницу можно наблюдать при сопоставлении степени опорной разгрузки в разных моделях. Опора полностью отсутствует в условиях реальной микрогравитации и практически полностью устранена в условиях «сухой» иммерсии. В условиях антиортостатической гипокинезии опора сохранена, но перераспределена по более широкой поверхности тела. При ортостатической гипокинезии как модели пониженной гравитации на поверхности +9.6градуса) Луны (OF действие фактора опоры снижено И опора перераспределена на подошвенную поверхность стоп до 1/6 веса тела. При последовательном действии анти- и ортостатической гипокинезии имеет место последовательное действие фактора опоры на двигательную систему человека. При

вывешивании опора снижается до величин, соответствующих уровню разгрузки опорно-двигательного аппарата. Вестибулярные нарушения ни в одной из наземных моделей микрогравитации не воспроизводятся (Козловская, 2007, 2017).

Как свидетельствуют выполненные исследования, глубина изменений показателей, характеризующих состояние опорно-двигательного аппарата, в модельных экспериментах в ряде случаев может превосходить аналогичные показатели у космонавтов после завершения космических полетов, даже несмотря на значительно меньшую продолжительность. Использование профилактических мероприятий в экспериментальных условиях по аналогии с тренировками космонавтов на протяжении длительных космических полетов способствовало снижению негативных изменений и поддержанию функционального состояния опорно-двигательного аппарата на исходном или близком к нему уровне.

Сходство реального космического полета и наземных экспериментальных моделей по действию, оказываемому на двигательную систему человека, отражается в совокупности изменений показателей функционального состояния опорно-двигательного аппарат. Схема адаптационных перестроек опорнодвигательного аппарата человека при различных методах уровнях И гравитационной разгрузки представлена на Рисунке 94.



Рисунке 94 – Схема адаптационных перестроек опорно-двигательного аппарата человека при различных методах и уровнях гравитационной

На Рисунке 94 видно, что после длительного космического полета и модельных экспериментов различной продолжительности наблюдается изменение биомеханической структуры циклических локомоций (изменения кинематики движений, изменения межмышечной координации, изменения координационной структуры локомоций) и увеличение физиологической «стоимости» работы мышц при локомоциях (ходьбе, беге). В модельных исследования («сухая» иммерсия, АНОГ, ОГ, АНОГ+ОГ) происходит снижение скоростно-силовых проявлений мышц нижних конечностей, увеличение физиологической «стоимости» работы мышц, а также перераспределение активности медленных двигательных единиц и быстрых двигательных единиц при скоростно-силовых упражнениях (возрастание вклада быстрых двигательных единиц в разгибание коленного сустава).

При локомоциях в усложнённых условиях (ходьба в подъем и ходьба на спуске) происходили изменения кинематики ходьбы, изменения вклада мышц голени и бедра в реализацию локомоций (увеличение вклада в реализации локомоций мышц бедра и снижение вклада мышц голени). При выполнении локомоций на тренажерных устройствах (велоэргометр) также выявлено перераспределение активности одно- и двухсуставных мышц.

Для локомоций, выполняемых при дозированной разгрузке опорнодвигательного аппарата (вертикальное вывешивание), происходит снижение опорных реакций, снижение физиологической «стоимости» локомоций, изменения стратегии реализации локомоций и изменение моторного паттерна локомоций.

Следует отметить при этом положительный эффект тренировок на велоэргометре на биомеханические характеристики ходьбы и скоростно-силовые проявления мышц-разгибателей коленного сустава при моделировании физиологических эффектов лунной гравитации.

Физические тренировки во время длительных космических полетов в соответствие с рекомендованными характеристиками способствовали положительной динамике восстановления функционального состояния опорнодвигательного аппарата (предотвращение изменений кинематики локомоций и увеличения физиологической «стоимости» ходьбы). Таким образом, полученные результаты позволяют сделать заключение о схожей направленности адаптационных перестроек опорно-двигательного аппарата человека при различном уровне гравитационной разгрузки. Степень выраженности изменений отдельных характеристик функционального состояния опорно-двигательного аппарата зависит от ее продолжительности и конкретного способа моделирования. Восстановление показателей функционального состояния опорно-двигательного аппарата после воздействия гравитационной разгрузки в полной мере зависит от использования профилактических мероприятий.

Для успешной реализации лунных миссий необходимо использовать эффективные средства профилактики. В целях поддержания высокой физической работоспособности и двигательной активности космонавтов применительно к реализации лунных миссий возникает необходимость усовершенствования системы профилактики влияния на организм человека негативных эффектов микро- и гипогравитации. При этом следует учитывать следующие особенности пребывания человека в условиях лунной гравитации: снижение до 1/6 веса тела опорных нагрузок при локомоциях и поддержании позы, снижение механической нагрузки на структуры опорно-двигательного аппарата, а также возможное снижение объема движений вследствие выполнения некоторых работ с использованием технических устройств и нахождение в ограниченном объеме лунной станции.

### выводы

1. Длительное пребывание в невесомости сопровождается изменением биомеханических характеристик локомоций в послеполетном периоде. Динамика восстановления биомеханических характеристик ходьбы в послеполетном периоде зависит не только от оптимального сочетания объема и интенсивности физических тренировок, но также от соблюдения принципов интервальности и цикличности физических нагрузок.

2. При моделировании физиологических эффектов невесомости и лунной гравитации различной продолжительности биомеханические характеристики циклических локомоций подвержены изменениям, независимо от формы гипокинезии (анти- или ортостатическая), способа выполнения локомоций (естественные локомоции или на тренажере), а также скорости и темпа их реализации.

3. Пребывание человека в условиях 21-суточной антиортостатической гипокинезии с углом наклона тела -6° и 5-суточной «сухой» иммерсии, несмотря на различную продолжительность, приводит к значительным и однонаправленным изменениям скоростно-силовых проявлений мышц. При этом снижение скоростно-силовых проявлений мышц. При этом снижение скоростно-силовых проявлений в обеих моделях гравитационной разгрузки происходит преимущественно за счет изменения в активности медленных двигательных единиц.

4. Моделирование физиологических эффектов лунной гравитации методом ортостатической гипокинезии с переменным углом наклона тела обусловливает более выраженные изменения как биомеханических характеристик локомоций, так и скоростно-силовых проявлений мышц нижних конечностей. Это связано с периодическим перераспределением опорных стимулов при переводе испытуемых из ортостатического положения в горизонтальное, а также постоянной адаптационным процессом к изменяющимся условиям организма в целом.

5. Разгрузка опорно-двигательного аппарата методом вертикального вывешивания существенно изменяет моторный паттерн локомоций, обуславливает изменения межмышечной координации и вклад мышечный групп голени и бедра в реализацию локомоций. Локомоции в условиях вертикального вывешивания воспринимаются человеком как локомоции в условиях изменённой силы тяжести с заданной величиной гравитационной разгрузки.

6. Реализация локомоций при гравитационной разгрузке осуществляется по двум стратегиям. Первая характеризуется уменьшением амплитуды движений в проксимальном (тазобедренном) суставе и увеличением вариативности кинематических характеристик в дистальном (голеностопном) суставе. При второй стратегии нарушается стабильность ходьбы вследствие уменьшения величин углов и угловых скоростей во всех суставах нижних конечностей.

7. Снижение скоростно-силовых проявлений мышц нижних конечностей при последовательном воздействии анти- и ортостатической гипокинезии сопровождается увеличением физиологической «стоимости» работы мышц, что связано со снижением зависимости «сила-скорость».

8. Анализ биомеханических характеристик локомоций и скоростно-силовых проявлений мышц нижних конечностей при моделировании физиологических эффектов лунной гравитации указывает на менее выраженные по сравнению с моделированием невесомости изменения функционального состояния опорно-двигательного аппарата.

9. Применение тренировок на велоэргометре в условиях последовательного воздействия анти- и ортостатической гипокинезии обусловливает меньшие силовые «потери», а также нивелирует изменения циклических локомоций человека.

# СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

- АНОГ антиортостатическая гипокинезия
- БДЕ быстрые двигательные единицы
- Вт ватт, мощность нагрузки
- ГС голеностопный сустав
- град/с градус/секунду, угловая скорость
- ДКП длительный космический полет
- КП космический полет
- КС коленный сустав
- МДЕ медленные двигательные единицы
- мкВ микровольт
- МПС максимальная произвольная сила
- ММС максимальный момент силы
- МКС международная космическая станция
- м/с метр/секунду, линейная скорость
- ОГ ортостатическая гипокинезия
- ОДА опорно-двигательный аппарат
- ОЦМТ общий центр массы тела
- СИ «сухая» иммерсия
- СрЭМГ средняя электромиограмма
- ТБС тазобедренный сустав
- УНТ угол наклона туловища
- ЦНС центральная нервная система
- ЭМГ электромиография
- ЭМГ-активность электромиографическая активность
- ЭМГ-стоимость электромиографическая стоимость
- BF m. biceps femoris

GM-m. gastrocnemius medialis

RF - m. rectus femoris

SOL - m. soleus

TA – m. tibialis anterior

VL-m. vastus lateralis

VM – m. vastus medialis

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов В.М., Катунцев В.П., Баранов М.В., Шпаков А.В., Тарасенков Г.Г. Вызовы космической медицине при освоении человеком луны: риски, адаптация, здоровье, работоспособность // Ульяновский медико-биологический журнал. – 2018. – № 3. – С. 109-123.
- Баранов М.В., Катунцев В.П., Шпаков А.В., Баранов В.М. Метод наземного моделирования физиологических эффектов пребывания человека в условиях гипогравитации // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2015. – Т. 160, № 9. – С. 392-396.
- Баранов М.В., Шпаков А.В., Кузовлев О.П., Катунцев В.П., Баранов В.М. Способ моделирования физиологических эффектов пребывания на поверхности планет с пониженным уровнем гравитации // Патент РФ на изобретение № RU 2529813 C1. – 2014.
- Богачева И.Н., Мошонкина Т.Р., Савохин А.А., Щербакова Н.А., Гладченко Д.А., Городничев Р.М., Герасименко Ю.П. Влияние чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на шагательные паттерны при ходьбе // Физиология человека. – 2017. – Т. 43, № 5. – С. 29-35.
- Богачева И.Н., Щербакова Н.А., Гришин А.А., Герасименко Ю.П. Эффекты фазовых сдвигов чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на кинематические характеристики шагательных движений у человека // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 2021. – Т. 107, № 3. – С. 374-381.
- Богданов В.А., Гурфинкель В.С., Панфилов В.Е. Движения человека в условиях лунной гравитации // Космическая биология и медицина. 1971. № 2. С. 3-13.
- Борзяк Э.И., Добровольская Е.А., Ревазов В.С., Сапин М.Р. Анатомия человека.
   В 2 томах. Т. 1 / Под ред. М.Р. Сапина. М.: 1986. 288 с.: ил.

- Валях М.А., Кац Д.В., Баранов М.В., Шпаков А.В., Мерзликин Д.М. Влияние на гидродинамику глаза и зрительный анализатор условий пребывания на лунной поверхности и лунной гравитации в "чистом" виде // РМЖ. Клиническая офтальмология. – 2017. – Т. 17, № 1. – С. 3-6.
- Верхошанский Ю.В. Основы специальной силовой подготовки в спорте. Изд. 2е, перераб. и доп. – М.: Физкультура и спорт, 1977. – 215 с.
- Виноградова О.Л., Томиловская Е.С., Козловская И.Б. Гравитационный фактор как основа эволюционного приспособления животных организмов к деятельности в наземных условиях // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2020. – Т. 54, № 6. - Р. 5-26.
- Витензон А.С., Скоблин А.А., Алексеенко И.Г. Исследование биомеханической и иннервационной структуры ходьбы у больных сколиозом II– III степени // Вестник травматологии и ортопедии им. Н.И. Пирогова. – 2007. – № 1. – С. 35-43.
- Волошин В.Г., Пестов И.Д., Асямолов Б.Ф. Окклюзионная тренировка в условиях длительной гиподинамии // Проблемы космической биологии. – М.: Наука. – 1969. – Т. 13. – С. 200-206.
- Волынкин Ю.М., Яздовский В.И., Генин А.М. и др. Первые космические полёты человека // Медико-биологические исследования. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
- Воробьев Е.И., Нефедов Ю.Г., Какурин Л.И., Егоров Б.Б. Медицинские исследования, выполненные во время полетов космических кораблей «Союз-3», «Союз-4», «Союз-52» // Космическая биология и медицина. 1969. № 4. С. 46-53.
- Воронов А.В. Анатомическое строение и биомеханические характеристики мышц и суставов нижней конечности. – М.: Физкультура, образование и наука, 2003. – 203 с.
- 16. Воронов А.В. Малкин Р.В. Методика оценки силы быстрых и медленных двигательных единиц мышц-разгибателей коленного сустава // Motor Control,

материалы VI Российской конференции с международным участием конференции по управлению движением, Казань 14-16 апреля 2016, С. 89.

- 17. Воронов А.В. Роль одно- и двухсуставных мышц нижней конечности в наземных локомоциях // Физиология человека. 2004. Т. 30, № 4. С. 114-123.
- 18. Воронов А.В. Скоростно-силовые свойства мышц человека при спортивных локомоциях: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004.
- Воронов А.В., Воронова А.А., Квашук П.В., Малкин Р.В., Шпаков А.В. Физиологический поперечник и сила мышц-разгибателей коленного сустава в зависимости от уровня физической подготовленности // Вестник спортивной науки. – 2019. – № 5. – С. 31-35.
- 20. Воронов А.В., Хиснутдинова Д.Р. Теоретическая и экспериментальная оценка силы тяги головок трехглавой мышцы голени при разгибании голеностопного сустава // Вестник спортивной науки. 2011. № 4. С. 44-55.
- 21. Воронов А.В., Шпаков А.В., Воронова А.А., Соколов Н.Н. Модель расчета силы быстрых и медленных двигательных единиц в изометрическом режиме на примере мышц-разгибателей коленного сустава // Теория и практика физической культуры. – 2024, № 9. – С. 15-17.
- Газенко О.Г., Григорьев А.И., Егоров А.Д. Реакции организма человека в космическом полете // Физиологические проблемы невесомости / ред. О.Г. Газенко, И.И. Касьян / М.: Медицина. 1990. С. 15–48.
- 23. Генин А.М., Какурин Л.И. Эксперимент с моделированием физиологических эффектов невесомости // Косм. биол. и мед. 1972. Т. 2. С. 26-28.
- 24. Генин А.М., Сорокин П.А., Гурвич Г.И., Джамгаров Т.Т., Панов А.Г., Иванов И.И., Пестов И.Д. Основные результаты исследований влияния 70-суточной гиподинамии на организм человека // Проблемы космической биологии. М.: Наука. 1969. Т. 13. С. 247-253.
- 25. Герасименко Ю.П. Спинальные механизмы регуляции двигательной активности в отсутствие супраспинальных влияний: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.13. Санкт-Петербург., 2000. 35 с.

- 26. Герасименко Ю.П., МакКинней З.Б., Саенко Д.Г., Гэд П., Городничев Р.М., Грундфест У., Эджертон В.Р., Козловская И.Б. Спинальная и сенсорная нейромодуляция спинальных нейронных сетей человека // Физиология человека. – 2017. – Т. 43, № 5. – С. 6-16.
- 27. Городничев Р.М., Пивоварова Е.А., Пухов А., Моисеев С.А., Савохин А.А., Мошонкина Т.Р., Щербакова Н.А., Килимник В.А., Селионов В.А., Козловская И.Б., Эджертон Р., Герасименко Ю.П. Чрезкожная электрическая стимуляция спинного мозга: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека // Физиология человека. – 2012. – Т. 38, № 2. – С. 46-56.
- 28. Городничев Р.М., Пухов А.М., Моисеев С.А., Иванов С.М., Маркевич В.В., Богачева И.Н., Гришин А.А., Мошонкина Т.Р., Герасименко Ю.П. Регуляция фаз шагательного цикла при неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга // Физиология человека. – 2021. – Т. 47, № 1. – С. 73-83.
- 29. Гранит Р. Основы регуляции движений / Р. Гранит; пер. с англ. Ю.И. Лашкевич, ред., авт. предисл. В.С. Гурфинкель, 1973. 368 с.
- 30. А.И., Дитлайн Л.Ф., Козловская Ч.Ф. Григорьев И.Б., Соуин Профилактические мероприятия в кратковременных и длительных космических T. полетах // Космическая биология IV. И медицина. Здоровье, работоспособность, безопасность космических экипажей. - М., 2001. - С. 252-309.
- Григорьева Л.С., Козловская И.Б. Влияние невесомости и гипокинезии на скоростно-силовые свойства скелетных мышц человека // Космическая биология и авиакосмическая медицина. – 1987. – Т. 21, № 1. – С. 27-30.
- Григорьев А.И., Козловская И.Б., Шенкман Б.С. Роль опорной афферентации в организации тонической мышечной системы // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 2004. – Т. 90, № 5. – С. 507-521.
- 33. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С., Казенников О.В., Селионов В.А. Существует ли генератор шагательных движений у человека? // Физиология человека. 1998.
   Т. 24, № 3. С. 42-50.

- 34. Еремин А.В., Богдашевский Р.М., Бабурин Е.Ф. К вопросу о сохранении физической работоспособности человека в условиях длительного космического полета // Невесомость. – 1974. – С. 326-340.
- Зарипов Р.Н., Суворов А.В. Внешнее дыхание здорового человека в условиях
   21-суточной "сухой" иммерсии // Авиакосмическая и экологическая медицина. –
   2020. Т. 54, № 4ю. С. 79-83.
- 36. Зациорский В.М. Физические качества спортсмена: основы теории и методики воспитания. М.: Спорт. – 2019. – 200 с.
- 37. Зациорский В.М., Аруин А.С., Селуянов В.Н. Биомеханика двигательного аппарата человека. М.: Физкультура и спорт, 1981. 140 с.
- Зациорский В.М., Сирота М.Г., Прилуцкий Б.И., Райцын Л.М., Селуянов В.Н., Чугунова Л.М. Биомеханика движений тела человека после 120-ти суточной АНОГ // Космическая биология и авиакосмическая медицина – 1985. – Т. 19, № 5. – С. 23-27.
- 39. Катунцев В.П., Сухоставцева Т.В., Баранов М.В., Котов А.Н., Пучкова А.А., Тарасенков Г.Г., Носовский А.М. Влияние 14-суточной ортостатической гипокинезии на ортостатическую устойчивость организма человека// Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2021. – Т. 55, № 6. – С. 42-49.
- Каширина Д.Н., Пастушкова Л.Х., Бржозовский А.Г., Гончарова А.Г., Носовский А.М., Кусто М.А., Новоселова Н.М., Кононихин А.С., Николаев Е.Н., Ларина И.М. Исследование белкового профиля плазмы в сопоставлении с биохимическими параметрами крови добровольцев в 21-суточной антиортостатической гипокинезии // Физиология человека. – 2020. – Т. 46, № 4. – С. 88-97.
- 41. Коваленко Е.А. Основные методы моделирования биологических эффектов невесомости // Космическая биология, 1977, Т. 11, №4. С. 3-9.
- 42. Коваленко Е.А., Гуровский Н.Н. Гипокинезия. 1980. М: Медицина. 320 с.

- Козловская И.Б. Гравитационные механизмы в двигательной системе // Современный курс классической физиологии / Ю.В. Наточин, В.А. Ткачук, ред. М. – 2007 – С. 113-134.
- 44. Козловская И.Б. Гравитация и позно-тоническая двигательная система // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2017. Т. 51, № 3. С. 5-21.
- 45. Козловская И.Б. Фундаментальные и прикладные задачи иммерсионных исследований // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2008. Т. 42, № 5. С. 3-7.
- 46. Козловская И.Б., Егоров А.Д., Сонькин В.Д. Векторные подходы к системе профилактики для марсианской экспедиции // Физиология человека. 2010. Т. 36, № 3. С. 12-18.
- Козловская И.Б., Степанцов В.И., Егоров А.Д. Физические тренировки в длительных полетах // Орбитальная станция «Мир». – М., 2001. – Т. 1. – С. 393-414.
- 48. Козловская И.Б., Ярманова Е.Н., Егоров А.Д., Степанцов В.И., Фомина Е.В., Томиловская Е.С., Шпаков А.В., Хуснутдинова Д.Р., Шипов А.А. Развитие российской системы профилактики неблагоприятных влияний невесомости в длительных полетах на МКС // Международная космическая станция. Российский сегмент. – М., 2011, Том 1. – С. 63-98.
- 49. Козловская И.Б., Ярманова Е.Н., Фомина Е.В. Российская система профилактики: настоящее и будущее // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2013. Т. 47, № 1. С. 13-20.
- 50. Корво Р.Э., Козловская И.Б., Крейдич Ю.В. Влияние 7-ми суточного космического полета на структуру и функцию опорно-двигательного аппарата человека // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1983. Т. 17, № 2. С. 37-44.
- 51. Коряк Ю.А. Влияние продолжительного космического полета на изокинетический концентрический и эксцентрический суставной момент разных мышц и концентрическую работоспособность мышц-разгибателей бедра //

Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2015. – № 10. – С. 674-687.

- 52. Коряк Ю.А. Нервно-мышечная электрическая стимуляция в условиях опорной разгрузки и ее влияние на архитектуру и силу сокращения трехглавой мышцы голени у человека // Научное обозрение. Биологические науки. 2017. № 2. С. 93-107.
- 53. Коряк Ю.А. Функциональные свойства нервно-мышечного аппарата человека при повышенной и пониженной нагрузке: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук: 03.00.13, 14.00.32. – М., 2006. – 56 с.
- 54. Коряк Ю.А. Электромиостимуляционная «тренировка» в условиях механической разгрузки мышечного аппарата у человека и ее влияние на мышечную архитектуру // Успехи современного естествознания. 2010. № 12 С. 104-106.
- 55. Коряк Ю.А., Кукоба Т.Б., Бабич Д.Р. Изменение функций и архитектуры скелетной мышцы у человека под влиянием 21-суточной разгрузки двигательного аппарата без физической тренировки // Физиология человека. 2023. Т. 49 № 2. С. 27-43.
- 56. Котов-Смоленский А.М., Хижникова А.Е., Клочков А.С., Супонева Н.А., Пирадов М.А. Поверхностная ЭМГ: применимость в биомеханическом анализе движений и возможности для практической реабилитации // Физиология человека. – 2021. – Т. 47, № 2. – С. 122-134.
- 57. Кузичкин Д.С., Маркин А.А., Журавлева О.А., Кривицина З.А., Вострикова Л.В., Заболотская И.В., Логинов В.И., Тихонова Г.А. Исследование плазменного компонента системы регуляции агрегатного состояния крови у испытуемых в эксперименте с 21-суточной "сухой" иммерсией // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2020. Т. 54, № 4. С. 101-104.
- 58. Кукоба Т.Б., Бабич Д.Р., Фомина Е.В., Орлов О.И. Изменения скоростносиловых качеств мышц при моделировании эффектов космического полета в условиях 21-суточной "сухой" иммерсии // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2020. – Т. 54, № 4. – С. 23-27.

- 59. Кукоба Т.Б., Новиков В.Е., Бабич Д.Р., Лысова Н.Ю., Гордиенко К.В., Фомина Е.В. Профилактическая эффективность резистивных упражнений для костной системы космонавтов в многократных длительных космических полетах // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2018. Т. 52, № 5. С. 28-33.
- Лесгафт П.Ф. Основы теоретической анатомии / П. Ф. Лесгафт. СПб: Т-во художественной печати, 1905.– 351 с.
- 61. Лысова Н.Ю., Бабич Д.Р., Резванова С.К., Тимме Е.А., Фомина Е.В. Изменение физической работоспособности испытуемых в условиях 21-суточной "сухой" иммерсии // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2020. Т. 54, № 4. С. 84-87.
- 62. Малаева В.В., Коренбаум В.И., Почекутова И.А., Костив А.Е., Шин С.Н., Катунцев В.П., Баранов В.М. Акустическая оценка вентиляционной функции легких у человека при моделировании физиологических эффектов невесомости и лунной гравитации // Медицина экстремальных ситуаций. – 2016. – № 1 (55). – С. 40-49.
- Манько О.М., Смолеевский А.Е., Томиловская Е.С., Козловская И.Б. Влияние
   5-суточной "сухой" иммерсии на состояние гидродинамики глаза // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2019. – Т. 53. № 5. – С. 22-28.
- 64. Маркин А.А., Агуреев А.Н., Козловская И.Б., Афонин Б.В., Григорьев А.И., Белаковский М.С., Харитонов Н.М., Носков В.Б. Годичная антиортостатическая гипокинезия (АНОГ) – физиологическая модель межпланетного космического полета: монография / под редакцией А.И. Григорьева, И.Б. Козловской. – М.: Российская академия наук, 2018. – 288 с.
- 65. Маркин А.А., Журавлева О.А., Кузичкин Д.С., Вострикова Л.В., Заболотская И.В., Томиловская Е.С., Логинов В.И., Степанова Г.П. Исследование метаболических реакций у испытуемых в динамике 21-суточной "сухой" иммерсии // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2020. Т. 54, № 4. С. 88-92.
- 66. Матвеев Л.П. Теория и методика физической культуры (общие основы теории и методики физического воспитания; теоретико-методические аспекты

спорта и профессионально-прикладных форм физической культуры): Учеб. для ин-тов физ. культуры. – М.: Физкультура и спорт, 1991. – 543 с.

- 67. Мельник К.А., Артамонов А.А., Миллер Т.Ф., Воронов А.В. Влияние механической стимуляции опорных зон стоп во время 7-суточной сухой иммерсии на кинематические параметры локомоций человека // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2006. – Т. 40, № 5. – С. 61-65.
- 68. Миллер Т.Ф., Саенко И.В., Попов Д.В., Виноградова О.Л., Козловская И.Б. Влияние безопорности и стимуляции опорных зон стоп на характеристики поперечной жесткости и электромиограммы покоя мышц голени // Авиакосмическая и экологическая медицина – 2010. – Т. 44, №6. – С. 13-17.
- 69. Миняева А.В., Герасименко Ю.П., Моисеев С.А., Гришин А.А., Городничев Р.М., Мошонкина Т.Р. Сравнительный анализ реакций системы дыхания на произвольные и вызванные стимуляцией спинного мозга шагательные движения // Ульяновский медико-биологический журнал. 2016. № 4. С. 47-49.
- 70. Миняева А.В., Моисеев С.А., Пухов А.М., Савохин А.А., Герасименко Ю.П., Мошонкина Т.Р. Реакция внешнего дыхания на движения, вызванные чрескожной стимуляцией спинного мозга // Физиология человека. – 2017. – Т. 43, № 5. – С. 43-51.
- Недоспасов В.О. Физиология центральной нервной системы. Учебник для студентов высших учебных заведений. – М.: ООО УМК «Психология». – 2002. – 377 с.
- 72. Носков В.Б., Котов А.Н., Моруков Б.В., Ничипорук И.А., Шаргин Ю.Г. Биоимпедансный анализ жидких сред и состава тела в условиях непродолжительного космического полета и гипокинезии // Физиология человека. – 2006. – Т. 32, № 5. – С. 136-140.
- 73. Носков В.Б., Ничипорук И.А., Васильева Г.Ю., Смирнов Ю.И. Состав тела человека при длительном пребывании в невесомости // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2015. – Т. 49, № 1. – С. 19-25.
- 74. Пономаренко Ю. Н., Лукьяненко В. Н., Богданова Л. А., Лепехина Н. В. Оценка биомеханических параметров локомоции у больных ортопедо-

неврологического профиля в условиях клинического санатория // Вестник физиотерапии и курортологии. – 2020. – № 3. – С. 15-18.

- 75. Пучкова А.А., Шпаков А.В., Катунцев В.П., Ставровская Д.М., Примаченко Г.К. Кардиореспираторные реакции человека во время субмаксимальной физической нагрузки после 14-суточного пребывания в условиях моделированной лунной гравитации // Физиология человека. 2023. Т. 49, № 6. С. 41-50.
- 76. Руденко Е.А., Пучкова А.А., Баранов М.В. Исследование состояния периферической микроциркуляции при длительном пребывании в условиях ортостатической и антиортостатической гипокинезии // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2017. – Т. 51, № 7. – С. 67-70.
- Рукавишников И.В., Амирова Л.Е., Кукоба Т.Б., Томиловская Е.С., Козловская И.Б. Влияние гравитационной разгрузки на тонус мышц спины // Физиология человека. 2017. Т. 43, № 3. С. 64-73.
- 78. Саенко И.В., Саенко Д.Г., Козловская И.Б. Влияние 120-суточной антиортостатической гипокинезии на характеристики сухожильных рефлексов // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2000. Т. 34, № 4. С. 13-18.
- 79. Селуянов В. Биомеханизмы циклических локомоций (спринтерский бег, велосипедный спорт, конькобежный спорт) // Наука в олимпийском спорте. – 2005. – № 2. – С. 169-181.
- 80. Сергеева К.В., Тамбовцева Р.В. Спектр мощности ЭМГ во время эксцентрического и концентрического режимов сокращения с возрастающей нагрузкой // Теория и практика физической культуры. – 2020. – № 4. – С. 11-13.
- Сергеева К.В., Шарло К.А., Калашников В.Е., Туртикова О.В., Тыганов С.А., Шенкман Б.С. Влияние спонтанной нервно-мышечной активности на развитие атрофии камбаловидной мышцы в условиях функциональной разгрузки // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 2023. – Т. 109, № 10. – С. 1430-1442.

- 82. Смирнова Т.А., Ильин Е.А. Этика проведения биомедицинских исследований и испытаний // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2017. Т.51. № 4. С. 59-68.
- 83. Смолянинов В.В. Пространственно-временные задачи локомоторного управления // Успехи физических наук. 2000. Т. 170, № 10. С. 1063-1128.
- 84. Соколов Н.Н., Абрамова Т.Ф., Воронов А.В., Воронова А.А., Малкин Р.В., Примаченко Г.К., Калинин Е.М., Чилингарян Г.К. Влияние игровой соревновательной нагрузки на электрическую активность мышц-разгибателей коленного сустава // Вестник спортивной науки. – 2023. – № 3. – С. 46-55.
- 85. Томиловская Е.С., Рукавишников И.В., Амирова Л.Е., Шигуева Т.А., Савеко А.А., Китов В.В., Васильева Г.Ю., Пономарев С.А., Смирнова Т.А., Козловская И.Б., Орлов О.И. 21-суточная "сухая" иммерсия: особенности проведения и основные итоги // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2020. Т. 54, № 4. С. 5-14.
- 86. Трембач А.Б., Марченко В.В. Характеристика электромиограммы двуглавой мышцы плеча у тяжелоатлетов различном дозировании нагрузок // Теория и практика физической культуры. 2000. № 1. С. 20-22.
- 87. Трофимова А.А. К вопросу о понимании термина «Виртуальная реальность»
  // Омский научный вестник. 2010. № 6 (92). С. 87-91.
- 88. Фомина Е.В., Кукоба Т.Б. Восстановление силы мышц ног космонавта после длительного космического полета с использованием силового тренажера для частичной компенсации гравитационной разгрузки // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2019. – Т. 53. – № 5. – С. 11-16.
- 89. Фомина Е.В., Лысова Н.Ю., Савинкина А.О. Осевая нагрузка при выполнении локомоторных тренировок в условиях невесомости как фактор эффективности профилактики гипогравитационных нарушений // Физиология человека. – 2018. – Т. 44, № 1. – С. 56-63.
- Фомина Е.В., Лысова Н.Ю., Савинкина А.О., Жедяев Р.Ю., Сенаторова Н.А., Кукоба Т.Б. Роль стимуляции рецепторов опоры в локомоторных тренировках для

профилактики гипогравитационных нарушений // Физиология человека. – 2021. – Т. 47, № 3. – С. 88-97.

- 91. Фомина Е.В., Лысова Н.Ю., Чернова М.В., Хустнудинова Д.Р., Козловская И.Б. Сравнительный анализ профилактической эффективности различных режимов локомоторных тренировок в условиях космического полета // Физиология человека. – 2016. – Т. 42, № 5. – С. 84-91.
- 92. Фомина Е.В., Савинкина А.О., Ярманова Е.Н. Величины опорных реакций у космонавтов при выполнении локомоторных упражнений на МКС // Физиология человека. 2017. Т. 43, № 5. С. 63-70.
- 93. Худякова Е.П., Шпаков А.В., Тарасенков Г.Г., Седелкова В.А., Герасимова Ю.И., Горбачев В.П. Влияние физических тренировок на качество операторской деятельности и функциональное состояние оператора в условиях моделированной лунной гравитации // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2024. Т. 58, № 4. С. 32-37.
- 94. Хуснутдинова Д.Р. Роль опорной афферентации в поддержании скоростносиловых свойств и выносливости антигравитационных мышц: автореф. дисс. ... канд. мед. наук: 03.00.13. – М., 2007. – 25 с.
- 95. Чекирда И.Ф., Еремин А.В. Динамика цикличных и ацикличных локомоций космонавтов после 63-дневного космического полета // Космическая биология и авиакосмическая медицина. – 1974. – № 8(4). – С. 9-13.
- 96. Черепов А.Б., Яковенко Е.Н., Поздеева Д.А., Лебедева М.А., Котов А.Н., Баранов М.В. Вариабельность артериального давления как информативный параметр оценки физиологического воздействия гипогравитации // Медицина экстремальных ситуаций. 2016. № 1 (55). С. 50-63.
- 97. Черняев А.А., Фонарева Е.А., Карасев Р.А. Соотношение объёма и интенсивности специальной работоспособности квалифицированных лыжников-гонщиков // Современные наукоемкие технологии. – 2019. – № 10-2. – С. 375-380.
- 98. Шаповалова М.В., Замерград М.В., Гусева А.Л., Байбакова Е.В. Двусторонняя вестибулопатия у пациентов пожилого возраста // Журнал неврологии и

психиатрии им. С.С. Корсакова. Спецвыпуски. – 2020. – Т. 120, № (10-2). – С. 16-21.

- 99. Шенкман Б.С. От медленных к быстрым. Гипогравитационная перестройка миозинового фенотипа мышечных волокон // Acta Naturae. 2016. Т. 8, № 4 (31). С. 52-65.
- 100. Шенкман Б.С., Григорьев А.И., Козловская И.Б. Гравитационные механизмы в тонической двигательной системе. Нейрофизиологические и мышечные аспекты // Физиология человека. – 2017. – Т. 43, № 5. – С. 104-117.
- 101. Шенкман Б.С., Немировская Т.Л., Белозерова И.Н., Чеглова И.А., Козловская И.Б. Скелетно-мышечные волокна человека после длительного космического полета // Доклады академии наук. – 1999. – Т. 367, № 2. – С. 279-281.
- 102. Шенкман Б.С., Цатурян А.К., Вихлянцев И.М., Козловская И.Б., Григорьев А.И. Молекулярные механизмы изменения мышечного тонуса в условиях космического полета и при его моделировании // Acta Naturae. – 2021. – Т. 13, № 2. – С. 85-97.
- 103. Шигуева Т.А., Закирова А.З., Томиловская Е.С., Козловская И.Б. Влияние опорной разгрузки на порядок рекрутирования двигательных единиц // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2013. – Т. 47, № 3. – С. 50-53.
- 104. Шпаков А.В. Механизмы влияний микрогравитации на биомеханические и кинематические характеристики локомоций: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 14.03.08. – М., 2012. – 25 с.
- 105. Шпаков А.В., Артамонов А.А., Воронов А.В., Мельник К.А. Влияние иммерсионной гипокинезии на кинематические и электромиографические характеристики локомоций человека // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2008. – Т. 42, № 5. – С. 24-29.
- 106. Шпаков А.В., Артамонов А.А., Пучкова А.А., Натура Е.С. Стратегия организации локомоций человека и энергетические траты при выполнении ходьбы с различным уровнем весовой нагрузки // Медицина экстремальных ситуаций. – 2018. – Т. 20, № 2. – С. 188-196.

- 107. Шпаков А.В., Воронов А.В. Изучение влияния моделированной невесомости и лунной гравитации на биомеханические параметры ходьбы человека // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. – 2016. – Т. 102, № 10. – С. 1253-1264.
- 108. Шпаков А.В., Воронов А.В. Особенности организации ходьбы человека в условиях различной по величине гравитационной нагрузки на опорнодвигательный аппарат // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2017. – Т. 51, № 7. – С. 38-47.
- 109. Шпаков А.В., Воронов А.В. Сравнительный анализ биомеханических параметров ходьбы человека с различным темпом в исследовании с моделированием невесомости и лунной гравитации // Медицина экстремальных ситуаций – 2016. – № 1 (55). – С. 30-39.
- 110. Шпаков А.В., Воронов А.В., Артамонов А.А., Орлов Д.О., Пучкова А.А. Биомеханические характеристики ходьбы и бега при разгрузке опорнодвигательного аппарата человека методом вертикального вывешивания // Физиология человека. – 2021. – Т. 47, № 4. – С. 68-79.
- 111. Шпаков А.В., Воронов А.В., Фомина Е.В., Лысова Н.Ю., Чернова М.В., Козловская И.Б. Сравнительный анализ эффективности различных режимов локомоторных тренировок в длительных космических полетах по данным биомеханических и электромиографических характеристик ходьбы // Физиология человека. – 2013. – Т. 39, № 2. – С. 60-69.
- 112. Шпаков А.В., Примаченко Г.К., Воронов А.В., Соколов Н.Н., Воронова А.А., Пучкова А.А. Влияние 21-суточной антиортостатической гипокинезии на функциональное состояние опорно-двигательного аппарата человека // Физиология человека. – 2024. – Т. 50, №1. – С. 73-82.
- 113. Шульженко Е.Б., Виль-Вильямс И.Ф. Возможности проведения длительной водной иммерсии методом «сухого» погружения // Космическая биология и авиакосмическая медицина. – 1976. – №. 10. – С. 82-84.
- 114. Шульженко Е.Б., Виль-Вильямс И.Ф. Имитация детренированности организма методом «сухого» погружения // Х чтения К.Э. Циолковского. – 1975. – С. 39-47.

- 115. Щербакова Н.А., Мошонкина Т.Р., Савохин А.А., Селионов В.А., Городничев Р.М., Герасименко Ю.П. Неинвазивный метод управления спинальными локомоторными сетями человека // Физиология человека. – 2016. – Т. 42, № 1. – С. 73-81.
- 116. Adams G.R., Caiozzo V.J., Baldwin K.M. Skeletal muscle unweighting: spaceflight and ground-based models // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 2003. – V. 95 (6). – P. 2185-2201.
- 117. Agid Y. Posture et préparation du mouvement (From posture to initiation of movement) // Revue neurologique. – 1990. – V. 146 (10). – P. 536-542.
- 118. Alcock L., Galna B., Lord S., Rochester L. Characterisation of foot clearance during gait in people with early Parkinson's disease: Deficits associated with a dual task // Journal of biomechanics. – 2016. – V. 49 (13). – P. 2763-2769.
- 119. Alexander N., Schwameder H. Effect of sloped walking on lower limb muscle forces // Gait & posture. – 2016. – V. 47. – P. 62-67.
- 120. Alexander N., Schwameder H. Lower limb joint forces during walking on the level and slopes at different inclinations // Gait & posture. 2016. V. 45. P. 137-142.
- 121. Alexander N., Strutzenberger G., Ameshofer L.M., Schwameder H. Lower limb joint work and joint work contribution during downhill and uphill walking at different inclinations // Journal of biomechanics. – 2017. – V. 61. – P. 75-80.
- 122. Alexander R.M. Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates // Physiological reviews. 1989. V. 69 (4). P. 1199-1227.
- 123. Alexander R.McN., Vernon A. The dimensions of knee and ankle muscles and the forces they exert // Journal of Human Movement Studies. 1975. V. 1. P. 115-123.
- 124. Alkner B.A., Tesch P.A. Knee extensor and plantar flexor muscle size and function following 90 days of bed rest with or without resistance exercise // European journal of applied physiology. – 2004. – V. 93 (3). – P. 294-305.
- Alkner B.A., Tesch P.A., Berg H.E. Quadriceps EMG/force relationship in knee extension and leg press // Medicine and science in sports and exercise. – 2000. – V. 32 (2). – P. 459-463.

- 126. Almonroeder T., Willson J.D., Kernozek T.W. The effect of foot strike pattern on achilles tendon load during running // Annals of biomedical engineering. 2013. V. 41 (8). P. 1758-1766.
- 127. Amirova L.E., Saveko A.A., Tomilovskaya E.S., Plehuna A., Rukavishnikov I.V., Peipsi A. Sharp changes in muscle tone in humans under simulated microgravity // Frontiers in Physiology. – 2021. – V. 12. – P. 661922.
- 128. Antonutto G., Capelli C., Girardis M., Zamparo P., di Prampero P.E. Effects of microgravity on maximal power of lower limbs during very short efforts in humans // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 1999. – V. 86 (1). – P. 85-92.
- 129. Asay J.L., Mündermann A., Andriacchi T.P. Adaptive patterns of movement during stair climbing in patients with knee osteoarthritis // Journal of orthopaedic research: official publication of the Orthopaedic Research Society. – 2009. – V. 27 (3). – P. 325-329.
- Avalos M.A., Rosenblatt N.J. Can minimum toe clearance predict communitybased trips by older adults? // Gait & posture. – 2024. – V. 107. – P. 189-193.
- 131. Awai L., Franz M., Easthope C.S., Vallery H., Curt A., Bolliger M. Preserved gait kinematics during controlled body unloading // Journal of neuroengineering and rehabilitation. – 2017. – V. 14 (1), 25.
- 132. Awrejcewicz J., Supel B., Lamarque C., Kudra G., Wasilewski G., Olejnik P. Numerical and experimental study of regular and chaotic motion of triple physical pendulum // International journal of bifurcation and chaos. 2008. V. 10, № 10. P. 2883-2915.
- 133. Baldwin K.M. Effect of spaceflight on the functional, biochemical, and metabolic properties of skeletal muscle // Medicine and science in sports and exercise. 1996. V. 28 (8). P. 983-987.
- 134. Baranov M.V., Katuntsev V.P., Shpakov A.V., Baranov V.M. A method of ground simulation of physiological effects of hypogravity on humans // Bulletin of Experimental Biology and Medicine. – 2016. – V. 160, № 3. – P. 401-405.

- 135. Barrett R.S., Mills P.M., Begg R.K. A systematic review of the effect of ageing and falls history on minimum foot clearance characteristics during level walking // Gait & posture. – 2010. – V. 32 (4). – P. 429-435.
- 136. Basmajian J.V. Muscles Alive Their Functions Revealed by Electromyography /
  4th ed. Baltimore, MD: Williams & Wilkins Co, 1978. 555 p.
- 137. Behm D.G., Cappa D., Power G.A. Trunk muscle activation during moderate- and high-intensity running // Applied physiology, nutrition, and metabolism. 2009. V. 34 (6). P. 1008-1016.
- 138. Benitez B., Dinyer-McNeely T.K., McCallum L., Kwak M., Succi P.J., Bergstrom H.C. Electromyographic and mechanomyographic responses of the biceps brachii during concentric and eccentric muscle actions to failure at high and low relative loads // European journal of applied physiology. – 2023. – V. 123 (10). – P. 2145-2156.
- Bennett B.C., Russell S.D., Sheth P., Abel M.F. Angular momentum of walking at different speeds // Human movement science. – 2010. – V. 29 (1). P. – 114-124.
- 140. Bhattacharyya K.B. The stretch reflex and the contributions of C David Marsden // Annals of Indian Academy of Neurology. 2017. V. 20 (1). P. 1-4.
- 141. Bigland-Ritchie B. EMG/force relations and fatigue of human voluntary contractions // Exercise and sport sciences reviews. 1981. V. 9. P. 75-117.
- 142. Bing F., Zhang G., Wang Y., Zhang M. Effects of workload and saddle height on muscle activation of the lower limb during cycling // Biomedical engineering online. – 2024. – V. 23 (1). – P. 6.
- 143. Birch I., Vernon W., Walker J., Young M. Terminology and forensic gait analysis // Science & justice: journal of the Forensic Science Society. 2015. № 55. P. 279-284.
- 144. Bloomberg J.J., Peters B.T., Smith S.L., Huebner W P., Reschke M.F. Locomotor head-trunk coordination strategies following space flight // Journal of vestibular research. – 1997. – V. 7 (2-3). – P. 161-177.
- 145. Botter A., Lanfranco F., Merletti R., Minetto M.A. Myoelectric fatigue profiles of three knee extensor muscles // International journal of sports medicine. 2009. V. 30 (6). P. 408-417.

- 146. Bouisset S., Maton B. Quantitative relationship between surface EMG and intramuscular electromyographic activity in voluntary movement // American journal of physical medicine. – 1972. – V. 51 (6). – P. 285-295.
- 147. Boutouyrie P., Fayol A., Fortier C., Khettab H., Cristian C., Gencer U., Fouassier D., Mousseaux E., Derobertmasure A., Leguy C., Bruno R.M. Impact of 60 days of head-down bed rest on large arteries // Journal of hypertension. 2022. V. 40 (10). P. 2058-2067.
- 148. Bovi G., Rabuffetti M., Mazzoleni P., Ferrarin M. Multiple-task gait analysis approach: Kinematic, kinetic and EMG reference data for healthy young and adult subjects // Gait & Posture. – 2011. – V. 33. – P. 6-13.
- 149. Brownstein B., Lamb R.E., Mangine R.E. Quadriceps torque and integrated electromyography // The Journal of orthopaedic and sports physical therapy. 1985. V. 6 (6). P. 309-314.
- 150. Bryan Dixon J. Gastrocnemius vs. soleus strain: how to differentiate and deal with calf muscle injuries // Current reviews in musculoskeletal medicine. 2009. V. 2 (2). P. 74-77.
- 151. Byju A G., Nussbaum M.A., Madigan M.L. Alternative measures of toe trajectory more accurately predict the probability of tripping than minimum toe clearance // Journal of biomechanics. – 2016. – V. 49 (16). P – 4016-4021.
- 152. Caderby T., Lesport A., Turpin N.A., Dalleau G., Watier B., Robert T., Peyrot N., Begue J. Influence of aging on the control of the whole-body angular momentum during volitional stepping: An UCM-based analysis // Experimental gerontology. – 2023. – V. 178. – P. 112217.
- 153. Cappellini G., Ivanenko Y.P., Poppele R.E., Lacquaniti F. Motor patterns in human walking and running // Journal of neurophysiology. – 2006. – № 95. – P. 3426-3437.
- 154. Carter S.C., Batavia M.Z., Gutierrez G.M., Capezuti E.A. Joint movements associated with minimum toe clearance variability in older adults during level overground walking // Gait & posture. 2020. V. 75. P. 14-21.

- 155. Cavanagh P.R., Rice A.J., Licata A.A., Kuklis M.M., Novotny S.C., Genc K.O., Englehaupt R.K., Hanson A.M. A novel lunar bed rest analogue // Aviation, space, and environmental medicine. – 2013. – V. 84, № 11. – P. 1191-1195.
- 156. Chang D.S., Breit G.A., Styf J.R., Hargens A.R. Cutaneous microvascular flow in the foot during simulated variable gravities // The American journal of physiology. – 1996. – V. 271 (4 Pt 2). – P. 961-966.
- 157. Chang Y.H., Hamerski C.M., Kram R. Applied horizontal force increases impact loading in reduced-gravity running // Journal of biomechanics. – 2001. – V. 34 (5). – P. 679-685.
- 158. Chappell S.P., Klaus D.M. Enhanced simulation of partial gravity for extravehicular activity // Journal of human performance in extreme environments. – 2013. – V. 10 (2), Article 1.
- 159. Chase C.J., Aguiar E.J., Moore C.C., Chipkin S.R., Staudenmayer J., Tudor-Locke C., Ducharme S.W. Cadence (steps/min) as an indicator of the walk-to-run transition // Human movement science. 2023. V. 90:103117.
- 160. Christie A., Greig Inglis J., Kamen G., Gabriel D.A. Relationships between surface EMG variables and motor unit firing rates // European journal of applied physiology. 2009. V. 107 (2). P. 177-185.
- 161. Cicchella A. Development of the biomechanical technologies for the modeling of major segments of the human body: Linking the past with the present // Biology. 2020. V. 9 (11): 399.
- 162. Clauser C.E., McConville J.T., Young J.W. Weight. volume. and center of mass of segments of the human body // AMRL Technical Report. Wright Patterson Air Force Base. Ohio. (NTIS No. AD-710-622.). – 1969. – P. 69-70.
- 163. Clément G., Kuldavletova O., Macaulay T.R., Wood S.J., Navarro Morales D.C., Toupet M., Hautefort C., Van Nechel C., Quarck G., Denise P. Cognitive and balance functions of astronauts after spaceflight are comparable to those of individuals with bilateral vestibulopathy // Frontiers in neurology. – 2023. – V. 14: 1284029.
- 164. Cowburn J., Serrancolí G., Pave, G., Minetti A., Salo A., Colyer S., Cazzola D. A novel computational framework for the estimation of internal musculoskeletal loading
and muscle adaptation in hypogravity // Frontiers in physiology. -2024. - V. 15: 1329765.

- 165. De Luca C.J. Myoelectrical manifestations of localized muscular fatigue in humans
   // Critical reviews in biomedical engineering. 1984. V. 11 (4). P. 251-279.
- 166. De Martino E., Green D.A., Ciampi de Andrade D., Weber T., Herssens N. Human movement in simulated hypogravity-Bridging the gap between space research and terrestrial rehabilitation // Frontiers in neurology. – 2023. – V. 14, 1062349.
- 167. De Witt J.K., Edwards W.B., Scott-Pandorf M.M., Norcross J.R., Gernhardt M.L. The preferred walk to run transition speed in actual lunar gravity // The Journal of experimental biology. – 2014. – V. 217 (Pt 18). – P. 3200-3203.
- 168. De Witt J.K., Perusek G.P., Bentley J., Edwards W.B., Gilkey K.M., Lewandowski B.E. Kinematic and Electromyographic evaluation of locomotion on the enhanced zero-gravity locomotion simulator: A comparison of external loading mechanisms. US National Aeronautics and Space Administration 2008. TP-2007-214764. P. 1-27.
- 169. De Witt J.K., Perusek G.P., Lewandowski B.E., Gilkey K.M., Savina M.C., Samorezov S., Edwards W.B. Locomotion in simulated and real microgravity: horizontal suspension vs. parabolic flight // Aviation, space, and environmental medicine. – 2010. – V. 81, № 12. – P. 1092-1099.
- 170. De Witt J.K., Ploutz-Snyder L.L. Ground reaction forces during treadmill running in microgravity // Journal of biomechanics. 2014. V. 47 (10). P. 2339-2347.
- 171. Desplanches D. Structural and functional adaptations of skeletal muscle to weightlessness // International journal of sports medicine. – 1997. – V. 18 Suppl 4. – P. S259-S264.
- 172. Dewolf A.H., Ivanenko Y., Zelik K.E., Lacquaniti F., Willems P.A. Kinematic patterns while walking on a slope at different speeds // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 2018. – V. 125 (2). – P. 642-653.
- 173. Di Nardo F., Ghetti G., Fioretti S. Assessment of the activation modalities of gastrocnemius lateralis and tibialis anterior during gait: a statistical analysis // Journal of electromyography and kinesiology. – 2013. – V. 23 (6). – P. 1428-1433.

- 174. Di Prampero P.E., Narici M.V. Muscles in microgravity: from fibres to human motion // Journal of biomechanics. 2003. V. 36 (3). P. 403-412.
- 175. Disselhorst-Klug C., Schmitz-Rode T., Rau G. Surface electromyography and muscle force: limits in sEMG-force relationship and new approaches for applications // Clinical biomechanics (Bristol, Avon). 2009. V. 24 (3). P. 225-235.
- 176. Donelan J.M., Kram R. The effect of reduced gravity on the kinematics of human walking: a test of the dynamic similarity hypothesis for locomotion // The Journal of experimental biology. – 1997. – V. 200 (Pt 24). – P. 3193-3201.
- 177. Dupont L., Gamet D., Pérot C. Motor unit recruitment and EMG power spectra during ramp contractions of a bifunctional muscle // Journal of electromyography and kinesiology. – 2000. – V. 10 (4) – P. 217-224.
- 178. Dzeladini F., van den Kieboom J., Ijspeert A. The contribution of a central pattern generator in a reflex-based neuromuscular model // Frontiers in human neuroscience. - 2014. – V. 8: 371.
- 179. Edgerton V.R., McCall G.E., Hodgson J.A., Gotto J., Goulet C., Fleischmann K., Roy R.R. Sensorimotor adaptations to microgravity in humans // J. Exp. Biol. – 2001. – V. 204 (18). – P. 3217-3224.
- 180. Edgerton V.R., Zhou M.Y., Ohira Y., Klitgaard H., Jiang B., Bell G., Harris B., Saltin B., Gollnick P.D., Roy R.R. Human fiber size and enzymatic properties after 5 and 11 days of spaceflight // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 1995. – V. 78 (5). – P. 1733-1739.
- 181. Eloranta V., Komi P.V. Function of the quadriceps femoris muscle under maximal concentric and eccentric contractions // Electromyography and clinical neurophysiology. – 1980. – V. 20 (2). – P. 159-174.
- 182. Ema R., Wakahara T., Mogi Y., Miyamoto N., Komatsu T., Kanehisa H., Kawakami Y. In vivo measurement of human rectus femoris architecture by ultrasonography: validity and applicability // Clinical physiology and functional imaging. – 2013. – V. 33 (4). -P. 267-273.
- 183. English K.L., Downs M., Goetchius E., Buxton R., Ryder J.W., Ploutz-Snyder R., Guilliams M., Scott J.M., Ploutz-Snyder L.L. High intensity training during

spaceflight: results from the NASA Sprint Study // NPJ microgravity. – 2020. – V. 6: 21.

- 184. English K.L., Lee S.M. C., Loehr J.A., Ploutz-Snyder R.J., Ploutz-Snyder L.L. Isokinetic Strength Changes Following Long-Duration Spaceflight on the ISS // Aerospace medicine and human performance. – 2015. – V. 86 (12 Suppl). – P. A68-A77.
- 185. Ericson M. On the biomechanics of cycling. A study of joint and muscle load during exercise on the bicycle ergometer // Scandinavian journal of rehabilitation medicine. – 1986. – V. 16. – P. 1-43.
- 186. Escamilla R.F., Fleisig G.S., Zheng N., Barrentine S.W., Wilk K.E., Andrews J.R. Biomechanics of the knee during closed kinetic chain and open kinetic chain exercises
  // Medicine and science in sports and exercise. 1998. V. 30 (4). P. 556-569.
- 187. Esposito F., Cè E., Gobbo M., Veicsteinas A., Orizio C. Surface EMG and mechanomyogram disclose isokinetic training effects on quadriceps muscle in elderly people // European journal of applied physiology. – 2005. – P. 94 (5-6). – P. 549-557.
- 188. Esposito F., Limonts E., Gobbo M. Electrical and mechanical response of finger flexor muscles during voluntary isometric contractions in elite rock-climbers // European Journal Applied Physiology. – 2009. – V. 105. – P. 81-92.
- 189. Farina D., Merletti R., Indino B., Graven-Nielsen T. Surface EMG crosstalk evaluated from experimental recordings and simulated signals. Reflections on crosstalk interpretation, quantification and reduction // Methods of information in medicine. – 2004. – V. 43 (1). – P. 30-35.
- 190. Farina D., Merletti R., Indino B., Nazzaro M., Pozzo M. Surface EMG crosstalk between knee extensor muscles: experimental and model results // Muscle & nerve. – 2002. – V. 26 (5). – P. 681-695.
- 191. Feldman A.G., Levin M.F., Garofolini A., Piscitelli D., Zhang L. Central pattern generator and human locomotion in the context of referent control of motor actions // Clinical neurophysiology. – 2021. – V. 132 (11). – P. 2870-2889.

- 192. Fischer A.G., Wolf A. Assessment of the effects of body weight unloading on overground gait biomechanical parameters // Clinical biomechanics (Bristol, Avon). – 2015. – V. 30 (5). – P. 454-461.
- 193. Fischer A.G., Wolf A. The effects of body weight unloading on kinetics and muscle activity of overweight males during Overground walking // Clinical biomechanics (Bristol, Avon). – 2018. – V. 52. – P. 80-85.
- 194. Fitts R.H., Riley D.R., Widrick J.J. Functional and structural adaptations of skeletal muscle to microgravity // The Journal of experimental biology. – 2001. – V. 204 (Pt 18). – P. 3201-3208.
- 195. Fitts R.H., Riley D.R., Widrick J.J. Physiology of a microgravity environment invited review: microgravity and skeletal muscle // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 2000. – V. 89 (2). – P. 823-839.
- 196. Fitts R.H., Trappe S.W., Costill D.L., Gallagher P.M., Creer A.C., Colloton P.A., Peters J.R., Romatowski J.G., Bain J.L., Riley D. A. Prolonged space flight-induced alterations in the structure and function of human skeletal muscle fibres // The Journal of physiology. – 2010. – V. 588 (Pt 18). – P. 3567-3592.
- 197. Fomina E., Savinkina A. Locomotion strategy and magnitude of ground reaction forces during treadmill training on ISS // Aerospace Medicine and Human Performance. – 2017. – V. 88 (9). – P. 841-849.
- 198. Frank J.S., Earl M. Coordination of posture and movement // Physical therapy. 1990. V. 70 (12). P. 855-863.
- 199. Franz J.R., Kram R. The effects of grade and speed on leg muscle activations during walking // Gait & posture. – 2012. – V. 35 (1). – P. 143-147.
- 200. Fregly B.J., Zajac F.E. A state-space analysis of mechanical energy generation, absorption, and transfer during pedaling // Journal of biomechanics. 1996. V. 29 (1). P. 81-90.
- 201. Freilich R.J., Kirsner R.L., Byrne E. Isometric strength and thickness relationships in human quadriceps muscle // Neuromuscular disorders: NMD. – 1995. – V. 5 (5). – P. 415-422.

- 202. Frigon A. Central pattern generators of the mammalian spinal cord // The Neuroscientist. 2012. V. 18 (1). P. 56-69.
- 203. Ganesan M., Sathyaprabha T.N., Gupta A., Pal P.K. Effect of partial weightsupported treadmill gait training on balance in patients with Parkinson disease // PM & R: the journal of injury, function, and rehabilitation. – 2014. – V. 6 (1). – P. 22-33.
- 204. Ganesan M., Sathyaprabha T.N., Pal P.K., Gupta A. Partial body weight-supported treadmill training in patients with Parkinson disease: impact on gait and clinical manifestation // Archives of physical medicine and rehabilitation. – 2015. – V. 96, № 9. – P. 1557-1565.
- 205. Gao Y., Arfat Y., Wang H., Goswami N. Muscle atrophy induced by mechanical unloading: mechanisms and potential countermeasures // Frontiers in physiology. – 2018. – V. 9. – P. 235.
- 206. Garnett R.A., O'Donovan M.J., Stephens J.A., Taylor A. Motor unit organization of human medial gastrocnemius // The Journal of physiology. 1979. V. 287. P. 33-43.
- 207. Genc K.O., Mandes V.E., Cavanagh P.R. Gravity replacement during running in simulated microgravity // Aviation, space, and environmental medicine. 2006. V. 77, № 11. P. 1117-1124.
- 208. Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Moshonkina T., Sayenko D., Gad P., Edgerton V.R. Transcutaneous electrical spinal-cord stimulation in humans // Annals of physical and rehabilitation medicine. 2015. V. 58 (4). P. 225-231.
- 209. Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Puhov A., Moshonkina T., Savochin A., Selionov V., Roy R.R., Lu D.C., Edgerton V.R. Initiation and modulation of locomotor circuitry output with multisite transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord in noninjured humans // Journal of neurophysiology. 2015. V. 113 (3). P. 834-842.
- 210. Gerdle B., Henriksson-Larsén K., Lorentzon R., Wretling M.L. Dependence of the mean power frequency of the electromyogram on muscle force and fibre type // Acta physiologica Scandinavica. – 1991. – V. 142 (4). – P. 457-465.

- 211. Gillet C., Duboy J., Barbier F., Armand S., Jeddi R., Lepoutre F.X., Allard P. Contribution of accelerated body masses to able-bodied gait // American journal of physical medicine & rehabilitation. 2003. V. 82 (2). P. 101-109.
- 212. Gollnick P.D., Sjödin B., Karlsson J., Jansson E., Saltin B. Human soleus muscle: a comparison of fiber composition and enzyme activities with other leg muscles // Pflugers Archiv: European journal of physiology. 1974. V. 348 (3). P. 247-255.
- 213. Gonzalez-Izal M., Lusa Cadore E., Izquierdo M. Muscle conduction velocity, surface electromyography variables, and echo intensity during concentric and eccentric fatigue // Muscle & nerve. – 2014. – V. 49 (3). – P. 389-397.
- 214. Gopalakrishnan R., Genc K.O., Rice A.J., Lee S.M., Evans H.J., Maender C.C., Ilaslan H., Cavanagh P.R. Muscle volume, strength, endurance, and exercise loads during 6-month missions in space // Aviation, space, and environmental medicine. – 2010. – V. 81 (2). – P. 91-102.
- 215. Gossard J.P., Sirois J., Noué P., Côté M.P., Ménard A., Leblond H., Frigon A. Chapter 2--the spinal generation of phases and cycle duration // Progress in brain research. – 2011. – V. 188. – P. 15-29.
- 216. Gosseye T.P., Willems P.A., Heglund N.C. Biomechanical analysis of running in weightlessness on a treadmill equipped with a subject loading system // European journal of applied physiology. – 2010. – V. 110. – P. 709-728.
- 217. Goubel F. Changes in mechanical properties of human muscle as a result of spaceflight // International journal of sports medicine. – 1997. – V. 18, Suppl 4. – P. S285-S287.
- 218. Gregor R.J., Broker J.P., Ryan M.M. The biomechanics of cycling // Exercise and sport sciences reviews. 1991. V. 19. P. 127-169.
- 219. Grigoriev A.I., Egorov A.D. Physiological aspects of adaptation of main human body systems during and after space flight // Advances in Space Biology and Medicine / ed. S.L. Bonting / JAI Press Inc., Greenwich, Connecticut, London / England. 1992. V. 2.– P. 43–82.
- 220. Haff G.G., Nimphius S. Training principles for power // Journal Strength and Conditioning. 2012. V. 34. P. 2-12.

- 221. Haff G.G., Ruben R.P., Lider J., Twine C., Cormie P. A comparison of methods for determining the rate of force development during isometric midthigh clean pulls // Journal Strength and Conditioning. – 2015. – V. 29. – P. 386-395.
- 222. Hajj-Boutros G., Sonjak V., Faust A., Hedge E., Mastrandrea C., Lagacé J.C., St-Martin P., Naz Divsalar D., Sadeghian F., Chevalier S., Liu-Ambrose T., Blaber A. P., Dionne I.J., Duchesne S., Hughson R., Kontulainen S., Theou O., Morais J.A. Impact of 14 days of bed rest in older adults and an exercise countermeasure on body composition, muscle strength, and cardiovascular function: Canadian Space Agency Standard Measures // Gerontology. 2023. V. 69 (11). P. 1284-1294.
- 223. Hanon C., Thépaut-Mathieu C., Vandewalle H. Determination of muscular fatigue in elite runners // European journal of applied physiology. – 2005. – V. 94 (1-2). – P. 118-125.
- 224. Hansen C., Einarson E., Thomson A., Whiteley R., Witvrouw E. Hamstring and calf muscle activation as a function of bodyweight support during treadmill running in ACL reconstructed athletes // Gait & Posture. – 2017. – V. 58, № 9. – P. 154-158.
- 225. Hargens A.R., Vico L. Long-duration bed rest as an analog to microgravity // Journal of applied physiology (1985). 2016. V. 120 (8). P. 891903.
- 226. Harris L.R., Jenkin M., Herpers R. Long-duration head down bed rest as an analog of microgravity: Effects on the static perception of upright // Journal of vestibular research: equilibrium & orientation. – 2022. – V. 32 (4). – P. 325-340.
- 227. Hasson C.J., Caldwell G.E., van Emmerik R.E. Changes in muscle and joint coordination in learning to direct forces // Human movement science. 2008. V. 27 (4). P. 590-609.
- 228. Hermens H.J., Freriks B., Disselhorst-Klug C., Rau G. Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures // Journal of electromyography and kinesiology. 2000. V. 10 (5). P. 361-374.
- 229. Hides J.A., Lambrecht G., Stanton W.R., Damann V. Changes in multifidus and abdominal muscle size in response to microgravity: possible implications for low back pain research // European spine journal. – 2016. – V. 25 Suppl 1 – P. 175-182.

- 230. Higashihara A., Nagano Y., Ono T., Fukubayashi T. Differences in activation properties of the hamstring muscles during overground sprinting // Gait & posture. – 2015. – V. 42 (3). – P. 360-364.
- 231. Ho W.H., Shiang T.Y., Lee C.C., Cheng S.Y. Body segment parameters of young Chinese men determined with magnetic resonance imaging // Medicine and science in sports and exerciseю – 2013. V. – 45 (9). – Р. 1759-1766.
- 232. Hreljac A. Preferred and energetically optimal gait transition speeds in human locomotion // Medicine and science in sports and exercise. 1993. V. 25 (10) P. 1158-1162.
- 233. Hug F., Laplaud D., Lucia A., Grelot L. EMG threshold determination in eight lower limb muscles during cycling exercise: a pilot study // International journal of sports medicine. – 2006. – V. 27 (6). – P. 456-462.
- 234. Hwang I.S. Physiological aspects of MMG and EMG spectra during load-varying isometric dorsiflexion // Electromyography and clinical neurophysiology. – 2007. – V.47 (2). – P. 79-87.
- 235. Ivanenko Y.P., Grasso R., Macellari V., Lacquaniti F. Control of foot trajectory in human locomotion: role of ground contact forces in simulated reduced gravity // Journal of neurophysiology. – 2002. – V. 87 (6). – P. 3070-3089.
- 236. Jongerius N., Wainwright B., Wheat J., Bissas A. Prevalence and functional implications of Soleus and Tibialis anterior activation strategies during cycling // Journal of sports sciences. – 2021. – V. 39 (21). – P. 2485-2492.
- 237. Jurell K.C. Surface EMG and fatigue // Physical medicine and rehabilitation clinics of North America. 1998. V 9 (4). P. 933-947.
- 238. Kaplanis P.A., Pattichis C.S., Hadjileontiadis L.J., Roberts V.C. Surface EMG analysis on normal subjects based on isometric voluntary contraction // Journal of electromyography and kinesiology. – 2009. – V. 19 (1). – P. 157-171.
- 239. Kapri E., Mehtaa M., Singh K. Biomechanics of running: An overview on gait cycle // International journal of physical education, fitness and sports. 2021. V. 10 (3). P. 1-9.

- 240. Kawada M., Hata K., Kiyama R., Maeda T., Yone K. Biomechanical characterization of slope walking using musculoskeletal model simulation // Acta of bioengineering and biomechanics. 2018. V. 20 (1). P. 117-125.
- 241. Kerr A., Rafferty D., Moffat F., Morlan G. Specificity of recumbent cycling as a training modality for the functional movements; sit-to-stand and step-up // Clinical biomechanics (Bristol, Avon). – 2007. – V. 22 (10). – P. 1104-1111.
- 242. Kim K.M., Jang H.C., Lim S. Differences among skeletal muscle mass indices derived from height-, weight-, and body mass index-adjusted models in assessing sarcopenia // The Korean journal of internal medicine. – 2016. – V. 31 (4). – P. 643-650.
- 243. Kimata K., Otsuka S., Yokota H., Shan X., Hatayama N., Naito M. Relationship between attachment site of tibialis anterior muscle and shape of tibia: anatomical study of cadavers // Journal of foot and ankle research. – 2022. – V. 15 (1): 54.
- 244. Kleindienst F.I., Michel K.J., Schwarz J., Krabbe B. Comparison of kinematic and kinetic parameters between the locomotion patterns in nordic walking, walking and running // Sportverletzung Sportschaden: Organ der Gesellschaft fur Orthopadisch-Traumatologische Sportmedizin. – 2006. – V. 20 (1). – P. 25-30.
- 245. Koppelmans V., Mulavara A.P., Yuan P., Cassady K.E., Cooke K.A., Wood S.J., Reuter-Lorenz P.A., De Dios Y.E., Stepanyan V., Szecsy D.L., Gadd N.E., Kofman I., Scott J.M., Downs M.E., Bloomberg J.J., Ploutz-Snyder L., Seidler R.D. Exercise as potential countermeasure for the effects of 70-days of bed rest on cognitive and sensorimotor performance // Frontiers in systems neuroscience. – 2015. – V. 9: 121.
- 246. Koryak Y.A. Architectural and functional specifics of the human triceps surae muscle in vivo and its adaptation to microgravity // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 2019. – V. 126 (4). – P. 880-893.
- 247. Koryak Y.A. Contractile characteristics of the triceps surae muscle in healthy males during 120-days head-down tilt (HDT) and countermeasures // Journal of gravitational physiology. – 1994. – V. 1 (1). – P.141-143.
- 248. Koryak Y.A. Influence of simulated microgravity on mechanical properties in the human triceps surae muscle in vivo. I: Effect of 120 days of bed-rest without physical

training on human muscle musculo-tendinous stiffness and contractile properties in young women // European journal of applied physiology. -2014. -V. 114. -P. 1025-1036.

- 249. Koryak Y.A. Isokinetic force and work capacity after long-duration space station MIR and short-term International Space Station missions // Aerospace medicine and human performance. – 2020. – V. 91. – № 5. – P. 422-431.
- 250. Koschate J., Thieschäfer L., Drescher U., Hoffmann U. Impact of 60 days of 6° head down tilt bed rest on muscular oxygen uptake and heart rate kinetics: efficacy of a reactive sledge jump countermeasure // European journal of applied physiology. 2018. V. 118 (9). P. 1885-1901.
- 251. Kostas V.I., Stenger M.B., Knapp C.F., Shapiro R., Wang S., Diedrich A., Evans J.M. Cardiovascular models of simulated moon and mars gravities: head-up tilt vs. lower body unweighting // Aviation, space, and environmental medicine. 2014. V. 85 (4). P. 414-419.
- 252. Koulouris G., Connell D. Hamstring muscle complex: an imaging review // Radiographics: a review publication of the Radiological Society of North America, Inc. 2005. V. 25 (3). P. 571-586.
- 253. Kozlovskaya I., Dmitrieva I., Grigorieva L., Kirenskaya A., Kreidich Y. Gravitational mechanisms in the motor system. Studies in real and simulated weightlessness. In: Stance and Motion. eds. Gurfinkel V. S., Ioffe M. Ye., J. Massion. (New York: Plenum). 1988. P. 37-48.
- 254. Kozlovskaya I.B., Grigoriev A.I., Stepantzov V.I. Countermeasure of the negative effects of weightlessness on physical systems in longterm space flights // Acta Astronautica. – 1995. – V. 36. – № 8-12. – P. 661-668.
- 255. Kozlovskaya I.B., Sayenko I.V., Sayenko D.G., Miller T.F., Khusnutdinova D.R., Melnik K.A. Role of support afferentation in control of the tonic muscle activity // Acta Astronautica – 2007. – V. 60. – P. 285-294.
- 256. Krainski F., Hastings J.L., Heinicke K., Romain N., Pacini E.L., Snell P.G., Wyrick P., Palmer M.D., Haller R.G., Levine B.D. The effect of rowing ergometry and resistive

exercise on skeletal muscle structure and function during bed rest // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 2014. – V. 116 (12). – P. 1569-1581.

- 257. Kuster M., Sakurai S., Wood G.A. Kinematic and kinetic comparison of downhill and level walking // Clinical biomechanics (Bristol, Avon). – 1995. – V. 10 (2). – P. 79-84.
- 258. La Scala Teixeira C.V., Evangelista A.L., Novaes J.S., Da Silva Grigoletto M.E., Behm D.G. "You're only as strong as your weakest link": A current opinion about the concepts and characteristics of functional training // Frontiers in physiology. – 2017. – V. 8:643.
- 259. Lacquaniti F., Ivanenko Y.P., Sylos-Labini F., La Scaleia V., La Scaleia B., Willems P.A., Zago M. Human locomotion in hypogravity: from basic research to clinical applications // Frontiers in Physiology. – 2017. – V. 8.
- 260. Lafortune M.A., Cavanagh P.R., Sommer H.J., Kalenak A. Three-dimensional kinematics of the human knee during walking // Journal of biomechanics. – 1992. – V. 25 (4). – P. 347-357.
- 261. Landin D., Thompson M., Reid M. Actions of two bi-articular muscles of the lower extremity: A Review // Journal of clinical medicine research. – 2016. – V. 8 (7). – P. 489-494.
- 262. Landin D., Thompson M., Reid M. Knee and ankle joint angles influence the plantarflexion torque of the Gastrocnemius // Journal of clinical medicine research. – 2015. – V. 7 (8). – P. 602-606.
- 263. Lathers C.M., Charles J.B. Comparison of cardiovascular function during the early hours of bed rest and space flight // Journal of clinical pharmacology. – 1994. – V. 34 (5). – P. 489-499.
- 264. Lathers C.M., Diamandis P.H., Riddle J.M., Mukai C., Elton K.F., Bungo M.W., Charles J.B. Acute and intermediate cardiovascular responses to zero gravity and to fractional gravity levels induced by head-down or head-up tilt // Journal of clinical pharmacology. – 1990. – V. 30 (6). – P. 494-523.
- 265. Lathers C.M., Riddle J.M., Mulvagh S.L., Mukai C., Diamandis P.H., Dussack L.G., Bungo M.W., Charles J.B. Echocardiograms during six hours of bedrest at head-

down and head-up tilt and during space flight // Journal of clinical pharmacology. – 1993. – V. 33 (6). – P. 535-543.

- 266. Lay A.N., Hass C.J., Gregor R.J. The effects of sloped surfaces on locomotion: a kinematic and kinetic analysis // Journal of biomechanics. 2006. V. 39 (9). P. 1621-1628.
- 267. Lay A.N., Hass C.J., Gregor R.J. The effects of sloped surfaces on locomotion: backward walking as a perturbation // Journal of biomechanics. 2007. V. 40 (13). P. 3050-3055.
- 268. Leach C.S., Alfrey C.P., Suki W.N., Leonard J.I., Rambaut P.C., Inners L.D., Smith S.M., Lane H.W., Krauhs J.M. Regulation of body fluid compartments during shortterm spaceflight // Journal of applied physiology (1985). – 1996. – V. 81 (1). – P. 105-116.
- 269. Leblanc A., Matsumoto T., Jones J., Shapiro J., Lang T., Shackelford L., Smith S. M., Evans H., Spector E., Ploutz-Snyder R., Sibonga J., Keyak J., Nakamura T., Kohri K., Ohshima H. Bisphosphonates as a supplement to exercise to protect bone during long-duration spaceflight // Osteoporosis international. 2013. V. 24 (7) P. 2105-2114.
- 270. Lee C.R., Farley C.T. Determinants of the center of mass trajectory in human walking and running // The Journal of experimental biology. 1998. V. 201 (Pt 21). P. 2935-2944.
- 271. Leroux A., Fung J., Barbeau H. Postural adaptation to walking on inclined surfaces:
  I. Normal strategies // Gait & posture. 2002. V. 15 (1). P. 64-74.
- 272. Leteneur S., Gillet C., Sadeghi H., Allard P., Barbier F. Effect of trunk inclination on lower limb joint and lumbar moments in able men during the stance phase of gait // Clinical biomechanics (Bristol, Avon). – 2009. – V. 24 (2). – P. 190-195.
- 273. Leteneur S., Simoneau E., Gillet C., Dessery Y., Barbier F. Trunk's natural inclination influences stance limb kinetics, but not body kinematics, during gait initiation in able men // PloS one. 2013. V. 8 (1): e55256.
- 274. Lew W.D., Lewis J.L., Craig E.V. Stabilization by capsule, ligaments and labrum: stability at the extremes of motion. In: Matsen F.A., Fu F.H., Hawkins R.J., editors.

The Shoulder: A Balance of mobility and stability // American Academy of Orthopaedic Surgeons; Rosemont, IL: 1993. - P. 69-89.

- 275. Lewek M.D. The influence of body weight support on ankle mechanics during treadmill walking // Journal of biomechanics. 2011. V. 44 (1). P. 128-133.
- 276. Linnamo V., Moritani T., Nicol C., Komi P.V. Motor unit activation patterns during isometric, concentric and eccentric actions at different force levels // Journal of electromyography and kinesiology. – 2003. – V. 13, № 1. – P. 93-101.
- 277. Loehr J.A., Guilliams M.E., Petersen N., Hirsch N., Kawashima S., Ohshima H. Physical training for long-duration spaceflight // Aerospace medicine and human performance. – 2015. – V. 86 (12 Suppl). – P. A14-A23.
- 278. Louisy F., Guezennec C.Y., Güell A. Leg vein hemodynamics during bedrests simulating lunar trip. // Journal of gravitational physiology. – 1994. – V. 1 (1). – P. 100-101.
- 279. MacLean M.K., Ferris D.P. Human muscle activity and lower limb biomechanics of overground walking at varying levels of simulated reduced gravity and gait speeds // PloS one. – 2021. – V. 16 (7), e0253467.
- 280. Masuda K., Kikuhara N., Takahashi H., Yamanaka K. The relationship between muscle cross-sectional area and strength in various isokinetic movements among soccer players // Journal of sports sciences. – 2003. – V. 21 (10). – P. 851-858.
- 281. Masumotoa K., Joergerb J., Mercerb J.A. Influence of stride frequency manipulation on muscle activity during running with body weight support // Gait & Posture. – 2018. – V. 61. – P. 473-478.
- 282. Mayet-Sornay M.H., Hoppeler H., Shenkman B.S., Desplanches D. Structural changes in arm muscles after microgravity // Journal of gravitational physiology. – 2000. – V. 7 (1). – P. S43-S44.
- 283. McBride J.M., Triplett-McBride T., Davie A., Newton R.U. A comparison of strength and power characteristics between power lifters, Olympic lifters, and sprinters // Journal strength and conditioning. – 1999. – V. 13 (1). – P. 58-66.
- 284. McCrea D.A., Rybak I.A. Organization of mammalian locomotor rhythm and pattern generation // Brain research reviews. 2008. V. 57 (1). P. 134-146.

- 285. McCrory J.L., Lemmon D.R., Sommer H.J., Prout B., Smith D., Korth D.W., Lucero J., Greenisen M., Moore J., Kozlovskaya I., Pestov I., Stepansov V., Miyakinchenko Y., Cavanagh P.R. Evaluation of a treadmill with vibration isolation and stabilization (TVIS) for use on the International Space Station // Journal of applied biomechanics. – 1999. – V. 15. – № 3. – P. 292-302.
- 286. McMahon T.A., Valiant G., Frederick E.C. Groucho running // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). 1987. V. 62 (6). P. 2326-2337.
- 287. Mesin L. Crosstalk in surface electromyogram: literature review and some insights
  // Physical and engineering sciences in medicine. 2020. V. 43 (2). P. 481-492.
- 288. Meyer F., Bar-Or O., MacDougall D., Heigenhauser G.J. Sweat electrolyte loss during exercise in the heat: effects of gender and maturation // Medicine and science in sports and exercise. – 1992. – V. 24 (7). – P. 776-781.
- 289. Michel E.L., Johnston R.S., Dietlein L.F. Biomedical results of the Skylab Program
  // Life sciences and space research. 1976. V. 14. P. 3-18.
- 290. Miller C.A., Kofman I.S., Brady R.R., May-Phillips T.R., Batson C.D., Lawrence E. L., Taylor L.C., Peters B.T., Mulavara A.P., Feiveson A.H., Reschke M.F., Bloomberg J.J. Functional task and balance performance in bed rest subjects and astronauts // Aerospace medicine and human performance. 2018. V. 89 (9). P. 805-815.
- 291. Miller C.A., Peters B.T., Brady R.R., Ricards J.R., Ploutz-Snyder R.J., Mulavara A.P., Cohen H.S., Bloomberg J.J. Change in toe clearance during treadmill walking after long-duration spaceflight // Aviation, space and environmental medicine. 2010. V. 81, № 10. P. 919-928.
- 292. Miller T.F., Saenko I.V., Popov D.V., Vinogradova O.L., Kozlovskaya, I. B. Effect of mechanical stimulation of the support zones of soles on the muscle stiffness in 7day dry immersion // Journal of gravitational physiology. – 2004 - № 11 (2). – P. 135-136.
- 293. Minassian K., Hofstoetter U.S., Dzeladini F., Guertin P.A., Ijspeert A. The human central pattern generator for locomotion: does it exist and contribute to walking? // The

Neuroscientist: a review journal bringing neurobiology, neurology and psychiatry. – 2017. – V. 23 (6). – P. 649-663.

- 294. Momeni K., Faghri P.D., Evans M. Lower-extremity joint kinematics and muscle activations during semi-reclined cycling at different workloads in healthy individuals // Journal of neuroengineering and rehabilitation. 2014. V. 11. P. 146.
- 295. Moore A.D., Downs M.E., Lee S.M., Feiveson A.H., Knudsen P., Ploutz-Snyder L. Peak exercise oxygen uptake during and following long-duration spaceflight // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 2014. – V. 117 (3). – P. 231-238.
- 296. Mornieux G., Gollhofer A., Stapelfeldt B. Muscle coordination while pulling up during cycling // International journal of sports medicine. – 2010. – V. 31 (12). – P. 843-846.
- 297. Mulavara A.P., Feiveson A.H., Fiedler J., Cohen H., Peters B.T., Miller C., Brady R., Bloomberg J.J. Locomotor function after long-duration space flight: effects and motor learning during recovery // Experimental brain research. 2010. V. 202 (3). P. 649-659.
- 298. Mulavara A.P., Peters B.T., Miller C.A., Kofman I.S., Reschke M.F., Taylor L.C., Lawrence E.L., Wood S.J., Laurie S.S., Lee S.M.C., Buxton R.E., May-Phillips T.R., Stenger M.B., Ploutz-Snyder L.L., Ryder J.W., Feiveson A.H., Bloomberg J.J. Physiological and functional alterations after spaceflight and bed rest // Medicine and science in sports and exercise. – 2018. – V. 50 (9). – P. 1961-1980.
- 299. Mulder E., Clément G., Linnarsson D., Paloski W.H., Wuyts F.P., Zange J., Frings-Meuthen P., Johannes B., Shushakov V., Grunewald M., Maassen N., Buehlmeier J., Rittweger J. Musculoskeletal effects of 5 days of bed rest with and without locomotion replacement training // European journal of applied physiology. – 2015. – V. 115 (4). – P. 727-738.
- 300. Musienko P.E., Lyalka V.F., Gorskii O.V., Zelenin P.V., Deliagina T.G. Activity of spinal interneurons during forward and backward locomotion // The Journal of neuroscience. – 2022. – V. 42 (17). – P. 3570-3586.
- 301. Narici M. V., De Boer, M.D. Disuse of the musculo-skeletal system in space and on Earth // European journal of applied physiology. 2011. V. 111 (3). P. 403-420.

- 302. 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 // European journal of applied physiology. – 2003. – V. 90 (3-4). – P. 275-282.
- 303. Narici M.V., Roi G.S. Landoni L. Force of knee extensor and flexor muscles and cross-sectional area determined by nuclear magnetic resonance imaging // European journal of applied physiology. – 1988. – V. 57. – P. 39-44.
- 304. Navasiolava N.M., Custaud M.A., Tomilovskaya E.S., Larina I.M., Mano T., Gauquelin-Koch G., Gharib C., Kozlovskaya I.B. Long-term dry immersion: review and prospects // European journal of applied physiology. 2011. V. 111, №7. P. 1235-1260.
- 305. Netreba A.I., Khusnutdinova D.R., Vinogradova O.L., Kozlovskaya I.B. Effect of dry immersion of various durations in combination with artificial stimulation of foot support zones upon force-velocity characteristics of knee extensors // Journal of gravitational physiology. – 2006. – V. 13, № 1. – P. 71-72.
- 306. Neumann D.A. Hip abductor muscle activity in persons with a hip prosthesis while carrying loads in one hand // Physical therapy. 1996. V. 76 (12). P. 1320-1330.
- 307. Neumann D.A. Kinesiology of the hip: a focus on muscular actions // The Journal of orthopaedic and sports physical therapy. 2010. V. 40 (2). P. 82-94.
- 308. Newman D.J., Jackson D.K., Bloomberg J.J. Altered astronaut lower limb and mass center kinematics in downward jumping following space flight // Experimental brain research. – 1997. – 117. – 30-42.
- 309. Nigg B.M. The role of impact forces and foot pronation: a new paradigm // Clinical journal of sport medicine. 2001. V. 11 (1). P. 2-9.
- 310. Nilsson J., Thorstensson A., Halbertsma J. Changes in leg movements and muscle activity with speed of locomotion and mode of progression in humans // Acta physiologica Scandinavica. – 1985. – V. 123 (4). – P. 457-475.
- 311. Nishikawa Y., Watanabe K., Takahashi T., Hosomi N., Orita N., Mikami Y., Maruyama H., Kimura H., Matsumoto M. Sex differences in variances of multichannel surface electromyography distribution of the vastus lateralis muscle during

isometric knee extension in young adults // European journal of applied physiology. – 2017. – V. 117 (3). – P. 583-589.

- 312. Nuzzo J.L., Pinto M.D., Nosaka K. Muscle strength and activity in men and women performing maximal effort biceps curl exercise on a new machine that automates eccentric overload and drop setting // European journal of applied physiology. 2023. V. 123 (6). P. 1381-1396.
- 313. Oberländer K.D., Brüggemann G.P., Höher J., Karamanidis K. Reduced knee joint moment in ACL deficient patients at a cost of dynamic stability during landing // Journal of biomechanics. – 2012. – V. 45 (8). – P. 1387-1392.
- 314. Ogoh S., Sato K., de Abreu S., Denise P., Normand H. Effect of jump exercise training on long-term head-down bed rest-induced cerebral blood flow responses in arteries and veins // Experimental physiology. – 2021. – V. 106 (7). – P. 1549-1558.
- 315. Olde Engberink R.H.G., van Oosten P.J., Weber T., Tabury K., Baatout S., Siew K., Walsh S.B., Valenti G., Chouker A., Boutouyrie P., Heer M., Jordan J., Goswami N. The kidney, volume homeostasis and osmoregulation in space: current perspective and knowledge gaps // NPJ microgravity. 2023. V. 9 (1): 29.
- 316. Ounpuu S. The biomechanics of walking and running // Clinics in sports medicine.
   1994. V. 13 (4). P. 843-863.
- 317. Paloski W.H., Bloomberg J.J., Reschke M.F., Black F.O., Harm D.L. Spaceflight-induced changes in posture and locomotion // Journal of biomechanics. 1994. V. 27, №6. P. 812-832.
- 318. Pandiarajan M., Hargens A.R. Ground-based analogs for human spaceflight // Frontiers in Physiology. 2020. V. 11.
- 319. Pavei G., Biancardi, C.M., Minetti A.E. Skipping vs. running as the bipedal gait of choice in hypogravity // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). 2015.
   V. 119 (1). P. 93-100.
- 320. Pavei G., Minetti A.E. Hopping locomotion at different gravity: metabolism and mechanics in humans // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). 2016.
   V. 120 (10). P. 1223-1229.

- 321. Pavlat D.J., Housh T.J., Johnson G.O., Eckerson J.M. Electromyographic responses at the neuromuscular fatigue threshold // The Journal of sports medicine and physical fitness. 1995. V. 35 (1). P. 31-37.
- 322. Pearsall D.J., Reid J.G., Livingston L.A. Segmental inertial parameters of the human trunk as determined from computed tomography // Annals of biomedical engineering. 1996. V. 24 (2). P. 198-210.
- 323. Pearsall D.J., Reid J.G., Ross R. Inertial properties of the human trunk of males determined from magnetic resonance imaging // Annals of biomedical engineering. – 1994. – V. 22 (6). – P. 692-706.
- 324. Perry J., Bekey G.A. EMG-force relationships in skeletal muscle // Critical reviews in biomedical engineering. 1981. V. 7 (1). P. 1-22.
- 325. Pincivero D.M., Coelho A.J. Activation linearity and parallelism of the superficial quadriceps across the isometric intensity spectrum // Muscle & nerve. 2000. V. 23 (3). P. 393-398.
- 326. Ploutz-Snyder L.L., Downs M., Ryder J., Hackney K., Scott J., Buxton R., Goetchius E., Crowell B. Integrated resistance and aerobic exercise protects fitness during bed rest // Medicine and science in sports and exercise. – 2014. – V. 46 (2). – P. 358-368.
- 327. Popov D.V., Vinogradova O.L., Sayenko I.V., Kozlovskaya I.B. Mechanical stimulation of foot support zones for preventing unfavorable effects of gravitational unloading // Journal of gravitational physiology. 2003. V. 10. № 1. P. 59-60.
- 328. Portero P., Vanhoutte C., Goubel F. Surface electromyogram power spectrum changes in human leg muscles following 4 weeks of simulated microgravity // European journal of applied physiology and occupational physiology. 1996. V. 73 (3-4). P. 340-345.
- 329. Pourmand A., Davis S., Lee D., Barber S., Sikka N. Emerging utility of virtual reality as a multidisciplinary tool in clinical medicine // Games for health journal. – 2017. – V. 6, 5. – P. 263-270.

- 330. Pradhan A., Malagon G., Lagacy R., Chester V., Kuruganti, U. Effect of age and sex on strength and spatial electromyography during knee extension // Journal of physiological anthropology. – 2020. – V. 39 (1): 11.
- 331. Psurny M., Svoboda Z., Janura M., Kubonova E., Bizovska L., Martinez Lemos R.
  I., Abrantes J. The Effects of nordic walking and slope of the ground on lower limb muscle activity // Journal of strength and conditioning research. 2018. V. 32 (1). P. 217-222.
- 332. Raasch C.C., Zajac F.E., Ma B., Levine W.S. Muscle coordination of maximumspeed pedaling // Journal of biomechanics. – 1997. – V. 30 (6). – P. 595-602.
- 333. Redfern M.S., DiPasquale J. Biomechanics of descending ramps // Gait & Posture.
   1997. V. 6 (2). P. 119-125.
- 334. Richter C., Braunstein B., Winnard A., Nasser M., Weber T. Human biomechanical and cardiopulmonary responses to partial gravity – A systematic review // Frontiers in Physiology. – 2017. – V. 8: 583.
- 335. Riemann B.L., Lephart S.M. The sensorimotor system, part I: the physiologic basis of functional joint stability // Journal of athletic training. 2002. V. 37 (1). P. 71-79.
- 336. Riemann B.L., Lephart S.M. The Sensorimotor system, Part II: The role of proprioception in motor control and functional joint stability // Journal of athletic training. – 2002. – V. 37 (1). – P. 80-84.
- 337. Rittweger J., Albracht K., Flück M., Ruoss S., Brocca L., Longa E., Moriggi M., Seynnes O., Di Giulio I., Tenori L., Vignoli A., Capri M., Gelfi C., Luchinat C., Franceschi C., Bottinelli R., Cerretelli P., Narici M. Sarcolab pilot study into skeletal muscle's adaptation to long-term spaceflight // NPJ Microgravity. – 2018. – V. 4, № 18.
- 338. Robin A., Van Ombergen A., Laurens C., Bergouignan A., Vico L., Linossier M.T., Pavy-Le Traon A., Kermorgant M., Chopard A., Py G., Green D.A., Tipton M., Choukér A., Denise P., Normand H., Blanc S., Simon C., Rosnet E., Larcher F., Fernandez P., Navasiolava N. Comprehensive assessment of physiological responses

in women during the ESA dry immersion VIVALDI microgravity simulation // Nature communications. -2023. - V. 14 (1): 6311.

- 339. Rukavishnikov I.V., Amirova L.E., Kukoba T.B., Tomilovskaya E.S., Kozlovskaya I.B. Effects of gravitational unloading on back muscles tone // Human Physiology. – 2017. – T. 43. № 3. - P. 291-300.
- 340. Rybak I.A., Shevtsova N.A., Markin S.N., Prilutsky B.I., Frigon A. (2024). Operation regimes of spinal circuits controlling locomotion and role of supraspinal drives and sensory feedback // bioRxiv: the preprint server for biology, 2024.03.21.586122.
- 341. Sakamoto M., Endoh T., Nakajima T., Tazoe T., Shiozawa S., Komiyama T. Modulations of interlimb and intralimb cutaneous reflexes during simultaneous arm and leg cycling in humans // Clinical neurophysiology. – 2006. – V. 117 (6). – P. 1301-1311.
- 342. Sanderson D.J., Martin P.E., Honeyman G., Keefer J. Gastrocnemius and soleus muscle length, velocity, and EMG responses to changes in pedalling cadence // Journal of electromyography and kinesiology. – 2006. – V. 16 (6). – P. 642-649.
- 343. Santos B.P., DeJong Lempke A.F., Higgins M.J., Hertel J. Influence of Reduced-Gravity Treadmill Running on Sensor-Derived Biomechanics // Sports health. 2023.
  V. 15 (5). P. 645-665.
- 344. Sarre G., Lepers R., Maffiuletti N., Millet G., Martin A. Influence of cycling cadence on neuromuscular activity of the knee extensors in humans // European journal of applied physiology. – 2003. – V. 88 (4-5). – P. 476-479.
- 345. Saveko A., Amirova L., Ermakov I., Smirnov Y., Tomilovskaya E., Kozlovskaya I. Effect of 5-day dry immersion on the human foot morphology evaluated by computer plantography and soft tissues stiffness measuring // Scientific reports. 2021. V. 11 (1): 6232.
- 346. Saveko A., Bekreneva M., Ponomarev I., Zelenskaya I., Riabova A., Shigueva T., Kitov V., Abu Sheli N., Nosikova I., Rukavishnikov I., Sayenko D., Tomilovskaya E. Impact of different ground-based microgravity models on human sensorimotor system // Frontiers in Physiology. – 2023. – V. 14.

- 347. Saveko A., Rukavishnikov I., Brykov V. Osetsky N., Ryazanskiy S., Grishin A., Tomilovskaya E., Kozlovskaya I. Foot-ground reaction force during long-term space flight and after it: walking in active treadmill mode // Gait & Posture. 2020. V. 76. P. 382-388.
- 348. Schoenrock B., Muckelt P.E., Hastermann M., Albracht K., MacGregor R., Martin D., Gunga H.C., Salanova M., Stokes M.J., Warner M.B., Blottner D. Muscle stiffness indicating mission crew health in space // Scientific reports. 2024. V. 14 (1): 4196.
- 349. Schulz B.W. Minimum toe clearance adaptations to floor surface irregularity and gait speed // Journal of biomechanics. 2011. P. 44 (7). P. 1277-1284.
- 350. Schwameder H., Lindenhofer E., Müller E. Effect of walking speed on lower extremity joint loading in graded ramp walking // Sports biomechanics. – 2005. – V. 4 (2). – P. 227-243.
- 351. Scott J.M., Feiveson A.H., English K.L., Spector E.R., Sibong, J.D., Dillon E.L., Ploutz-Snyder L., Everett M.E. Effects of exercise countermeasures on multisystem function in long duration spaceflight astronauts // NPJ microgravity. 2023. V. 9 (1): 11.
- 352. Serrancolí G., Alessandro C., Tresch M.C. The effects of mechanical scale on neural control and the regulation of joint stability // International journal of molecular sciences. – 2021. – V. 22 (4): 2018.
- 353. Shenkman B.S., Kozlovskaya I.B., Nemirovskaya T.L., Tcheglova I.A. Human muscle atrophy in supportlessness: effects of short-term exposure to dry immersion // Journal of gravitational physiology. – 1997. – V. 4 (2). – P. 137-138.
- 354. Shenkman B.S., Mirzoev T.M., Kozlovskaya I.B. Tonic activity and gravitational control of the postural muscle // Human Physiology. – 2021. – V. 47, № 7. – P. 744-756.
- 355. Shenkman B.S., Podlubnaya Z.A., Vikhlyantsev I.M., Litvinova K.S., Udaltsov S.N., Nemirovskaya T.L., Lemesheva Yu.S., Mukhina A.M., Kozlovskaya I.B. Contractile characteristics and sarcomeric cytoskeletal proteins of human soleus fibers in muscle unloading: role of mechanical stimulation from the support surface // Biophysics. 2004. V. 49. P. 807-815.

- 356. Shpakov A.V., Primachenko G.K., Voronov A.V., Sokolov N.N., Voronova A.A., Puchkova A.A. Influence of 21-day antiorthostatic hypokinesia on the functional state of the musculoskeletal system of human // Human Physiology. – 2023. – V. 49. – P. 617-624.
- 357. Shpakov A.V., Voronov A.V. Studies of the effects of simulated weightlessness and lunar gravitation on the biomechanical parameters of gait in humans // Neuroscience and behavioral physiology. – 2018. – V. 48, № 2. – P. 199-206.
- 358. Simonsen E.B. Contributions to the understanding of gait control // Danish medical journal. 2014. V. 61 (4). B4823.
- 359. Smith J.D., Cromwell R.L., Kundrot C.E., Charles J.B. Six-degree head-down tilt bed rest: Forty years of development as a physiological analog for weightlessness. – 2011. Washington, DC: NASA.
- 360. Solomonow M., Baten C., Smit J. Electromyogram power spectra frequencies associated with motor unit recruitment strategies // Journal Applied Physiology. 1990.
   V. 68. P. 1177-1185.
- 361. Stockland J., Russell Giveans M., Ames P. The effect of an anti-gravity treadmill on running cadence // International journal of sports physical therapy. 2019. V. 14 (6). P. 860865.
- 362. Stokes I.A. Relationships of EMG to effort in the trunk under isometric conditions: force-increasing and decreasing effects and temporal delays // Clinical biomechanics (Bristol, Avon). – 2005. V. – 20 (1). – P. 9-15.
- 363. Strutzenberger G., Alexander N., Bamboschek D., Claas E., Langhof H., Schwameder H. Uphill walking: Biomechanical demand on the lower extremities of obese adolescents // Gait & posture. – 2017. – V. 54. – P. 20-26.
- 364. Sun J., Walters M., Svensson N., Lloyd D. The influence of surface slope on human gait characteristics: a study of urban pedestrians walking on an inclined surface // Ergonomics. – 1996. – V. 39 (4). – P. 677-692.
- 365. Suter E., Herzog W., Sokolosky J., Wiley J.P., Macintosh B.R. Muscle fiber type distribution as estimated by Cybex testing and by muscle biopsy // Medicine and science in sports and exercise. – 1993. – V. 25 (3). – P. 363-370.

- 366. Sylos-Labini F., Lacquaniti F., Ivanenko, Y.P. Human locomotion under reduced gravity conditions: biomechanical and neurophysiological considerations // BioMed research international. – 2014. – V. 2014, 547242.
- 367. Taghian A., Abo-Zahhad M., Sayed M.S., Abd El-Malek AH. Virtual and augmented reality in biomedical engineering // Biomed Eng Online. – 2023. – V. 22 (1):76.
- 368. Tanaka K., Nishimura N., Kawai Y. Adaptation to microgravity, deconditioning, and countermeasures // The journal of physiological sciences: JPS. – 2017. – V. 67 (2). – P. 271-281.
- 369. Taylor C.A., Kopicko B.H., Negro F., Thompson C.K. Sex differences in the detection of motor unit action potentials identified using high-density surface electromyography // Journal of electromyography and kinesiology. – 2022. – V. 65: 102675.
- 370. Tays G.D., Hupfeld K.E., McGregor H.R., Salazar A.P., De Dios Y.E., Beltran N.E., Reuter-Lorenz P.A., Kofman I.S., Wood S.J., Bloomberg J.J., Mulavara A.P., Seidler R.D. The effects of long duration spaceflight on sensorimotor control and cognition // Frontiers in neural circuits. – 2021. – V. 15: 723504.
- 371. Teng H.L., Powers C.M. Hip-extensor strength, trunk posture, and use of the kneeextensor muscles during running // Journal of athletic training. – 2016. – V. 51 (7). – P. 519-524.
- 372. Teng H.L., Powers C.M. Influence of trunk posture on lower extremity energetics during running // Medicine and science in sports and exercise. – 2015. – V. 47 (3). – P. 625-630.
- 373. Thornton W.E., Rummel J.A. Muscular deconditioning and its prevention in space flight // Biomedical results from Skylab. Edited by R.S. Johnston and L.F. Dietlein.
- 374. Tischler M E., Slentz M. Impact of weightlessness on muscle function // ASGSB bulletin: publication of the American Society for Gravitational and Space Biology. – 1995. – V. 8 (2). – P. 73-81.

- 375. Tischler M.E., Slentz M. Impact of weightlessness on muscle function // ASGSB bulletin: publication of the American Society for Gravitational and Space Biology. – 1995. – V. 8 (2). – P. 73-81.
- 376. Tokuhiro A., Nagashima H., Takechi H. Electromyographic kinesiology of lower extremity muscles during slope walking // Archives of physical medicine and rehabilitation. – 1985. – V. 66 (9). – P. 610-613.
- 377. Tomilovskaya E., Amirova L., Nosikova I, Rukavishnikov I., Chernogorov R., Lebedeva S., Saveko A., Ermakov I., Ponomarev I., Zelenskaya I., Shigueva T., Shishkin N., Kitov V., Riabova A., Brykov V., Abu Sheli N., Vassilieva G., Orlov O. The First Female Dry Immersion (NAIAD-2020): Design and specifics of a 3-day study // Frontiers in physiology. – 2021. – V. 12: 661959.
- 378. Tomilovskaya E., Shigueva T., Sayenko D., Rukavishnikov I., Kozlovskaya I. Dry immersion as a ground-based model of microgravity physiological effects // Frontiers in physiology. – 2019. – V. 10: 284.
- 379. 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 // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). 2009. V. 106 (4). P. 1159-1168.
- 380. Treffel L., Massabuau N., Zuj K., Custaud M.A., Gauquelin-Koch G., Blanc S., Gharib C., Millet C. Pain and vertebral dysfunction in dry immersion: a model of microgravity simulation different from bed rest studies // Pain research & management. - 2017. – V. 2017: 9602131.
- 381. Ugur E., Konukseven B.O. The potential use of virtual reality in vestibular rehabilitation of motion sickness // Auris Nasus Larynx. – 2022. – V. 49 (5). – P. 768-781.
- 382. Van Oeveren B.T., de Ruiter C.J., Beek P.J., van Dieën J.H. The biomechanics of running and running styles: a synthesis // Sports Biomechanics. 2021. V. 23 (4). P. 516-554.

- 383. Vil'chinskaya N.A., Mirzoev T.M., Lomonosova Y.N., Kozlovskaya I.B., Shenkman B.S. Effect of short-term dry immersion on proteolytic signaling in the human soleus muscle // Human Physiology. – 2017. – T. 43. № 7. - P. 787-792.
- 384. Vinogradova O.L., Popov D.V., Saenko I.V., Kozlovskaya I.B. Muscle transverse stiffness and venous compliance under conditions of simulated supportlessness // Journal of gravitational physiology. – 2002. – V. 9. – № 1. – P. 327-329.
- 385. Voronov A.V. Anatomical cross-sectional areas and volumes of the muscles of the lower extremities // Human Physiology. 2003. T. 29, № 2. C. 201-211.
- 386. Voskresenskiy A., Yegorov B., Pestov I., Belyashin S., Tolstov V., Lezhin I. Organization of the experiments and overall condition of the subjects (Human horizontal or antiorthostatic position effect in hypodynamic weightlessness test) // Space biology and medicine. – 1972. – T. 6, № 4. – C. 45-51.
- 387. Wakeling J.M., Uehli K., Rozitis A.I. Muscle fibre recruitment can respond to the mechanics of the muscle contraction // Journal of the Royal society interface. 2006. V. 3 (9). P. 533-44.
- 388. Walker M.L., Ringleb S.I., Maihafe, G.C., Walker R., Crouch J.R., Van Lunen B., Morrison S. Virtual reality-enhanced partial body weight-supported treadmill training poststroke: feasibility and effectiveness in 6 subjects // Archives of physical medicine and rehabilitation. – 2010. – V. 91 (1). – P. 115-122.
- 389. Wall-Scheffler C.M., Chumanov E., Steudel-Numbers K., Heiderscheit B. Electromyography activity across gait and incline: The impact of muscular activity on human morphology // American journal of physical anthropology. 2010. V. 143 (4). P. 601-611.
- 390. Watenpaugh D.E. Analogs of microgravity: head-down tilt and water immersion.
  Journal of applied physiology (1985). 2016. V. 120 (8). P. 904-914.
- 391. Werner I., Valero-Cuevas F.J., Federolf P. Mountain hiking: prolonged eccentric muscle contraction during simulated downhill walking perturbs sensorimotor control loops needed for safe dynamic foot-ground interactions // International journal of environmental research and public health. – 2023. – V. 20 (7): 5424.

- 392. Whitten J.H.D., Hodgson D.D., Drinkwater E.J., Prieske O., Aboodarda S.J., Behm D.G. Unilateral quadriceps fatigue induces greater impairments of ipsilateral versus contralateral elbow flexors and plantar flexors performance in physically active young adults // Journal of sports science & medicine. 2021. V. 20 (2). P. 300-309.
- 393. Whittle M. An introduction to gait analysis. / M. Whittle 4th Edition. London:
   Butterworth-Heinemann. 2007. 244 p.
- 394. Widrick J.J., Knuth S.T., Norenberg K.M., Romatowski J.G., Bain J.L., Riley D.A., Karhanek M., Trappe S.W., Trappe T.A., Costill D.L., Fitts R.H. Effect of a 17-day spaceflight on contractile properties of human soleus muscle fibres // The Journal of physiology. – 1999. – V. 516 (Pt 3). – P. 915-930.
- 395. Widrick J.J., Romatowski J.G., Norenberg K.M., Knuth S.T., Bain J.L., Riley D.A., Trappe S.W., Trappe T.A., Costill D.L., Fitts R.H. Functional properties of slow and fast gastrocnemius muscle fibers after a 17-day spaceflight // Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). – 2001. – V. 90 (6). – P. 2203-2211.
- 396. Winter D.A. Foot trajectory in human gait: a precise and multifactorial motor control task // Physical therapy. 1992. V. 72 (1). P. 45-56.
- 397. Winter D.A., Fuglevand A.J., Archer S.E. Crosstalk in surface electromyography: Theoretical and practical estimates // Journal of electromyography and kinesiology. – 1994. – V. 4 (1). – P. 15-26.
- 398. Winter D.A., Yack H.J. EMG profiles during normal human walking: stride-tostride and inter-subject variability // Electroencephalography and clinical neurophysiology. – 1987. – V. 67 (5). – P. 402-411.
- 399. Zagrodny B., Ludwicki M., Wojnicz W., Mrozowski J., Awrejcewicz J. Cooperation of mono- and bi-articular muscles: human lower limb // Journal of musculoskeletal & neuronal interactions. – 2018. – V. 18 (2). – P. 176-182.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Спектральные профили ЭМГ-активности мышц-разгибателей коленного сустава при выполнении скоростно-силового тестирования на изокинетическом динамометре «BIODEX System 4 Pro» в серии исследований с 21-суточной антиортостатической гипокинезией

(по результатам фонового обследования до гипокинезии)







Угловая скорость 240 градусов/секунду



Угловая скорость 180 градусов/секунду



Угловая скорость 150 градусов/секунду



Угловая скорость 120 градусов/секунду



Угловая скорость 90 градусов/секунду



Угловая скорость 60 градусов/секунду



Угловая скорость 30 градусов/секунду

Формулы расчета спектральных характеристик ЭМГ-активности мышцразгибателей коленного сустава

Для расчета средней частоты спектра ЭМГ-активности мышц-разгибателей коленного использовали формулу (1):

$$MNF = \frac{\sum_{i=1}^{N/2} f_i * P_i}{\sum_{i=1}^{N/2} P_i}$$
(1)

где

*MNF* – (mean frequency) значение частоты в точке среднего значения мощности спектра или в центре «площади» спектральной мощности (Гц);

 $f_j$  – частота (Гц);

 $P_i$  – мощности спектра соответствующая частоте  $f_j$  (Гц);

*N* – частота регистрации сигнала (Гц).

Для расчета средней мощности спектра ЭМГ-активности мышц-разгибателей коленного использовали формулу (2):

$$MNP = \sum_{i=1}^{N/2} 2 * P_{i} / N$$
 (2)

где

*MNP* – (mean power spectrum) средняя мощность плотности спектра;

 $P_i$  – мощности спектра соответствующая частоте  $f_i$  (Гц);

*N* – частота регистрации сигнала (Гц).

## ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Средняя мощность спектра ЭМГ-активности и максимальный момент силы мышц-разгибателей коленного сустава при выполнении скоростно-силового тестирования на изокинетическом динамометре «BIODEX System 4 Pro» в серии исследований с 21-суточной антиортостатической гипокинезией



Данные представлены: Me, Q25-Q75
## ПРИЛОЖЕНИЕ 4

Средняя частота спектра ЭМГ-активности и максимальный момент силы мышцразгибателей коленного сустава при выполнении скоростно-силового тестирования на изокинетическом динамометре «BIODEX System 4 Pro» в серии исследований с 21-суточной антиортостатической гипокинезией

