

---

---

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

---

---

**ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ НЕЙРОМОТОРНОГО АППАРАТА  
МЫШЦ ГОЛЕНИ У КРЫС В ПЕРИОД ВОССТАНОВЛЕНИЯ  
ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ПОСЛЕ МОДЕЛИРУЕМОЙ  
ГРАВИТАЦИОННОЙ РАЗГРУЗКИ**

© 2025 г. А. О. Федянин<sup>1,2,\*</sup>, М. Э. Балтин<sup>1,3</sup>, Д. Э. Сабирова<sup>2,3</sup>, Т. В. Балтина<sup>2</sup>,  
Н. Г. Искаков<sup>1</sup>, А. А. Еремеев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Поволжский государственный университет физической культуры, спорта и туризма,  
Казань, Россия

<sup>2</sup>Казанский федеральный университет, Казань, Россия

<sup>3</sup>Научно-технологический университет “Сириус”, Федеральная территория Сириус, Россия  
\*E-mail: artishock23@gmail.com

Поступила в редакцию 15.11.2024 г.

После доработки 21.01.2025 г.

Принята к публикации 23.01.2025 г.

Для снижения продолжительности периода восстановления после космических экспедиций, а также качественной результативной терапии состояний, связанных с гиподинамией на Земле, необходимо понимание механизмов адаптивных перестроек морфофункционально различных двигательных систем на всех уровнях их организации. Целью исследования являлась оценка функционального состояния центрального и периферического звеньев нейромоторного аппарата мышц-антагонистов голени крысы в условиях реадаптации к действию силы реакции опоры и осевым нагрузкам после моделируемой гравитационной разгрузки. В работе использовали методы электромиографического тестирования, а также определяли сырую и сухую массу камбаловидной и передней большеберцовой мышц. Результаты экспериментов показали значительные изменения параметров рефлекторных и моторных ответов исследуемых мышц. Регистрируемые данные свидетельствовали о снижении рефлекторной возбудимости спинальных двигательных центров на 1-е сутки реадaptационного периода и о ее повышении на следующих этапах: на 3-и сутки для камбаловидной мышцы, на 7-е сутки для передней большеберцовой. Также наблюдали существенные преобразования функционального состояния и периферических отделов двигательных систем, постепенное восстановление массы мышц. Более выраженные изменения и длительный период восстановления зарегистрированы при тестировании медленной позно-тонической камбаловидной мышцы. Полученные сведения могут быть полезны для разработки новых и улучшения существующих стратегий двигательной реабилитации.

**Ключевые слова:** гравитационная разгрузка, функциональная разгрузка, реадаптация, двигательный центр, электромиография, моторный ответ, рефлекторный ответ, мышцы голени крысы

**DOI:** 10.31857/S0869813925030113, **EDN:** UGERNH

## ВВЕДЕНИЕ

Нахождение человека в экстремальных условиях космического пространства сопровождается обязательными последствиями для структурно-функциональных характеристик отдельных органов, систем органов и организма в целом. Чрезвычайно подверженной гравитационной и, как следствие, функциональной разгрузке является двигательная система. Предполагается, что сформировавшаяся в ЦНС при действии силы тяжести схема тела продолжает использоваться и при отсутствии аксиальных нагрузок [1]. Однако возникающие при этом изменения в афферентной сигнализации способствуют реформированию систем управления движениями [2, 3]. Значительная реорганизация паттернов рекрутирования двигательных единиц подошвенных сгибателей голеностопного сустава обнаружена у макак-резусов, находившихся в космосе [4], и у исследуемых в условиях сухой иммерсии [5] или антиортостатической гипокинезии [5, 6]. В нашей лаборатории показано увеличение возбудимости мотонейронов трехглавой мышцы голени у крыс в условиях наземного моделирования микрогравитации методом антиортостатического вывешивания [7]. Обусловленные разгрузкой преобразования в центральной нервной системе сочетаются с существенными периферическими трансформациями, выражающимися в уменьшении площади концевой пластинки [8], развитии атонии, атрофии [9, 10] и изменении качественного состава мышечных волокон, в частности, в сдвиге в сторону быстрого фенотипа [11, 12].

При возвращении к нормальным (естественным) условиям двигательной активности нейромоторные системы должны вновь адаптироваться к функциональным нагрузкам и действию силы реакции опоры. Процесс реадаптации может инициировать не менее значимые последствия для двигательных структур, чем сама разгрузка. Обнаружено, что постгипогравитационная реадаптация приводила к более выраженной деградации титина [13] и к более существенному снижению силы [14] камбаловидной мышцы (КМ) крыс в сравнении с результатами, полученными непосредственно после антиортостатического вывешивания. Уменьшение величины крутящего момента трехглавой мышцы голени астронавтов было зарегистрировано в период восстановления моторики после космической экспедиции, но не во время действия микрогравитации [15]. Возобновление физической активности ослабленных в результате неиспользования мышц сопровождается их повреждениями [16]: нарушением структуры саркомера [17], отеком миофибрилл, активацией макрофагов и инфильтрацией моноцитов [18]. Под влиянием “наземной” проприоцептивной, тактильной и вестибулярной афферентации спинальные нейронные сети вновь реорганизуются [3], двигательный и постуральный контроль остается нарушенным [19].

На качество и длительность гравитационно обусловленных адаптаций будет влиять морфофункциональная специфичность нейромоторных систем. Известно, что к ограничению действия осевых нагрузок и силы реакции опоры особенно уязвимыми являются мышцы-разгибатели, выполняющие функцию поддержания позы [9, 20], что, вероятно, будет определять и продолжительность процессов их постразгрузочной реадаптации. Вместе с тем естественная двигательная активность предполагает обязательное адекватное вовлечение и мышц-сгибателей, которые также могут быть подвержены влияниям изменения уровня функциональной вовлеченности. Мы предполагаем, что постразгрузочная реадаптация мышц-антагонистов – КМ и передней большеберцовой (ПБМ), будет проявляться в разных изменениях рефлекторной возбудимости соответствующих спинальных мотонейронов, это связано с функциональными характеристиками и качественным составом двигательных единиц этих мышц. Активируемые спинальные механизмы регуляции, соотношение быстрых и медленных мышечных волокон будут определять скорость и степень восстановления как центральных, так и периферических структур нейромоторного аппарата обеих мышц. Ожидается, что КМ и ПБМ продемонстрируют различные уровни изменения тестируемых показателей функционального состояния.

Целью исследования являлась оценка функционального состояния центрального и периферического звеньев нейромоторного аппарата мышц-антагонистов голени крысы в условиях реадaptации к действию силы реакции опоры и осевым нагрузкам после моделируемой гравитационной разгрузки.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводили на половозрелых самцах лабораторных крыс массой тела 190–210 г ( $n = 35$ ) с соблюдением всех биоэтических норм. Содержание, питание и уход за животными осуществлялись согласно международному стандарту [21]. Выведение животных из эксперимента проводили в соответствии с принципами Базельской декларации, требованиями Директивы Европейского парламента и Совета по защите животных (от 22.09.2010 г.), используемых для научных целей, и инструкциями ARRIVE [22, 23]. Для анестезии животных использовали комбинированный внутримышечный наркоз смесью золетила (Zoletil 50, Франция) 0.5 мг/кг и ксилавета (XylaVET, Венгрия) 0.05 мл/кг.

Животные были случайным образом разделены на следующие группы: INT – интактные животные ( $n = 10$ ), RD – животные в условиях реадaptации к действию силы реакции опоры и осевым нагрузкам после моделируемой гравитационной разгрузки ( $n = 25$ ). Не менее чем за неделю до начала и во время действия экспериментальных условий каждое животное размещали в отдельной специализированной клетке, предназначенной для моделирования гравитационной разгрузки, в стандартных виварных условиях при одинаковом уходе и свободном доступе к воде и к корму. Длительность размещения интактных животных в специализированных экспериментальных клетках соответствовала длительности размещения животных опытной группы RD.

Моделирование гравитационной разгрузки осуществляли общепринятым методом антиортостатического вывешивания крысы за хвост [24, 25] в течение 35 суток. Для исследования эффектов реадaptации к действию силы реакции опоры и осевым нагрузкам после моделируемой гравитационной разгрузки животных размещали в клетке в естественном положении с обычными условиями передвижения по горизонтальной поверхности; эффекты реадaptации оценивали на 1-е, 3-и, 7-е и 14-е сутки. Схема экспериментов представлена на рис. 1.

Для оценки функционального состояния нейромоторного аппарата КМ и ПБМ проводили электромиографическое тестирование. Перед началом тестирования животных анестезировали. В первые сутки реадaptации тестирование начинали не ранее чем через 14–16 ч после выведения животного из антиортостатического положения.

Процедура электромиографического тестирования и используемое оборудование описаны в предыдущих публикациях [26, 27]. Кратко: для тестирования рефлекторной возбудимости мотонейронов при раздражении седалищного нерва регистрировали рефлекторный (Н) ответ исследуемых мышц; для исследования состояния периферической части нервно-мышечного аппарата регистрировали моторный (М) ответ. Определяли порог возникновения, максимальную амплитуду, латентность и длительность вызванных потенциалов. Оценку временных показателей осуществляли при регистрации мышечных ответов максимальной амплитуды. Проводили декремент-тест М-ответа. Для этого седалищный нерв раздражали супрамаксимальными ритмическими стимулами частотой 3 и 50 Гц. При низкочастотной стимуляции (3 Гц) сравнивали амплитуду 1-го и 5-го регистрируемых потенциалов  $(5/1) \times 100\%$ ; при высокочастотной стимуляции (50 Гц) – 1-го и 200-го  $(200/1) \times 100\%$ . Для более полной характеристики двигательных центров вычисляли отношение максимальных амплитуд рефлекторного и моторного ответов  $(Н/М) \times 100\%$ . Для электромиографического тестирования использовали исследовательскую установку на базе 8-канального стимулятора (модель 3800,

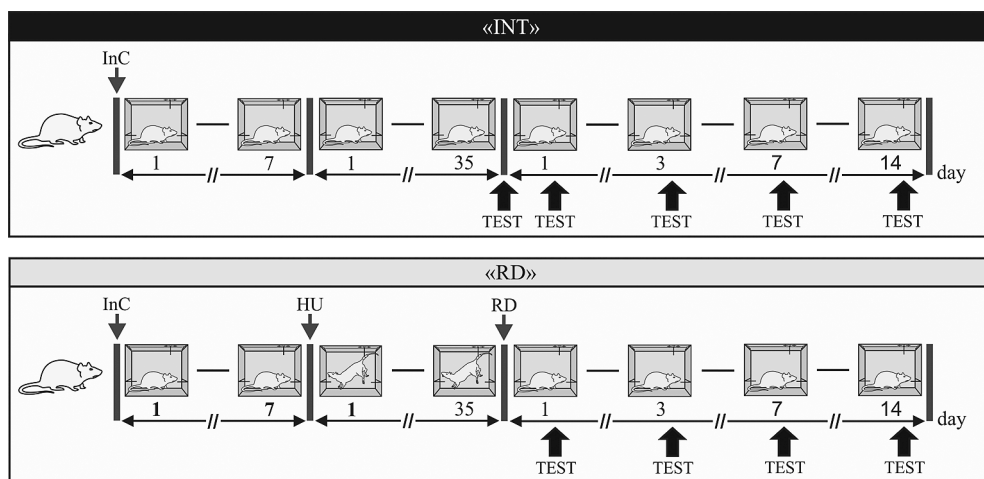


**Рис. 1.** Схема экспериментов. INT – интактные животные, RD – животные в условиях реадaptации к действию силы реакции опоры и осевым нагрузкам после моделируемой гравитационной разгрузки; InC – размещение животного в экспериментальной клетке; HU – антиортостатическое вывешивание; RD – реадaptация: животное размещали в клетке в естественном положении. TEST – электромиографическое тестирование, оценка сырой и сухой массы исследуемых мышц (описание в тексте).

A-M Systems, США), 16-канального усилителя (модель 3500, A-M Systems, США) и программного пакета DataWave (США). Стимуляцию проводили одиночными стимулами длительностью 0.5 мс и интенсивностью 0.1–20 В. Для того чтобы исключить эффекты предшествующего раздражения, интервал между одиночными стимулами составлял не менее 20 с (при анализе параметров Н- и М-ответов) и не менее 120 с между сериями с частотным раздражением (при проведении декремент-теста). При каждом электромиографическом тестировании положение электродов, углы в суставах задних конечностей крысы были одинаковы и строго контролировались экспериментатором для исключения влияния этих параметров на регистрируемые мышечные ответы. При каждой интенсивности раздражения осуществляли не менее 3–5 регистраций, полученные данные усредняли.

Для оценки атрофических изменений мышечных волокон проводили оценку сырой и сухой массы исследуемых мышц. Для этого после эвтаназии животного (декапитация с помощью гильотины (AE1601, OpenScience, Россия)) мышцы препарировали, выделяли в пределах сухожилий, немедленно взвешивали на высокоточных аналитических весах (VIBRA T6110, Япония), затем выдерживали 24 ч в термостате (ШС-80-01, Смоленское СКТБ СПУ, Россия) при температуре 90°C и снова взвешивали.

Все экспериментальные воздействия осуществляли в одинаковое время суток. В качестве контрольных использовали данные, полученные при исследовании интактных животных. Определяли средние арифметические анализируемых параметров и стандартную ошибку на основе индивидуальных значений с использованием стандартных процедур. Статистический анализ проводили с помощью программы MedStat с использованием *t*-критерия Стьюдента для независимых выборок; уровень значимости  $p < 0.05$ . Значения параметров вызванных потенциалов (порог, максимальная амплитуда, латентность, длительность), а также масса мышц, полученные в экспериментальных группах, представлены в процентах от контрольных величин, которые принимали за 100%. Значения отношения максимальных амплитуд рефлекторного и моторного ответов, значения декремента моторного ответа при ритмической стимуляции представлены в вычисленных (абсолютных) величинах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Параметры Н-ответа*

На 1-е сутки реадaptации после моделируемой гравитационной разгрузки наблюдали значимое повышение порога рефлекторного ответа исследуемых мышц: порог Н-ответа КМ повышался до  $119 \pm 7\%$  ( $p < 0.05$ ), порог Н-ответа ПБМ составил  $120 \pm 10\%$  ( $p < 0.05$ ) от контрольных значений. На следующих этапах реадaptации величина порога Н-ответа исследуемых мышц не отличалась от данных, регистрируемых в группе интактных животных. Данные представлены на рис. 2б.

При оценке максимальной амплитуды Н-ответа на 1-е сутки реадaptационного периода регистрировали существенное снижение анализируемого показателя: амплитуда Н-ответа КМ составила  $39 \pm 6\%$  ( $p < 0.05$ ), амплитуда Н-ответа ПБМ уменьшалась до  $74 \pm 12\%$  ( $p < 0.05$ ). На 3-и сутки реадaptации амплитуда Н-ответа КМ увеличивалась до  $145 \pm 15\%$  ( $p < 0.05$ ), амплитуда Н-ответа ПБМ существенно не отличалась от контрольных значений и составила  $93 \pm 8\%$  ( $p > 0.05$ ). На следующих исследуемых этапах реадaptационного периода амплитуда Н-ответа КМ приближалась к контрольным значениям. При тестировании ПБМ на 7-е сутки реадaptации отмечали повышение амплитуды Н-ответа до  $127 \pm 10\%$  ( $p < 0.05$ ), на 14-е сутки максимальная амплитуда Н-ответа ПБМ приближалась к уровню контроля. Данные представлены на рис. 2с.

Латентность Н-ответа КМ и ПБМ в период реадaptации после моделируемой гравитационной разгрузки значимо не изменялась (рис. 2д). При оценке длительности Н-ответа обнаружили увеличение данного показателя на всех исследуемых этапах реадaptации для КМ: в среднем длительность Н-ответа КМ составила  $126 \pm 7\%$  ( $p < 0.05$ ). Для ПБМ значимых изменений не регистрировали. Данные представлены на рис. 2е.

*Параметры М-ответа*

На 1-е сутки реадaptации после моделируемой гравитационной разгрузки регистрировали повышение порога М-ответа исследуемых мышц: порог М-ответа КМ составил  $146 \pm 11\%$  ( $p < 0.05$ ), при тестировании ПБМ регистрировали повышение порога М-ответа до  $121 \pm 8\%$  ( $p < 0.05$ ). В другие этапы исследования порог М-ответа КМ и ПБМ приближался к контрольным значениям. Данные представлены на рис. 3б.

Максимальная амплитуда М-ответа КМ на 1-е сутки реадaptации снижалась, составляя  $68 \pm 13\%$  ( $p < 0.05$ ). На 3-и сутки реадaptационного периода регистрировали повышение амплитуды М-ответа до  $117 \pm 10\%$  ( $p < 0.05$ ), на 7-е и 14-е сутки значение максимальной амплитуды М-ответа КМ приближалось к уровню контроля (рис. 3с). Латентность М-ответа КМ значимо не изменялась (рис. 3д). При оценке длительности М-ответа КМ отмечали ее повышение на всех исследуемых этапах реадaptационного периода: в среднем длительность М-ответа КМ составила  $118 \pm 6\%$  ( $p < 0.05$ ) (рис. 3е). При тестировании ПБМ значимых изменений максимальной амплитуды, латентности и длительности М-ответа не обнаружили. Данные представлены на рис. 3с–е.

*Декремент-тест*

Декремент амплитуды М-ответа исследуемых мышц при стимуляции с частотой 3 Гц в период реадaptации после моделируемой гравитационной разгрузки не превышал 10% и не отличался от контрольных значений (в группе интактных животных декремент амплитуды М-ответа КМ составил  $4 \pm 2\%$ , декремент амплитуды М-ответа

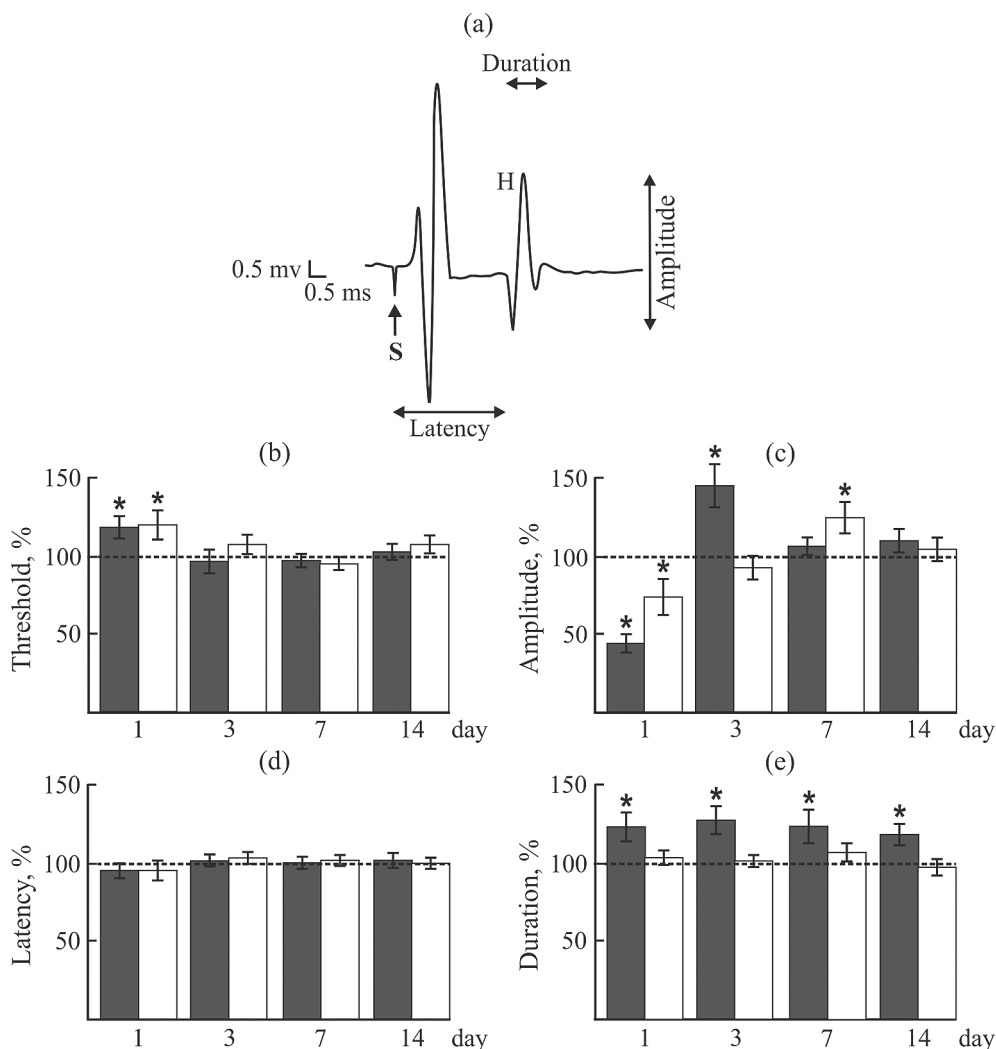


**Рис. 2.** Рефлекторный ответ мышц голени крысы. (а) – Пример потенциалов, регистрируемых в мышце при стимуляции седалищного нерва, и оцениваемые параметры рефлекторного ответа, обозначенного Н. S – момент стимуляции. (b), (c), (d), (e) – Значения параметров рефлекторного ответа, выраженные в процентах по отношению к контрольным данным, принятым за 100% (Threshold – порог; Amplitude – амплитуда; Latency – латентность; Duration – длительность). По оси абсцисс – сутки реадaptационного периода после моделируемой гравитационной разгрузки. Темные столбцы – данные, полученные при тестировании камбаловидной мышцы. Светлые столбцы – данные, полученные при тестировании передней большеберцовой мышцы. Прерывистая линия – контрольные данные, регистрируемые в группе интактных животных. \* –  $p < 0.05$ .

ПБМ –  $5 \pm 2\%$ ). Данные представлены на рис. 4а. Декремент амплитуды М-ответа КМ и ПБМ при стимуляции с частотой 50 Гц на всех исследуемых этапах реадaptации был значительно больше величины, регистрируемой в группе интактных животных. Так, в контроле декремент амплитуды М-ответа КМ составил  $6 \pm 2\%$ , декремент амплитуды М-ответа ПБМ –  $6 \pm 3\%$ ; в период реадaptации декремент амплитуды М-ответа КМ в среднем составил  $44 \pm 11\%$  ( $p < 0.05$ ), декремент амплитуды М-ответа ПБМ –  $41 \pm 7\%$  ( $p < 0.05$ ). Данные представлены на рис. 4б.

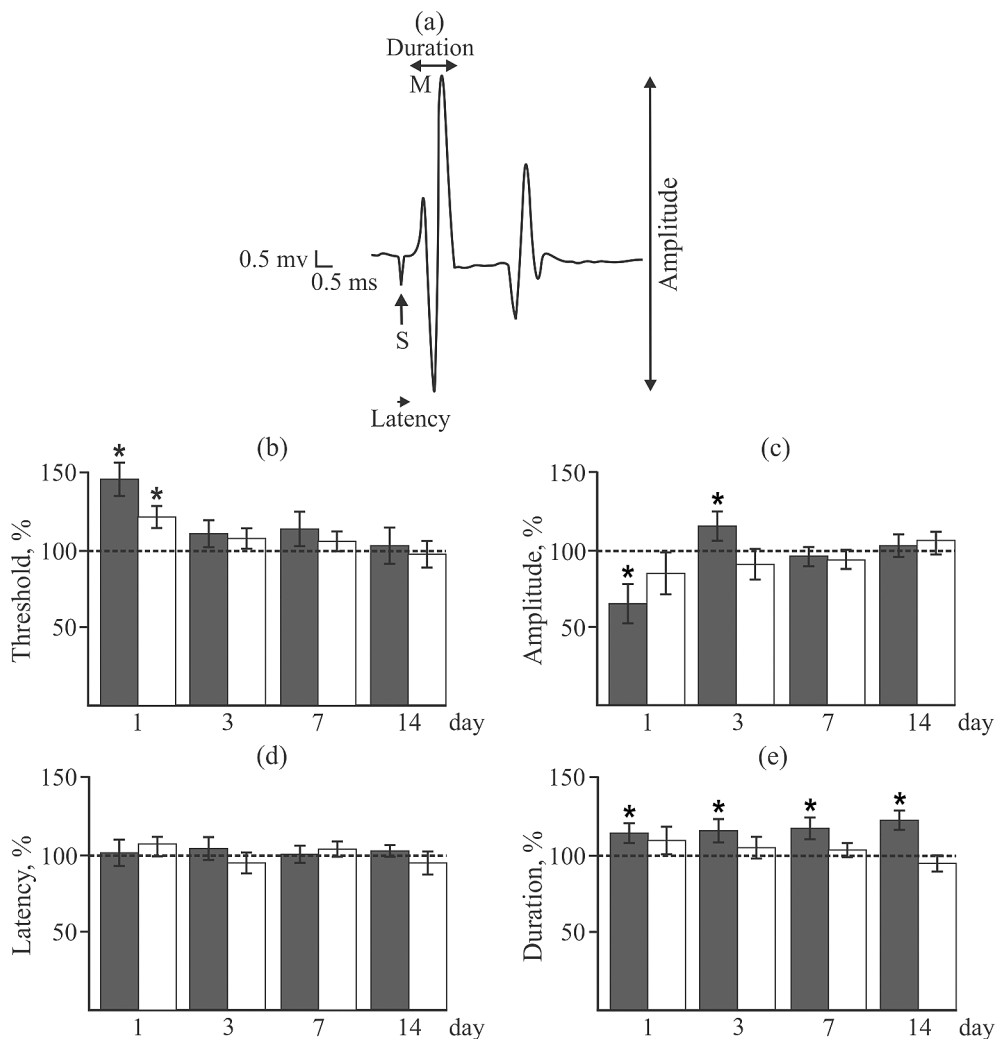


**Рис. 3.** Моторный ответ мышц голени крысы. (а) – Пример потенциалов, регистрируемых в мышце при стимуляции седалищного нерва, и оцениваемые параметры моторного ответа, обозначенного М. (b), (c), (d), (e) – значения параметров моторного ответа, выраженные в процентах по отношению к контрольным значениям, принятым за 100%. Остальные обозначения – как на рис. 2.

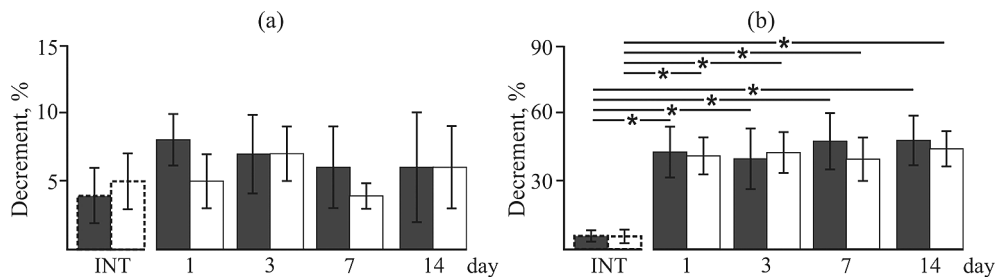


**Рис. 4.** Декремент амплитуды моторного ответа. (а) – Стимуляция с частотой 3 Гц. (б) – Стимуляция с частотой 50 Гц. По оси ординат – значения декремента моторного ответа. Остальные обозначения – как на рис. 2.

*Отношение максимальных амплитуд рефлекторного и моторного ответов*

На 1-е сутки периода реадaptации величина Н/М снижалась в сравнении с контрольными данными, составив  $9 \pm 1\%$  ( $p < 0.05$ ) и  $13 \pm 3\%$  ( $p < 0.05$ ) для КМ и ПБМ соответственно (в группе интактных животных величина Н/М КМ составила  $26 \pm 2\%$ , Н/М ПБМ –  $21 \pm 1\%$ ). На 3-и сутки реадaptации регистрировали противоположные изменения: при тестировании КМ отношение Н/М значимо повышалось до  $33 \pm 3\%$  ( $p < 0.05$ ), при тестировании ПБМ Н/М составило  $23 \pm 2\%$  ( $p > 0.05$ ). На следующих этапах реадaptационного периода значимых изменений значения отношения максимальных амплитуд рефлекторного и моторного ответов КМ не обнаружили. Для ПБМ достоверное увеличение данного показателя регистрировали на 7-е сутки реадaptации (до  $29 \pm 2\%$ ,  $p < 0.05$ ). Данные представлены на рис. 5.

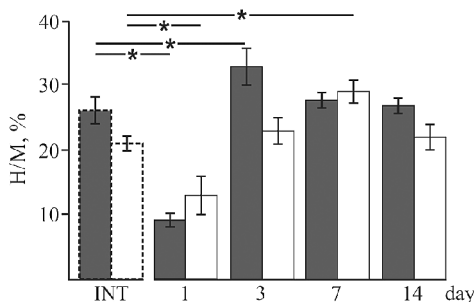


**Рис. 5.** Отношение максимальных амплитуд рефлекторного и моторного ответов. По оси ординат – значения отношения максимальных амплитуд рефлекторного и моторного ответов. Остальные обозначения – как на рис. 2.

*Масса мышц*

В период реадaptации после моделируемой гравитационной разгрузки отмечали увеличение массы исследуемых мышц, причем наиболее интенсивный прирост наблюдали на 3-и и 7-е сутки. На 1-е сутки реадaptационного периода масса мышц была существенно снижена по сравнению с контрольными данными: сырая масса КМ составила  $39 \pm 12\%$  ( $p < 0.05$ ), сухая –  $36 \pm 7\%$  ( $p < 0.05$ ), сырая масса ПБМ составила  $66 \pm 12\%$  ( $p < 0.05$ ), сухая –  $59 \pm 10\%$  ( $p < 0.05$ ). К 14-м суткам реадaptации сырая масса КМ приближалась к контрольным значениям, сухая полностью не восстанавливалась и составила  $78 \pm 13\%$  ( $p < 0.05$ ); сырая и сухая масса ПБМ соответствовала данным, регистрируемым у интактных животных. Данные представлены на рис. 6а, б.

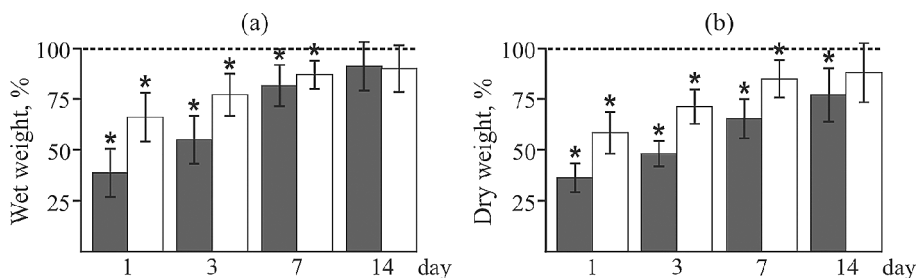


**Рис. 6.** Изменения массы мышц. (а) – Значения сырой массы мышц, выраженные в процентах по отношению к контрольным значениям, принятым за 100%. (б) – Значения сухой массы мышц, выраженные в процентах по отношению к контрольным значениям, принятым за 100%. Остальные обозначения – как на рис. 2.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенных экспериментов указывают на изменения функционального состояния как центральных, так и периферических структур нейромоторного аппарата мышц-антагонистов голени крыс при реадaptации к противодействию силе тяжести после моделируемой гравитационной разгрузки.

Являясь аналогом моносинаптического рефлекса на растяжение, Н-ответ, регистрируемый в мышце при стимуляции иннервирующего нерва, используется для оценки рефлексорной возбудимости спинальных мотонейронов [28, 29]. Регистрируемые в наших экспериментах изменения порога и амплитуды Н-ответа КМ и ПБМ на 1-е сутки реадaptационного периода свидетельствуют о снижении рефлексорной возбудимости соответствующих спинальных двигательных центров. Данное заключение подтверждается оценкой отношения Н/М. Этот показатель точно отражает долю возбужденных альфа-мотонейронов во всем мотонейронном пуле [30, 31]. Соответственно, уменьшение значения Н/М на 1-е сутки реадaptации указывает на то, что афферентной стимуляцией активируется меньшее количество мотонейронов из всего пула. Обнаруженные изменения функционального состояния двигательных центров не могут являться результатом предшествующей гравитационной разгрузки, т. к. в предыдущих исследованиях описаны противоположные эффекты. В частности, показано облегчение спинальных рефлексорных реакций у крыс при антиортостатическом вывешивании [27, 32] и у человека в условиях реальной и моделируемой невесомости [33, 34]. На наш взгляд, регистрируемые преобразования могут быть обусловлены резким усилением периферической афферентации, в том числе от мышц-антагонистов (флексоров и экстензоров), мотонейронные пулы которых связаны реципрокными отношениями. В работе De-Doncker с соавт. в 1-й день постгипогравитационной реадaptации крыс обнаружено увеличение афферентной активности, регистрируемой в заднем корешке сегмента L5 спинного мозга, на 78% [35]. Важность периферической афферентации в организации систем управления двигательной активностью была подтверждена в экспериментах с травмой спинного мозга [36, 37], “сухой” иммерсией [38, 39], гиподинамией и деафферентацией [40, 41]. Также известно, что гравирецепторные системы влияют на уровень нисходящего контроля движений, организацию спинальных нейронных сетей, соотношение возбуждательных и тормозных процессов [42, 43]. Активация супраспинальных влияний, критически важных при реорганизации локомоторной активности [44], в том числе тормозных, вероятно, также может рассматриваться в качестве механизма угнетения спинномозговых двигательных центров исследуемых мышц в 1-е сутки реадaptационного периода. Увеличение рефлексорной возбудимости и количества активируемых стимуляцией мотонейронов выявляли на 3-и сутки для КМ и на 7-е сутки для ПБМ (амплитуда Н-ответа и величина Н/М превышали контрольный уровень). Данные изменения представляются процессами, необходимыми для восстановления локомоций. Показано, что двигательная реабилитация и обновление моторных программ сопровождаются повышением возбудимости центральных структур нервной системы [45], усилением рефлексорных реакций [46]. Причиной обнаруженного увеличения длительности рефлексорных потенциалов КМ, но не ПБМ, регистрируемых во время реадaptации, может являться более значительная реорганизация соответствующих нейронных сетей, контролирующих моторику экстензора голени, при возвращении к естественной двигательной активности и, как следствие, к действию опорных нагрузок. Известно об обширных олигосинаптических проекциях кожных афферентов стопы на мотонейроны мышц конечностей [47, 48]. В то же время следует отметить, что на параметры мышечных потенциалов могут влиять и процессы в периферических структурах нервно-мышечного аппарата.

Изменение функционального состояния периферического звена нейромоторных систем подтверждается регистрируемыми в экспериментах характеристиками М-ответа

исследуемых мышц. Обнаруженное увеличение порога М-ответа КМ и ПБМ на 1-е сутки реадaptации, на наш взгляд, может являться следствием снижения возбудимости эфферентов соответствующих спинальных мотонейронов. Существенное снижение амплитуды М-ответа КМ, также регистрируемое в этот период, вероятно, связано с высокой степенью атрофии медленных мышечных волокон. Данное заключение подтверждается оценкой массы мышц. Показано, что наиболее интенсивно изменялась масса антигравитационной КМ. Вероятными причинами снижения сырой массы представляются смещение жидких сред организма в краниальном направлении (при антиортостатическом положении) [49, 50], регресс мышечных капилляров (в результате неиспользования) [51, 52]. Кроме того, показано, что гравитационная разгрузка подавляет синтез белка [53, 54], обуславливая снижение и сухой массы мышц. В период реадaptации после моделируемой гипогравитации значительный прирост мышечной массы наблюдали на 3-и и 7-е сутки. Обнаружено, что быстрее восстанавливалась сырая масса мышц, а для ПБМ на 14-е сутки показатели как сырой, так и сухой массы достигали контрольных. Быстрые мышечные волокна менее подвержены атрофии и могут восстанавливаться раньше медленных [55]. Возрастание амплитуды моторных потенциалов КМ, регистрируемое на 3-и сутки реадaptации, по-видимому, обусловлено интенсивно развивающимися в этот период процессами восстановительной реорганизации двигательных единиц, в том числе быстрых. Показано, что при функциональных сдвигах в работе нервно-мышечного аппарата может происходить повышение числа функционирующих двигательных единиц по сравнению с нормой [56]. Вероятно, с мышечными трансформациями, отмечаемыми в период реадaptации, связано и обнаруженное увеличение длительности М-ответа КМ. Восстановление морфофункционального состояния мышцы после разгрузки, очевидно, сопровождается процессами реиннервации, образованием новых нервно-мышечных синапсов и, как следствие, отсутствием синхронного вовлечения двигательных единиц при их активации. Этому также может способствовать различная скорость восстановления доли мышечных волокон, экспрессирующих медленные и быстрые изоформы тяжелых цепей миозина [57, 58]. Рассинхронизация рекрутирования двигательных единиц, вероятно, является главной причиной увеличения длительности регистрируемых потенциалов. Кроме того, на нарушение надежности нервно-мышечной передачи указывают результаты декремент-теста исследуемых мышц: декремент амплитуды М-ответа при высокочастотной стимуляции существенно превышал значения, соответствующие норме.

Таким образом, результаты проведенного на системном уровне исследования дают новую информацию о специфике процессов, происходящих в структурах нейромоторного аппарата мышц разного морфофункционального профиля, при возвращении к условиям действия силы реакции опоры и осевым нагрузкам после моделируемой гравитационной разгрузки. Полученные в экспериментах данные в целом подтвердили нашу первоначальную гипотезу. Показано, что постразгрузочная реадaptация сопровождается существенными преобразованиями во всех звеньях нейромоторных систем КМ и ПБМ голени крыс. Так, обнаружены изменения рефлекторной возбудимости соответствующих спинальных двигательных центров, реорганизация нейрональных сетей и нервно-мышечных связей, регидратация мышечной ткани, восстановление количества мышечных протеинов. Более существенные преобразования и длительный период восстановления зарегистрированы при тестировании КМ, являющейся позно-тонической с большим содержанием волокон медленного типа. В качестве механизмов отмечаемых реадaptационных изменений предполагаются процессы усиления периферической афферентации и активации супраспинальных влияний, обновления моторных программ, реорганизации двигательных единиц, различная степень атрофии и, как следствие, различная скорость восстановления медленных и быстрых мышечных волокон.

В настоящее время в качестве мер, эффективно препятствующих негативным последствиям при мышечной дисфункции, интенсивно используются и изучаются приемы стимуляции опорных рецепторов [59], воздействие фармакологических препаратов [60], физическая нагрузка [61]. В соответствии с обнаруженными в проведенном исследовании центральными и периферическими эффектами постразгрузочной адаптации на состояние двигательных систем, данные неинвазивные профилактические методы могут применяться и для активации процессов восстановления моторной функции при возобновлении действия функциональных нагрузок. Разработка соответствующих протоколов представляется задачей дальнейших исследований.

#### ВКЛАДЫ АВТОРОВ

А. О. Ф. – проведение экспериментов, первичная обработка результатов экспериментов, статистический анализ данных, подготовка иллюстраций, написание рукописи. Н. Г. И. – проведение экспериментов, анализ и интерпретация данных. М. Э. Б., Д. Э. С. – анализ и интерпретация данных, статистический анализ данных, написание рукописи, подготовка иллюстраций. Т. В. Б. – редактирование рукописи. А. А. Е. – идея работы, редактирование рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда и Академии наук Республики Татарстан по проекту № 23-25-10065.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все исследования проводились в соответствии с принципами биомедицинской этики, изложенными в Хельсинкской декларации 1964 г. и последующих поправках к ней. Экспериментальный протокол был одобрен Локальным этическим комитетом Поволжского государственного университета физической культуры, спорта и туризма (заключение Локального этического комитета ПГУФКСИТ, протокол № 2, от 26.05.2023 г.), а также был одобрен Локальным этическим комитетом Казанского федерального университета (протокол № 2 от 29.05.2015 г. и протокол № 30 от 28.06.2021 г.).

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Levik YS (2021) Space Research and New Concepts in the Physiology of Movements. *Hum Physiol* 47: 785–795. <https://doi.org/10.1134/S0362119721070057>
2. Yang W, Fan XL, Zhang H, Di Wu S, Song XA (2008) Effects of hindlimb unloading and reloading on c-fos expression of spinal cord evoked by vibration of rat Achille tendon. *Neurosci Lett* 439: 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2007.09.022>
3. Герасименко ЮП, Эджерстон ВР, Харкема С, Козловская ИБ (2020) Гравитационно зависимые механизмы сенсомоторной регуляции позы и локомоций. *Авиакосм экол мед* 54: 27–42. [Gerasimenko YuP, Edgerton VR, Harkema S, Kozlovskaya IB (2020) Gravity dependent mechanisms of sensorimotor regulation of posture and locomotion. *Aviakosm Ekol Med* 54: 27–42. (In Russ)]. <https://doi.org/10.21687/0233-528X-2020-54-6-27-42>
4. Hodgson JA, Bodine-Fowler SC, Roy RR, de Leon RD, de Guzman CP, Koslovskaya I, Sirota M, Edgerton VR (1991) Changes in recruitment of rhesus soleus and gastrocnemius muscles following a 14-day spaceflight. *Physiologist* 34: 102–103. PMID: 2047401

5. *Киренская АВ, Козловская ИБ, Сирота МГ* (1986) Влияние иммерсионной гипокинезии на характеристики ритмической активности двигательных единиц камбаловидной мышцы. Физиол чел 12: 627–632. [*Kirenskaia AV, Kozlovskaya IB, Sirota MG* (1986) Effect of immersion hypokinesia on the characteristics of the rhythmic activity of the motor units of the soleus muscle. Fiziol Chel 12: 627–632. (In Russ)]. PMID: 3758566
6. *Kozlovskaya IB, Kirenskaya AV* (2004) Mechanisms of disorders of the characteristics of fine movements in long-term hypokinesia. Neurosci Behav Physiol 34: 747–754. <https://doi.org/10.1023/B:NEAB.0000036017.46801.5c>
7. *Еремеев АА, Чеботарев МА, Кузнецов МВ, Балтин МЭ, Шенкман ВС* (2015) Нейромоторный аппарат в условиях гравитационной разгрузки: Центральные и периферические эффекты. Авиакосм экол мед 49: 32–36. [*Eremeev AA, Chebotarev MA, Kuznetsov MV, Baltin ME, Shenkman BS* (2015) Neuromotor apparatus under gravitational unloading: Central and peripheral effects. Aviakosm Ecol Med 49: 32–36. (In Russ)]. PMID: 25958464
8. *Deschenes MR, Tenny KA, Wilson MH* (2006) Increased and decreased activity elicits specific morphological adaptations of the neuromuscular junction. Neuroscience 137: 1277–1283. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.10.042>
9. *Shenkman BS, Belova SP, Lomonosova YN, Kostrominova TY, Nemirovskaya TL* (2015) Calpain-dependent regulation of the skeletal muscle atrophy following unloading. Arch Biochem Biophys 584: 36–41. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2015.07.011>
10. *Mortreux M, Rosa-Caldwell ME, Stiehl ID, Sung DM, Thomas NT, Fry CS, Rutkove SB* (2021) Hindlimb suspension in Wistar rats: Sex-based differences in muscle response. Physiol Rep 9: e15042. <https://doi.org/10.14814/phy2.15042>
11. *Shenkman BS* (2016) From Slow to Fast: Hypogravity-Induced Remodeling of Muscle Fiber Myosin Phenotype. Acta Natur 8: 47–59. PMID: 28050266
12. *Shenkman BS, Sharlo KA* (2021) How Muscle Activity Controls Slow Myosin Expression. J Evol Biochem Phys 57: 605–625. <https://doi.org/10.1134/S002209302103011X>
13. *Вихлянцев ИМ, Терентьева АВ, Балтина ТВ, Подлубная ЗА* (2010) Влияние вибростимуляции опорных зон стопы крысы, а также опорной нагрузки на содержание N2A-изоформы и T2-фрагмента титина в м. soleus в условиях моделируемой гравитации. Авиакосм экол мед 44: 45–49. [*Vikhlyantsev IM, Terentyeva AV, Baltina TV, Podlubnaya ZA* (2010) Effect of vibrostimulation of support zones of rat paw, as well as support load on N2A isoform and T2 fragment of titin content in m. soleus under simulated gravity conditions. Aviakosm Ecol Med 44: 45–49. (In Russ)].
14. *Frenette J, St-Pierre M, Cote CH, Mylona E, Pizza FX* (2002) Muscle impairment occurs rapidly and precedes inflammatory cell accumulation after mechanical loading. Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol 282: R351–R357. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00189.2001>
15. *Narici M, Kayser B, Barattini P, Cerretelli P* (2003) Effects of 17-day spaceflight on electrically evoked torque and cross-sectional area of the human triceps surae. Eur J Appl Physiol 90: 275–282. <https://doi.org/10.1007/s00421-003-0955-7>
16. *Mirzoev TM* (2020) Skeletal muscle recovery from disuse atrophy: Protein turnover signaling and strategies for accelerating muscle regrowth. Int J Mol Sci 21: 7940. <https://doi.org/10.3390/ijms21217940>
17. *Riley DA, Ellis S, Slocum GR, Sedlak FR, Bain JL, Krippendorf BB, Lehman CT, Macias MY, Thompson JL, Vijayan K, De Bruin JA* (1985) In-flight and postflight changes in skeletal muscles of SLS-1 and SLS-2 spaceflown rats. J Appl Physiol 81: 133–144. <https://doi.org/10.1152/jappl.1996.81.1.133>
18. *Krippendorf BB, Riley DA* (1993) Distinguishing unloading- versus reloading-induced changes in rat soleus muscle. Muscle Nerve 16: 99–108. <https://doi.org/10.1002/mus.880160116>
19. *Wood SJ, Paloski WH, Clark JB* (2015) Assessing sensorimotor function following ISS with computerized dynamic posturography. Aerosp Med Hum Perform 86: A45–A53. <https://doi.org/10.3357/AMHP.EC07.2015>
20. *Zeineddine Y, Friedman MA, Buettmann EG, Abraham LB, Hoppock GA, Donahue HJ* (2023) Genetic diversity modulates the physical and transcriptomic response of skeletal muscle to simulated microgravity in male mice. NPJ Microgravity 9: 86. <https://doi.org/10.1038/s41526-023-00334-8>
21. ГОСТ 33216 (2014) Руководство по содержанию и уходу за лабораторными животными. Правила содержания и ухода за лабораторными грызунами и кроликами. Москва. Стандартинформ 2019: 15. [ГОСТ 33216 (2014) Guide to the care and maintenance of laboratory animals. Rules for keeping and caring for laboratory rodents and rabbits. Moscow. Standartinform 2019: 15. (In Russ)].

22. Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the Protection of Animals Used for Scientific Purposes. [(accessed on 30 June 2023)] Off J Eur Union 2010 276: 33–79.  
<https://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=OJ:L:2010:276:0033:0079:en:PDF>
23. *Kilkenny C, Browne WJ, Cuthill IC, Emerson M, Altman DG* (2010) Improving bioscience research reporting: The ARRIVE guidelines for reporting animal research. *PLoS Biol* 8: e1000412. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000412>
24. *Ильин ЕА, Новиков ВЕ* (1980) Стенд для моделирования физиологических эффектов невесомости в лабораторных экспериментах с крысами. *Косм биол авиакосм мед* 14: 79–80. [*Ilyin EA, Novikov VE* (1980) Stand for modelling the physiological effects of weightlessness in laboratory experiments with rats. *Kosm Biol Aviakosm Med* 14: 79–80. (In Russ)].
25. *Globus RK, Morey-Holton ER* (2016) Hindlimb unloading: Rodent analog for microgravity. *J Appl Physiol* (1985) 120: 1196–1206. <https://doi.org/10.1152/japplphysiol.00997.2015>
26. *Eremeev A, Fedianin A, Lvova I, Galiullina N, Eremeev A, Baltina T, Sachenkov O* (2019) Functional state of the neuromotor apparatus of the gastrocnemius muscle in rat under microgravity: Effect of spinal cord stimulation. *BioNanoScience* 9: 433–437. <https://doi.org/10.1007/s12668-019-00611-5>
27. *Fedianin AO, Baltina TV, Eremeev AA* (2021) The functional state of the neuromotor system during hypogravity in a rat. Support load effects. *IOP Conference Series: Earth and Environment Sci* 853: 012030. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/853/1/012030>
28. *Pierrot-Deselligny E, Mazevet D* (2000) The monosynaptic reflex: A tool to investigate motor control in humans. Interest and limits. *Neurophysiol Clin* 30: 67–80. [https://doi.org/10.1016/s0987-7053\(00\)00062-9](https://doi.org/10.1016/s0987-7053(00)00062-9)
29. *Johannsson J, Duchateau J, Baudry S* (2015) Presynaptic inhibition of soleus Ia afferents does not vary with center of pressure displacements during upright standing. *Neuroscience* 298: 63–73. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.04.010>
30. *Maffiuletti NA, Martin A, Babault N, Pensini M, Lucas B, Schieppati M* (2001) Electrical and mechanical Hmax-to-Mmax ratio in power- and endurance-trained athletes. *J Appl Physiol* 90: 3–9. <https://doi.org/10.1152/jappl.2001.90.1.3>
31. *Palmieri RM, Ingersoll CD, Hoffman MA* (2004) The Hoffmann reflex: Methodologic considerations and applications for use in sports medicine and athletic training research. *J Athl Train* 39: 268–277.
32. *De-Doncker L, Kasri M, Falempin M* (2006) Soleus motoneuron excitability after rat hindlimb unloading using histology and a new electrophysiological approach to record a neurographic analogue of the H-reflex. *Exp Neurol* 201: 368–374. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2006.04.021>
33. *Kozlovskaya IB, Aslanova IF, Grigorieva LS, Kreidich YuV* (1982) Experimental analysis of motor effects of weightlessness. *Physiologist* 25: S49–S52.
34. *Zakirova AZ, Shigueva TA, Tomilovskaya ES, Kozlovskaya IB* (2015) Effects of mechanical stimulation of sole support zones on the H-reflex characteristics under conditions of support unloading. *Hum Physiol* 41: 150–155. <https://doi.org/10.1134/S0362119715020176>
35. *De-Doncker L, Kasri M, Picquet F, Falempin M* (2005) Physiologically adaptive changes of the L5 afferent neurogram and of the rat soleus EMG activity during 14 days of hindlimb unloading and recovery. *J Exp Biol* 208: 4585–4592. <https://doi.org/10.1242/jeb.01931>
36. *Gerasimenko YP, Lu DC, Modaber M, Zdunowski S, Gad P, Sayenko DG, Morikawa E, Haakana P, Ferguson AR, Roy RR* (2015) Noninvasive reactivation of motor descending control after paralysis. *J Neurotrauma* 32: 1968–1980. <https://doi.org/10.1089/neu.2015.4008>
37. *Pavlova NV, Bogacheva IN, Bazhenova EY, Gorsky OV, Moshonkina TR, Gerasimenko YuP* (2020) Restoration of Motor Functions in Spinal Rats by Electrical Stimulation of the Spinal Cord and Locomotor Training. *Neurosci Behav Physiol* 50: 599–606. <https://doi.org/10.1007/s11055-020-00941-y>
38. *Vikhlyantsev IM, Podlubnaya ZA, Shenkman BS, Kozlovskaya IB* (2006) Polymorphism of skeletal muscle titin under the extreme conditions of hibernation and microgravity: the diagnostic value of titin isoforms for choosing approaches to the correction of “hypogravity muscle syndrome”. *Dokl Biochem Biophys* 407: 88–90. <https://doi.org/10.1134/s1607672906020116>
39. *Shenkman BS, Kozlovskaya IB* (2019) Cellular responses of human postural muscle to dry immersion. *Front Physiol* 10: 187. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00187>

40. *Hnik P, Vejsada R, Kasicki S* (1981) Reflex and locomotor changes following unilateral deafferentation of rat hind limb assessed by chronic electromyography. *Neuroscience* 6: 195–203. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(81\)90055-5](https://doi.org/10.1016/0306-4522(81)90055-5)
41. *Goldberger ME* (1988) Partial and complete deafferentation of cat hindlimb: The contribution of behavioral substitution to recovery of motor function. *Exp Brain Res* 73: 343–353. <https://doi.org/10.1007/BF00248226>
42. *Gerasimenko YP, McKinney Z, Sayenko DG, Gad P, Gorodnichev RM, Grundfest W, Edgerton VR, Kozlovskaya IB* (2017) Spinal and sensory neuromodulation of spinal neuronal networks in humans. *Hum Physiol* 43: 492–500. <https://doi.org/10.1134/S0362119717050061>
43. *Saenko IV, Chernikova LA, Khizhnikova AE, Kremneva EI, Kozlovskaya IB* (2021) Dynamics of the Processes of Inter- and Intrahemispheric Interactions (Functional Connectivity) of the Brain Motor Zones Responsible for Walking in Neurorehabilitation of Patients with Focal Lesions of the Central Nervous System. *Hum Physiol* 47: 767–773. <https://doi.org/10.1134/S0362119721070082>
44. *Hansen CN, Faw TD, White S, Buford JA, Grau JW, Basso DM* (2016) Sparing of descending axons rescues interneuron plasticity in the lumbar cord to allow adaptive learning after thoracic spinal cord injury. *Front Neural Circuits* 10: 11. <https://doi.org/10.3389/fncir.2016.00011>
45. *Roberts DR, Ricci R, Funke FW, Ramsey P, Kelley W, Carroll JS, Ramsey D, Borckardt JJ, Johnson K, George MS* (2007) Lower limb immobilization is associated with increased corticospinal excitability. *Exp Brain Res* 181: 213–220. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-0920-5>
46. *Lee HJ, Jakovcevski I, Radonjic N, Hoelters L, Schachner M, Irintchev A* (2009) Better functional outcome of compression spinal cord injury in mice is associated with enhanced H-reflex responses. *Exp Neurol* 216: 365–374. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2008.12.009>
47. *Perrier JF, Hounsgaard J* (2000) Development and regulation of response properties in spinal cord motoneurons. *Brain Res Bull* 53: 529–535. [https://doi.org/10.1016/s0361-9230\(00\)00386-5](https://doi.org/10.1016/s0361-9230(00)00386-5)
48. *Шугуева ТА, Закирова АЗ, Томиловская ЕС, Козловская ИБ* (2013) Влияние опорной разгрузки на порядок рекрутирования двигательных единиц. *Авиакосм экол мед* 47: 50–53. [Shigueva TA, Zakirova AZ, Tomilovskaya ES, Kozlovskaya IB (2013) Effect of support deprivation on the sequence of motor units recruiting. *Aviakosm Ekol Med* 47: 50–53. (In Russ)].
49. *Morey-Holton ER, Globus RK* (2002) Hindlimb unloading rodent model: Technical aspects. *J Appl Physiol* 92: 1367–1377. <https://doi.org/10.1152/japplphysiol.00969.2001>
50. *Juhl OJ 4th, Buettmann EG, Friedman MA, DeNapoli RC, Hoppock GA, Donahue HJ* (2021) Update on the effects of microgravity on the musculoskeletal system. *NPJ Microgravity* 7: 28. <https://doi.org/10.1038/s41526-021-00158-4>
51. *Roudier E, Gineste C, Wazna A, Dehghan K, Desplanches D, Birot O* (2010) Angio-adaptation in unloaded skeletal muscle: New insights into an early and muscle type-specific dynamic process. *J Physiol* 588: 4579–4591. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.193243>
52. *Tanaka M, Kanazashi M, Kondo H, Fujino H* (2022) Time course of capillary regression and an expression balance between vascular endothelial growth factor-A and thrombospondin-1 in the soleus muscle of hindlimb unloaded rats. *Muscle Nerve* 65: 350–360. <https://doi.org/10.1002/mus.27478>
53. *Shenkman BS, Mirzoev TM, Kozlovskaya IB* (2021) Tonic Activity and Gravitational Control of the Postural Muscle. *Hum Physiol* 47: 744–756. <https://doi.org/10.1134/S0362119721070100>
54. *Ohira T, Kawano F, Goto K, Kaji H, Ohira Y* (2022) Responses of neuromuscular properties to unloading and potential countermeasures during space exploration missions. *Neurosci Biobehav Rev* 136: 104617. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104617>
55. *Ильина-Какуева ЕИ* (2005) Динамика восстановления камбаловидной мышцы крыс после атрофии, вызванной вывешиванием. *Авиакосм экол мед* 39: 38–41. [Il'ina-Kakueva EI (2005) Dynamics of rat's soleus muscle recovery from the suspension-induced atrophy. *Aviakosm Ekol Med* 39: 38–41. (In Russ)].
56. *Бадалян ЛО, Скворцов ИА* (1986) Клиническая электронейромиография: Руководство для врачей. М. Медицина. [Badalian LO, Skvortsov IA (1986) Clinical electroneuromyography: A guide for doctors. M. Medicine. (In Russ)].
57. *Desaphy JF, Pierno S, Liantonio A, De Luca A, Didonna MP, Frigeri A, Nicchia GP, Svelto M, Camerino C, Zallone A, Camerino DC* (2005) Recovery of the soleus muscle after short- and long-term disuse induced by hindlimb unloading: Effects on the electrical properties and myosin heavy chain profile. *Neurobiol Dis* 18: 356–365. <https://doi.org/10.1016/j.nbd.2004.09.016>

58. Шенкман БС (2012) Реадаптация атрофированной мышцы: от деструкции к синтезу белка. Рос физиол журн им ИМ Сеченова 98: 1471–1489. [Shenkman BS (2012) Recovery of the atrophied muscle: From protein degradation to synthesis. Russ J Physiol 98: 1471–1489. (In Russ)].
59. Шарло КА, Львова ИД, Тыганов СА, Шенкман БС (2019) Механизмы поддержания экспрессии медленного миозина в волокнах постуральной мышцы при стимуляции опорных афферентов на фоне гравитационной разгрузки. Рос физиол журн им ИМ Сеченова 105: 1561–1570. [Sharlo KA, Lvova ID, Tyganov SA, Shenkman BS (2019) Mechanisms of Slow Myosin Expression Maintainance in Postural Muscle Fibers by Plantar Mechanical Stimulation during Gravitational Unloading. Russ J Physiol 105: 1561–1570. (In Russ)].  
<https://doi.org/10.1134/S0869813919120094>
60. Mirzoev TM, Paramonova II, Rozhkov SV, Kalashnikova EP, Belova SP, Tyganov SA, Vilchinskaya NA, Shenkman BS (2023) Metformin pre-treatment as a means of mitigating disuse-induced rat soleus muscle wasting. Curr Issues Mol Biol 45: 3068–3086.  
<https://doi.org/10.3390/cimb45040201>
61. Hedge ET, Patterson CA, Mastrandrea CJ, Sonjak V, Hajj-Boutros G, Faust A, Morais JA, Hughson RL (2022) Implementation of exercise countermeasures during spaceflight and microgravity analogue studies: Developing countermeasure protocols for bedrest in older adults (BROA). Front Physiol 13: 928313.  
<https://doi.org/10.3389/fphys.2022.928313>

## The Functional Condition of the Neuromotor Apparatus of the Calf Muscles in Rats During the Recovery of Motor Activity after Simulated Gravitational Unloading

A. O. Fedianin<sup>a, b, \*</sup>, M. E. Baltin<sup>a, c</sup>, D. E. Sabirova<sup>b, c</sup>, T. V. Baltina<sup>b</sup>, N. G. Iskakov<sup>a</sup>,  
and A. A. Ereemeev<sup>b</sup>

<sup>a</sup>The Volga Region State University of Physical Culture, Sports and Tourism, Kazan, Russia

<sup>b</sup>Kazan Federal University, Kazan, Russia

<sup>c</sup>Sirius University of Science and Technology, Sirius Federal Territory, Russia

\*e-mail: artishock23@gmail.com

To reduce the duration of the recovery period after space expeditions, as well as high-quality effective therapy of conditions associated with physical inactivity on Earth, it is necessary to understand the mechanisms of adaptive rearrangements of morphofunctionally different motor systems at all levels of their organization. The aim of the study was to assess the functional condition of the central and peripheral links of the neuromotor apparatus of the rat calf antagonist muscles under conditions of readaptation to the action of the support reaction force and axial loads after simulated gravitational unloading. The study used electromyographic testing methods and also determined the wet and dry weight of the soleus and tibialis anterior muscles. The experimental results showed significant changes in the parameters of reflex and motor responses of the studied muscles. The recorded data indicated a decrease in the reflex excitability of the spinal motor centers on the 1st day of the readaptation period and its increase at the following stages: on the 3rd day for the soleus muscle, on the 7th day for the tibialis anterior. Significant transformations of the functional condition and peripheral parts of the motor systems were also observed, as well as a gradual recovery of muscle weight. More pronounced changes and a longer recovery period were recorded during testing of the slow posterotonic soleus muscle. The information obtained can be useful for developing new and improving existing strategies for motor rehabilitation.

**Keywords:** gravitational unloading, functional unloading, readaptation, motor center, electromyography, motor response, reflex response