

Е. В. Ланская, О. В. Ланская, Е. Ю. Андриянова

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПЛАСТИЧНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНЫХ И ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ЗВЕНЬЕВ НЕЙРОМОТОРНОЙ СИСТЕМЫ КАК РЕЗУЛЬТАТ АДАПТАЦИИ К ПОВЫШЕННОЙ АКТИВНОСТИ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ

Спортивная деятельность, ассоциированная с баскетболом и легкоатлетическим бегом на различные дистанции, способствует повышению возбудимости шейных спинальных мотонейронов, двигательных аксонов и мышечных волокон, что для силовых нагрузок, выполняемых пауэрлифтерами, характерно в меньшей степени. У баскетболистов и бегунов выявлен повышенный уровень рефлекторной возбудимости α -мотонейронов мышц бедра и голени, снижение порогов раздражения афферентов и эфферентов, увеличение количества двигательных единиц в составе мышц ног и синхронности их активности по сравнению с этими параметрами пауэрлифтеров. Библиогр. 27 назв. Табл. 4.

Ключевые слова: чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга, М-ответ, спортивная деятельность разной направленности.

E. V. Lanskaya, O. V. Lanskaya, E. Yu. Andriyanova

PHYSIOLOGICAL MECHANISMS OF PLASTICITY OF CENTRAL AND PERIPHERAL LINKS OF NEUROMOTOR SYSTEM AS A RESULT OF ADAPTATION TO INCREASED ACTIVITY OF SKELETAL MUSCLES

Velikiye Luki State Academy of Physical Education and Sports, 4, Yubileynaya ploschad', Velikiye Luki, 182100, Russian Federation; elena.lanskaya2016@yandex.ru, lanskaya2012@yandex.ru, vlgafc@mail.ru

Sport activities associated with basketball and field athletics run at various distances contribute significantly to the excitability of the cervical spinal motoneuron pools, motor axons, and muscle fibers which is proved to be less typical of powerlifting. At the same time the research indicated an increased level of reflex excitability of α -motoneurons of muscles of the hip and shin, a significant lowering of the threshold of irritation of the correspondent afferent and efferent nerve fibers, and an increase in the quantity and synchronization of activity of motor elements of the lower limb proximal and distal muscles in basketball players and runners as compared with powerlifters. Refs 27. Tables 4.

Keywords: transcutaneous electrical stimulation of spinal cord, M-response, sports activities of different kinds.

Введение

Повышенная двигательная активность сопровождается значительными изменениями функциональных возможностей нервно-мышечной системы человека. Различные сократительные режимы работы скелетных мышц определяют характер сенсорной информации, поступающей в центральную нервную систему (ЦНС), и инициируют функциональные и морфологические перестройки в головном и спинном мозге. Подобные трансформации лежат в основе пластических изменений в ЦНС, дающих возможность человеку овладеть новыми навыками, обучаться новым движениям, делать их выполнение безупречным. Следовательно, понимание механизмов зависящей от двигательной активности функциональной пластичности нервной системы является важным для разработки путей совер-

Е. В. Ланская (elena.lanskaya2016@yandex.ru), О. В. Ланская (lanskaya2012@yandex.ru), Е. Ю. Андриянова (vlgafc@mail.ru): Великолукская государственная академия физической культуры и спорта, Российская Федерация, 182100, Великие Луки, Юбилейная площадь, 4.

шенствования двигательной функции, например, при занятиях спортом, а также может способствовать разработке новых методов ее восстановления после заболеваний или повреждений. Изучение особенностей функционирования спинального тракта под влиянием долговременной двигательной деятельности различной направленности, а также анализ моделей специфической пластической перестройки нейромоторной системы, свойственной различающимся по физиологическим классификациям режимам функционирования мышц, позволят создать целостное представление о совокупности физиологических механизмов пластичности центральных и периферических звеньев нейромоторной системы, возникающих как результат адаптации к повышенной активности скелетных мышц.

Несмотря на существенное продвижение в понимании функционирования спинальных систем двигательного контроля, присущие внутренней организации спинальные сегментарные механизмы совершенствования двигательных навыков во взрослом состоянии остаются во многом неясными. Тем не менее не вызывает сомнений, что в процессе регулярной спортивной деятельности в нейронных контурах спинного мозга и соответствующих нервно-мышечных звеньях происходят определенные изменения, а их направленность зависит от продолжительности, мощности, кинематических характеристик и структуры выполняемых физических нагрузок [1].

Цель настоящего исследования заключалась в выявлении признаков функциональной пластичности спинальных нейрональных цепей и соответствующих периферических отделов нервно-мышечного аппарата под влиянием долговременной двигательной деятельности различного характера. Предполагалось, что полученные данные позволят выявить механизмы пластичности центрального и периферического звеньев нейромоторной системы спортсменов при адаптации к мышечной деятельности, различающейся по:

- режиму функционирования скелетных мышц при выполнении физической работы, направленной на приоритетное развитие различных двигательных качеств — быстроты, выносливости, ловкости, силы (различные дистанции легкоатлетического бега, игровая деятельность, силовые упражнения);

- структуре движений — стандартной мышечной деятельности (стереотипные движения, с повторяющимся порядком действий) против нестандартной (ситуационные движения) деятельности (легкоатлетический бег и силовые упражнения против игровой деятельности);

- общей кинематической характеристике — циклической против ациклической (последнюю можно также отнести к смешанной мышечной деятельности): легкоатлетический бег и силовые упражнения против игровой деятельности;

- длительности — требующей в соревновательных условиях относительно длительного (часы) выполнения, или средней длительности (до одного часа), или кратковременных усилий (различные дистанции легкоатлетического бега, игровая деятельность, силовые упражнения).

Методы исследования

В исследовании использовалась чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга (ЧЭССМ), приложенная со стороны остистых отростков на уровне С5–С6 [2, с.73–85] и Т11–Т12 позвонков [3, с.327–336; 4, с.1125–1139], для регистрации вызванных моторных ответов (ВМО) соответственно с мышц правой верхней (двуглавой и трехглавой мышц плеча; лучевого сгибателя и локтевого разгибателя кисти) и нижней (двуглавой и прямой мышц бедра, камбаловидной и передней большеберцовой мышц) конечностей.

Для получения ВМО с мышц верхней конечности накожные электроды (с межэлектродным расстоянием 2 см) устанавливались поверх мышц плеча и предплечья на брюшках мышц посередине между их началом и местом прикрепления электрода с ориентацией вдоль волокон мышцы. Стимулирующий катод устанавливался со стороны остистых отростков поверх кожи на уровне позвонков С5–С6 и два больших анода билатерально в области ключицы. Для регистрации ВМО с мышц нижней конечности накожные электроды (с межэлектродным расстоянием 2 см) были установлены поверх мышц бедра и голени — на брюшках мышц посередине между началом и местом прикрепления с ориентацией вдоль волокон мышцы. Со стороны остистых отростков устанавливали катод поверх кожи на уровне позвонков Т11–Т12 и два больших анода билатерально по передней поверхности подвздошных гребней. Стимулирующий катод, который устанавливали на коже вдоль позвоночника, был круглой формы диаметром 1 см, а пара прямоугольных анодов имели размер 50 × 100 мм каждый.

Регистрация М-ответов с мышц правой верхней конечности осуществлялась при электростимуляции периферических нервов плечевого сплетения в области подмышечной впадины (расположение активного стимулирующего электрода — в области подмышечной впадины, пассивного электрода — над плечевым суставом, поверх кожи) [5, 6].

Регистрация М-ответов с мышц правой нижней конечности осуществлялась при электростимуляции соответствующих периферических нервов: бедренного нерва, иннервирующего прямую мышцу бедра (расположение активного стимулирующего электрода — паховая складка, пассивного электрода — ягодичная складка, поверх кожи); большеберцового нерва, иннервирующего длинную головку двуглавой мышцы бедра и камбаловидную мышцу (расположение активного стимулирующего электрода — середина подколенной ямки, локализация пассивного электрода — на уровне надколенника, поверх кожи); малоберцового нерва, иннервирующего переднюю большеберцовую мышцу (расположение активного стимулирующего электрода — латеральная часть подколенной ямки у головки малой берцовой кости, пассивного электрода — латеральнее надколенника, поверх кожи) [5, 6].

В состоянии мышечного покоя анализировались порог (мА) и амплитуда (от пика до пика, мВ) ВМО и М-ответов мышц-сгибателей и разгибателей правой верхней и нижней конечностей. Запись ВМО и М-ответов выполнялась на 8-канальном электронейромиографе «Нейро-МВП-8» (ООО «Нейрософт», Россия, 2006) с использованием поверхностных (накожных) электродов — металлических дисков площадью 9 мм. Стимулами служили импульсы, генерируемые стимулятором «Нейро-МВП-8» (ООО «Нейрософт», Россия, 2006). Расстояние между отво-

дящими электродами составляло 20 мм. Активный электрод располагался в проекции двигательной точки мышцы, референтный — смещался от нее по ходу волокон к сухожилию. Для последующей регистрации ВМО и М-ответа наносили прямоугольные электрические стимулы длительностью 1 мс с интервалами не менее 10 с.

Испытуемые располагались на специальной кушетке в положении лежа на спине (при ЧЭССМ, стимуляции периферических нервов плечевого сплетения в области подмышечной впадины, а также бедренного нерва) и на животе (при стимуляции большеберцового и малоберцового нервов) с вытянутыми ногами и свободно свисающими с края кушетки стопами. Исследование проводилось в теплом помещении при комнатной температуре (25–30°C). Каждый спортсмен в день его участия в исследовании был освобожден от тренировок.

В исследовании приняли участие спортсмены, адаптированные к работе различной направленности, в возрасте 20–29 лет: 12 баскетболистов, 10 пауэрлифтеров, 28 легкоатлетов-бегунов на короткие (10 человек), средние (10 человек) и длинные (8 человек) дистанции. Спортсмены избранных видов спорта на момент исследования имели квалификацию — I взрослый разряд. В момент исследования спортсмены находились в подготовительном периоде тренировочного цикла.

Статистическая обработка результатов была выполнена на персональном компьютере в программе STATISTICA 10.0 (Statsoft Inc, USA, 2010). Для сравнительного анализа пяти независимых переменных при условии ненормального распределения данных использовали непараметрический критерий Краскела—Уоллиса ANOVA. Проверку нормальности распределения количественных признаков проводили с помощью W-теста Шапиро—Уилка и теста Левена. Критическое значение уровня статистической значимости при проверке нулевых гипотез принималось равным 5% ($p = 0,05$). В таблицах представлены значения медиан, а также минимальные и максимальные значения выбранных параметров (median; min-max).

Результаты исследований и их обсуждение

При изучении природы регистрируемых ответов мышц верхних конечностей посредством ЧЭССМ не выявлено подавления ВМО на предъявление кондиционирующего стимула, подающегося за 30 мс до тестирующего, и на вибрационное воздействие на сухожилия сгибателей запястья, что указывает на то, что стимуляция шейных спинальных двигательных ядер (ШСДЯ) приводит к появлению прямых мотонейронных аксонально-мышечных ответов. Такое же заключение делают авторы работы [7, с.432–439]. В свою очередь, обнаружено подавление ВМО мышц нижних конечностей на предъявление кондиционирующего стимула, подающегося за 50 мс до тестирующего, и во время вибрации пяточного сухожилия, что указывает на то, что ЧЭССМ на уровне позвонков T11–T12 вызывает двигательные ответы через активацию в том числе и моносинаптической нейрональной цепи, связывающей афференты с двигательными нейронами.

В таблице 1 представлены среднегрупповые показатели порогов появления ВМО и М-ответов проксимальных и дистальных мышц верхних конечностей у спортсменов обследованных групп. Сравнительный анализ показал, что в группе пауэрлифтеров регистрировались самые высокие пороговые значения ВМО и М-ответов тестируемых мышц, которые в ряде случаев были достоверно выше

соответствующих показателей у представителей игрового вида спорта и легкоатлетического бега. В свою очередь, достоверно значимых отличий в показателях данного параметра между группами баскетболистов и легкоатлетов-бегунов на различные дистанции не обнаружено (табл. 1).

Таблица 1. Показатели порога ВМО и М-ответов мышц плеча и предплечья у представителей различных видов спорта (median; min-max)

Мышцы	Группы спортсменов				
	1. Баскетболисты	2. Пауэрлифтеры	3. Бегуны на короткие дистанции	4. Бегуны на средние дистанции	5. Бегуны на длинные дистанции
	ЧЭССМ на уровне позвонков C5–С6				
Двуглавая мышца плеча	23; 10–35	43; 25–50	17; 15–30	26; 15–30	13; 10–30
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=24,75383, p=0,0001 <i>p₁₋₂=0,01; p₂₋₃=0,0006; p₂₋₅=0,0001. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Трехглавая мышца плеча	25; 10–35	44; 25–50	15; 10–20	27; 15–30	12; 10–25
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=28,78645, p=0,00001 <i>p₁₋₂=0,03; p₂₋₃=0,0001; p₂₋₅=0,00003. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Лучевой сгибатель кисти	24; 10–35	42; 25–45	17; 15–25	27; 15–35	15; 15–30
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=21,75912, p=0,0002 <i>p₁₋₂=0,03; p₂₋₃=0,001; p₂₋₅=0,001. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Локтевой разгибатель кисти	24; 10–45	41; 30–45	15; 15–25	23; 15–40	23; 20–40
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=17,19394, p=0,0018 <i>p₂₋₃=0,0009. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
	Электрическая стимуляция периферии (подмышечная впадина)				
Двуглавая мышца плеча	10; 5–25	15; 10–30	13; 5–15	10; 5–15	5; 5–10
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=15,81838, p=0,0033 <i>p₂₋₅=0,0001. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Трехглавая мышца плеча	10; 5–15	18; 10–30	11; 5–15	10; 5–15	6; 5–10
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=19,26093, p=0,0007 <i>p₂₋₅=0,0004. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Лучевой сгибатель кисти	12; 5–30	20; 10–45	10; 5–15	15; 5–25	5; 5–15
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=15,91553, p=0,0031 <i>p₂₋₅=0,002. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Локтевой разгибатель кисти	15; 5–35	21; 10–45	10; 5–15	15; 10–25	5; 5–35
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=8,239003, p=0,0832				

В таблице 2 представлены среднегрупповые значения максимальной амплитуды ВМО и М-ответов мышц плеча и предплечья, зарегистрированные у спортсменов пяти обследованных групп. Установлено, что статистически более низкие показатели данного параметра также регистрировались у представителей силового вида

спорта по сравнению с этими показателями спортсменов, специализирующихся в баскетболе и легкоатлетическом беге на короткие, средние и длинные дистанции. При этом достоверно значимых отличий в показателях максимальной амплитуды ВМО и М-ответов между группами баскетболистов и легкоатлетов-бегунов на различные дистанции не обнаружено (табл. 2).

Таблица 2. Показатели максимальной амплитуды ВМО и М-ответов мышц плеча и предплечья у представителей различных видов спорта (median; min-max)

Мышцы	Группы спортсменов				
	1. Баскетболисты	2. Пауэрлифтеры	3. Бегуны на короткие дистанции	4. Бегуны на средние дистанции	5. Бегуны на длинные дистанции
	ЧЭССМ на уровне позвонков C5–С6				
Двуглавая мышца плеча	2; 1–5	1; 0,5–2,5	2,5; 1–7	5; 1–13	3; 1–7
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=14,03152, p=0,0072 <i>p₂₋₃=0,03; p₂₋₄=0,02; p₂₋₅=0,03. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Трехглавая мышца плеча	1; 0,5–3	0,5; 0,1–2,5	2,5; 1–3,5	2,5; 0,5–10,5	2,5; 0,5–5
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=15,72413, p=0,0034 <i>P₂₋₃=0,003; p₂₋₄=0,03; p₂₋₅=0,04. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Лучевой сгибатель кисти	2,5; 0,5–5,5	0,5; 0,1–2,5	4; 1,5–7	5; 1,5–8,5	4,5; 1,5–6,5
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=22,91801, p=0,0001 <i>p₂₋₃=0,004; p₂₋₄=0,0005; p₂₋₅=0,002. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Локтевой разгибатель кисти	1; 0,5–2,8	0,5; 0,1–2,5	2,5; 1–4,5	1,5; 0,5–8,5	1,5; 0,2–4,8
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=12,30171, p=0,0152 <i>p₂₋₃=0,008. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
	Электрическая стимуляция периферии (подмышечная впадина)				
Двуглавая мышца плеча	11,5; 3–24	4; 3–7	11; 4,5–15	9; 3–16	7; 4–17
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=14,19869, p=0,0067 <i>p₁₋₂=0,005; p₂₋₃=0,04. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Трехглавая мышца плеча	10; 4–14	4; 3–15	15; 5–30	7; 4,5–16,5	13,5; 4–16
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=14,66935, p=0,0054 <i>p₂₋₃=0,004. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Лучевой сгибатель кисти	8; 5–12	4; 3–12	8; 4–12	8; 4–15	10; 4–15
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=8,501893, p=0,0748				
Локтевой разгибатель кисти	5; 3–7	3,5; 3–7	6; 3–8	6; 3–14,5	5,5; 3–13
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=5,201365, p=0,2673				

В целом полученные данные показали, что систематические занятия баскетболом, для которого характерно выполнение нагрузок переменной мощности со смешанной структурой движений и где ведущая роль отводится высокой возбу-

димости, лабильности, синхронизации скоростных возможностей различных мышечных групп, а также циклическая работа в режимах максимальной, субмаксимальной, большой и умеренной мощности, выполняемая бегунами на короткие, средние и длинные дистанции, способствуют значительному повышению возбудимости ШСДЯ, соответствующих двигательных аксонов и мышечных волокон (МВ), что для нагрузок в пауэрлифтинге характерно в меньшей степени. При этом в большинстве случаев у стайеров возбудимость данных структур была выше, чем у других спортсменов.

В результате исследования с применением методики ЧЭССМ также было установлено, что у спортсменов, специализирующихся в баскетболе и легкоатлетическом беге на короткие, средние и длинные дистанции, пороги ВМО проксимальных и дистальных мышц нижней конечности были значительно ниже, а амплитуда выше, чем у пауэрлифтеров. При этом достоверных различий в показателях порогов и максимальной амплитуды ВМО мышц бедра и голени между группами игроков и бегунов не обнаружено (табл. 3 и 4). При изучении параметров М-ответа также было выявлено, что у баскетболистов и бегунов на различные дистанции регистрировались более низкие показатели порогов, чем у пауэрлифтеров, наряду с более высокой амплитудой максимальных М-ответов мышц бедра и голени. Существенных различий в пороговых величинах и показателях максимальной амплитуды М-ответов тестируемых мышц между баскетболистами и бегунами не выявлено (табл. 3 и 4). Таким образом, у игроков и легкоатлетов-бегунов выявлен повышенный уровень рефлекторной возбудимости α -мотонейронов мышц бедра и голени, значительное снижение порогов раздражения соответствующих афферентов Ia и эфферентных нервных волокон, иннервирующих тестируемые мышцы нижних конечностей, по сравнению с пауэрлифтерами. Вместе с тем следует отметить, что уровень возбудимости афферентного, центрального и эфферентного звена рефлекторной дуги у стайеров был в ряде случаев самым высоким, значительно выше чем у спортсменов других групп.

Различия в уровне возбудимости шейных и поясничных спинальных мотонейронов и соответствующих периферических нервов у обследованных спортсменов можно объяснить различным количеством импульсов, посылаемых нервной системой в процессе их двигательной деятельности. Так, легкоатлеты, особенно стайеры, и игроки за сопоставимый по времени соревновательный период выполняют значительно больший объем движений, а следовательно, имеют значительно большую частоту импульсации спинальных мотонейронов, а также проприорецепторов работающих мышц по сравнению с пауэрлифтерами.

Кроме того, обнаруженная у пауэрлифтеров более низкая, чем у представителей других видов спорта, амплитуда М-ответов тестируемых мышц может объясняться и функциональными свойствами мышц, которые, в свою очередь, определяются составом входящих в них двигательных единиц (ДЕ). Известно, что соотношение различных типов ДЕ в мышцах спортсменов тесно связано с их спортивной специализацией [8, с.14; 9, с.30]. Для спортсменов, занимающихся силовыми видами спорта, и спринтеров характерен высокий процент быстрых ДЕ, у стайеров преобладают медленные ДЕ, а у игроков, бегунов на средние дистанции, метателей, единоборцев отмечается относительно равномерное распределение быстрых и медленных ДЕ в мышцах, несущих основную нагрузку [8, с.14; 9, с.30]. Мотоней-

Таблица 3. Пороги ВМО и М-ответов мышц бедра и голени у представителей различных видов спорта (median; min-max)

Мышцы	Группы спортсменов				
	1. Баскетболисты	2. Пауэрлифтеры	3. Бегуны на короткие дистанции	4. Бегуны на средние дистанции	5. Бегуны на длинные дистанции
	ЧЭССМ на уровне позвонков T11–T12				
Двуглавая мышца бедра	40; 30–50	50; 35–65	45; 20–60	35; 25–60	30; 15–50
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=8,410839, p =0,0476 <i>p₂₋₅=0,04. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Прямая мышца бедра	40; 25–55	50; 35–65	45; 20–60	40; 20–55	25; 15–40
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=15,40783, p =0,0039 <i>p₂₋₅=0,001. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Камбаловидная мышца	35; 30–55	58; 35–65	48; 15–65	35; 30–60	25; 15–55
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=11,33855, p=0,0230 <i>p₂₋₅=0,02. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Передняя большеберцовая мышца	48; 35–60	58; 35–70	50; 20–75	40; 30–75	38; 25–50
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=11,56188, p=0,0209 <i>p₂₋₅=0,009. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
	Электрическая стимуляция периферических нервов				
Двуглавая мышца бедра	5; 3–15	20; 5–35	10; 5–15	10; 5–15	5; 3–10
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=20,46558, p=0,0004 <i>p₁₋₂=0,01; p₂₋₅=0,01. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Прямая мышца бедра	10; 5–25	20; 5–40	10; 5–20	10; 5–20	10; 5–20
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=7,961808, p =0,0930				
Камбаловидная мышца	10; 5–25	15; 10–25	10; 9–30	10; 5–15	5; 3,5–10
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=16,21364, p =0,0027 <i>p₂₋₅=0,03. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Передняя большеберцовая мышца	15; 5–25	30; 10–45	22,5; 10–35	15; 10–25	15; 5–30
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=9,511559, p=0,0595				

роны быстрых ДЕ, как известно, более крупных размеров, но менее возбудимы, чем мотонейроны медленных ДЕ. В свою очередь, метод М-ответа предполагает стимуляцию нерва супрамаксимальным стимулом, обеспечивающим вовлечение в ответ всех ДЕ. Полученные результаты исследования позволяют предполагать, что вариативность амплитуды М-ответа у обследованных спортсменов может зависеть в том числе и от соотношения медленных и быстрых ДЕ в мышцах, а следовательно, от размера мотонейронов и уровня их возбудимости: более низкие показате-

Таблица 4. Показатели максимальной амплитуды ВМО и М-ответов мышц бедра и голени у представителей различных видов спорта (median; min-max)

Мышцы	Группы спортсменов				
	1. Баскетболисты	2. Пауэрлифтеры	3. Бегуны на короткие дистанции	4. Бегуны на средние дистанции	5. Бегуны на длинные дистанции
ЧЭССМ на уровне позвонков T11–T12					
Двуглавая мышца бедра	3; 1,5–6,5	1,5; 0,5–3,5	3,2; 0,5–6	3,2; 2–6,5	5,5; 3–7,5
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=14,07553, p=0,0071 <i>p₂₋₅=0,002. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Прямая мышца бедра	2,5; 0,5–4,5	0,8; 0,2–4,2	3,5; 0,5–5,5	2,8; 0,2–5	4; 2–5,5
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=10,79991, p=0,0289 <i>p₂₋₅=0,01. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Камбаловидная мышца	4; 1–11	2; 0,5–4,5	4; 1–9	4; 1–11	7,5; 3–9
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=12,54080, p=0,0138 <i>p₂₋₅=0,005. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Передняя большеберцовая мышца	2,5; 0,5–4,8	0,5; 0,1–2,4	2,5; 0,5–5,5	3,5; 0,5–4,5	4,2; 1–7,2
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=11,67529, p=0,0199 <i>p₂₋₅=0,02. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Электрическая стимуляция периферических нервов					
Двуглавая мышца бедра	4; 3–9,5	3; 2–8	4; 3–7	5; 3–12	9,5; 3–13
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=9,894231, p=0,0422 <i>p₂₋₅=0,04. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Прямая мышца бедра	7,5; 3–13	4,5; 3–8,5	5; 3,5–13	7; 3–11	13,5; 3,8–15
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=15,35309, p=0,0040 <i>p₂₋₅=0,001. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Камбаловидная мышца	8,5; 4,5–17	4; 3–7	6; 4–17	7; 3–13	8; 5–16
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=12,31776, p=0,0151 <i>P₁₋₂=0,009. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				
Передняя большеберцовая мышца	7; 4–17	3,5; 2–5,5	5,5; 4–15	5; 3–15	6; 3–15
Достоверность различий	Kruskal—Wallis test: H (4, N=50)=9,544497, p=0,0488 <i>p₁₋₂=0,03. Во всех остальных случаях p=1,00</i>				

ли амплитуды М-ответа могут объясняться значительным превалированием быстрых ДЕ над медленными в мышцах спортсменов, чья нагрузка, например, связана с применением больших отягощений и небольшим количеством повторений (пауэрлифтеры), и, наоборот, существенное повышение данного параметра может обуславливаться противоположным соотношением таких ДЕ в мышцах спортсменов, в частности адаптированных к работе на выносливость с большим количеством повторений и умеренной интенсивностью выполняемых упражнений (стайеры).

С учетом выше изложенного следует отметить, что особенности композиционного состава МВ могут быть связаны с генетическими (наследованными) свойствами, которые учитываются при спортивном отборе. По этому поводу высказывается мнение, что в процессе спортивной тренировки характерный для каждого организма состав МВ не изменяется. Возможно только нарастание толщины (гипертрофия) отдельных волокон, а также изменение свойств промежуточных волокон [10, с.52; 11, с.40]. Таким образом, композиция МВ может служить надежным генетическим маркером. В свою очередь, авторы [12, р.13–21] указывают, что долговременная мышечная работа на выносливость сопровождается увеличением размеров медленных волокон в мышце. Х. Хоппелер [13, р.76–92] в своих исследованиях также показал, что физические упражнения могут способствовать структурным изменениям в скелетных мышцах и увеличивать возбудимость ДЕ.

В последнее время получены интересные результаты о контроле со стороны генов пластичности структур ЦНС и важной роли наследственных факторов в адаптивной реорганизации нервной системы в процессе моторного обучения [14, р. 297]. Отмечается, что наибольшая наследственная обусловленность выявлена для морфологических показателей организма человека, меньшая — для физиологических параметров и наименьшая — для психологических [15]. Вместе с тем наследственные влияния на различные физические качества неоднотипны. В наибольшей степени генетическому контролю подвержены быстрые движения, требующие в первую очередь особых скоростных свойств нервной системы — высокой лабильности и подвижности нервных процессов, а также развития анаэробных возможностей организма и наличия большого количества быстрых волокон в скелетных мышцах. В наименьшей степени наследуемость обнаруживается для показателей выносливости к длительной циклической работе и качеству ловкости [16, с.25].

Однако, наряду с генотипическими исследованиями, продолжается активный поиск изменений физиологических свойств нервной системы, вызванных повторной физической нагрузкой [17, р.419]. При этом акцент делается на отделах нервной системы, принимающих непосредственное участие в реализации движения. Р.Н. Фомин, М.В. Селяев [18, с.76–88] отмечают, что многолетняя мышечная деятельность человека сопровождается процессами специфической нейрональной адаптации как на корковом, так и на спинальном уровне ЦНС. В исследованиях Маффиолетти с соавторами [19, р.3–9] и А.Н. Арифулина [20] рассматривались и сопоставлялись изменения функциональных свойств нервной системы под влиянием специфической тренировки, связанной с избранным видом спорта. В результате авторы установили, что изменение нейромоторного статуса локомоторных мышц тесным образом связано с направленностью процесса подготовки и соответствием ей тренировочных воздействий. При этом формирование эффективных механизмов перестройки функциональных систем возможно только при использовании специфических по направленности нагрузок, которые определяют особенности морфофункциональной адаптации, что согласуется с мнением других авторов [21, р.421–428]. Следует отметить работы [17, 22, 23], в которых обсуждаются возможные нейрональные изменения и адаптационные механизмы в двигательной системе спортсменов, вызванные различными видами двигательной деятельности. Таким образом, есть основание предполагать, что обнаруженные в результате нашего исследования особенности пластических перестроек в функционировании

центральных и периферических звеньев нейромоторной системы у спортсменов, имеющих стаж спортивной деятельности не менее 10 лет, в определенной степени являются результатом долговременной специфической двигательной деятельности.

Заключение

Проведенное исследование позволило получить новые данные о наибольшем повышении возбудимости мотонейронов спинного мозга и соответствующих нервных волокон, иннервирующих мышцы плеча, предплечья, бедра и голени, у спортсменов, адаптированных к нагрузкам переменной мощности со смешанной структурой движений, характерной для баскетбола, а также у представителей легкоатлетического бега, выполняющих физические нагрузки различной мощности и продолжительности, по сравнению с систематическими силовыми тренингами, характерными для пауэрлифтинга.

Использованный в работе метод регистрации М-ответа — объективного показателя процессов, происходящих в периферическом отделе нервной системы, давно нашел широкое применение как в практике спортивных научных исследований [9, с.135–149; 18, 20, 24], так и в клинической электронейромиографии [5, 6]. В свою очередь, методика ЧЭССМ является относительно новой, но многообещающей технологией для понимания особенностей реализации спинальных двигательных рефлексов у здорового человека и на фоне двигательных расстройств. В последние годы интерес к электростимуляции спинного мозга возрос как в клинической, так и в экспериментальной нейрофизиологии [25]. Однако в области спортивных исследований такая техника применяется совсем недавно [1, 2, 26]. При этом комплексный методический подход, включающий в себя электростимуляцию различных отделов спинного мозга и соответствующих периферических нервов для вызова ответов целого ряда скелетных мышц у атлетов, адаптированных к различным по направленности, структуре движений, интенсивности (мощности) и длительности мышечным нагрузкам, к изучению механизмов пластичности двигательной системы и вариантов их формирования позволил получить абсолютно новые научные данные.

Представленные материалы демонстрируют потенциальные возможности неинвазивных средств стимуляции сегментов спинного мозга и периферических нервов, иннервирующих тестируемые мышцы, для оценки функционального состояния спинальных нейрональных сетей и периферического нервно-мышечного аппарата у лиц, занимающихся специфической спортивной деятельностью. Вместе с тем изучение качественных и количественных изменений рассматриваемых электронейромиографических параметров применимо и в реабилитационной практике, например для определения динамики восстановления функционального состояния поврежденных нервно-мышечных структур у спортсменов с травмами и заболеваниями опорно-двигательного аппарата, так как изменения сегментарной деятельности и соответствующего нервно-мышечного аппарата отражают этот процесс [26, 27].

Литература

1. Ланская О. В., Андриянова Е. Ю., Ланская Е. В. Пластичность шейных и пояснично-крестцовых спинальных нейрональных сетей двигательного контроля при занятиях спортом // Теория и практика физической культуры. 2015. №6. С. 14–16.
2. Андриянова Е. Ю., Ланская О. В. Механизмы двигательной пластичности спинномозговых нервных цепей на фоне долговременной адаптации к спортивной деятельности // Физиология человека. 2014. Т. 40, №3. С. 73–85.
3. Minassian K., Persy I., Rattay F. et al. Posterior root-muscle reflexes elicited by transcutaneous stimulation of the human lumbosacral cord // Muscle Nerve. 2007 Mar. Vol. 35, N 3. P.327–336.
4. Courtine G., Harkema S. J., Christine J. D. et al. Modulation of multisegmental monosynaptic responses in a variety of leg muscles during walking and running in humans // J. Physiol. 2007. Vol.582, N 3. P.1125–1139.
5. Бадалян Л. О., Скворцов И. А. Клиническая электронейромиография: руководство для врачей. М.: Медицина, 1986. 368 с.
6. Зенков Л. Р., Ронкин М. А. Функциональная диагностика нервных болезней: руководство для врачей; 3-е изд., перераб. и доп. М.: МЕДпресс-информ, 2004. 488 с.
7. Sabbahi M. A., Sengul Y. S. Cervical multisegmental motor responses in healthy subjects // Spinal cord. 2012. N 50. P.432–439.
8. Скурвидас А. А. Электрическая активность, скоростно-силовые свойства и утомляемость скелетных мышц у спортсменов в зависимости от направленности тренировочных нагрузок и возраста: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1988. 18 с.
9. Городничев Р. М. Спортивная электромиография. Великие Луки, 2005. 229 с.
10. Черепкина Л. П. Медико-биологические основы отбора и прогнозирования высших спортивных достижений (на примере водных видов спорта). Омск: Изд-во СибГУФК, 2005. 72 с.
11. Сологуб Е. Б., Таймазов В. А. Спортивная генетика: учебное пособие для высших учебных заведений физической культуры. М.: Терра-Спорт, 2000. 127 с.
12. Liu Y., Shen T., Randall W. R. et al. Signaling pathways in activity-dependent fiber type plasticity in adult skeletal muscle // J. Muscle. Res. Cell Motil. 2005. Vol.26. P.13–21.
13. Hoppeler H. Exercise-induced ultrastructural changes in skeletal muscle // Int. J. Sports Med. 1986. N 7. P.76–92.
14. Missitzi J., Gentner R., Geladas N. et al. Plasticity in human motor cortex is in part genetically determined // J. Physiol. 2011. Vol. 589, Pt. 2. P.297.
15. Шварц В. Б. Медико-биологические критерии спортивной ориентации и отбора детей по данным близнецовых и лонгитудинальных исследований: автореф. дис. ... д-ра мед. наук. Л., 1991. 54 с.
16. Москатова А. К. Влияние генетических и средовых факторов на развитие моторных способностей: лекция. М.: ГЦОЛИФК, 1983. 39 с.
17. Judge L. W., Moreau C., Burke J. R. Neural adaptations with sport-specific resistance training in highly skilled athletes // J. Sports Sci. 2003. Vol. 21, N 5. P.419.
18. Фомин Р. Н., Селяев М. В. Нейрональная адаптация кортико-спинальных механизмов управления мышечным сокращением у спортсменов // Физиол. человека. 2011. Т. 37, № 6. С.76–88.
19. Maffiuletti N. A., Martin A., Babault N. et al. Electrical and mechanical Hmax-to-Mmax ratio in power and endurance-trained athletes // J. Appl. Physiol. 2001. P.3–9.
20. Арифулин А. Н. Функциональная характеристика нейромоторного аппарата нижних конечностей у юношей-спортсменов различных специализаций: дис. ... канд. биол. наук. Владимир, 2005. 128 с.
21. Zumbakytė-Šermukšnienė R., Kajėnienė A., Vainoras A. et al. Assessment of functional conditions of basketball and football players during the load by applying the model of integrated evaluation // Medicina (Kaunas). 2010, N 46(6). P.421–428.
22. Городничев Р. М., Фомин Р. Н. Пресинаптическое торможение α -мотонейронов спинного мозга человека при адаптации к двигательной деятельности разной направленности // Физиол. человека. 2007. Т. 33, N 2. С. 98.
23. Ross E. Z., Middleton N., Shave R. et al. Corticomotor excitability contributes to neuromuscular fatigue following marathon running in man // Exp. Physiol. 2007. Vol. 92, N 2. P.417.
24. Фомин Р. Н. Особенности пресинаптического торможения спинальных мотонейронов у лиц, адаптированных к мышечной работе разной направленности: дис. ... канд. биол. наук. Тверь, 2004. 158 с.
25. Francois D. R., Gibson G., Richard B. S. Effect of percutaneous stimulation at different spinal levels on the activation of sensory and motor roots // Exp. Brain Res. 2012. Vol. 223. P.281–289.

26. Ланская О. В., Андриянова Е. Ю. Изучение параметров моносинаптического тестирования двигательных рефлексов на фоне остеохондроза позвоночника и травматических нарушений функции коленного сустава // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 2012. Сер. 11. Медицина. Вып. 4. С. 89–98.

27. Ланская О. В., Андриянова Е. Ю. Электрофизиологические механизмы пластичности спинальных систем при дисфункциях опорно-двигательной системы // Российский физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 2014. Т. 100, №4. С. 487–502.

References

1. Lanskaia O. V., Andriianova E. Iu., Lanskaia E. V. Plastichnost' sheinykh i poiasnichno-kresttsovykh spinal'nykh neuronal'nykh setei dvigatel'nogo kontroliia pri zaniatiiakh sportom [Plasticity of cervical and lumbosacral spinal neuronal networks of motor control during exercise]. *Teoriia i praktika fizicheskoi kul'tury* [Theory and practice of physical education], 2015, no. 6, pp. 14–16. (In Russian)

2. Andriianova E. Iu., Lanskaia O. V. Mekhanizmy dvigatel'noi plastichnosti spinnomozgovykh nervnykh tsepei na fone dolgovremennoi adaptatsii k sportivnoi deiatel'nosti [Mechanisms of motor plasticity spinal nerve circuits on a background of long-term adaptation to sports activities]. *Fiziologiiia cheloveka* [Human Physiology], 2014, vol. 40, no. 3, pp. 73–85. (In Russian)

3. Minassian K., Persy I., Rattay F. et al. Posterior root-muscle reflexes elicited by transcutaneous stimulation of the human lumbosacral cord. *Muscle Nerve*, 2007 Mar, vol. 35, no. 3, pp. 327–36.

4. Courtine G., Harkema S. J., Christine J. D. et al. Modulation of multisegmental monosynaptic responses in a variety of leg muscles during walking and running in humans. *J. Physiol.*, 2007, vol. 582, no. 3, pp. 1125–1139.

5. Badalian L. O., Skvortsov I. A. *Klinicheskaiia elektroneiromiografiia: rukovodstvo dlia vrachei* [Clinical electroneuromyography: Guide for physicians]. Moscow, Meditsina Publ., 1986. 368 p. (In Russian)

6. Zenkov L. R., Ronkin M. A. *Funktsional'naia diagnostika nervnykh boleznei: rukovodstvo dlia vrachei* [Functional diagnostics of nervous diseases: a guide for doctors]; 3rd ed., revised. and extras. Moscow, MEDpress-inform Publ., 2004. 488 p. (In Russian)

7. Sabbahi M. A., Sengul Y. S. Cervical multisegmental motor responses in healthy subjects. *Spinal cord.*, 2012, no. 50, pp. 432–439.

8. Skurvidas A. A. *Elektricheskaiia aktivnost', skorostno-silovye svoistva i utomliaemost' skeletnykh myshts u sportsmenov v zavisimosti ot napravlenosti trenirovochnykh nagruzok i vozrasta: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Electrical activity, speed-strength and fatigue properties of skeletal muscle in athletes depending on the orientation of training load and age. Thesis of PhD Diss.]. Tartu, 1988. 18 p. (In Russian)

9. Gorodnichev P. M. *Sportivnaia elektromiografiia* [Athletic electromyography]. Velikie Luki, 2005. 229 p. (In Russian)

10. Cherapkina L. P. *Mediko-biologicheskie osnovy otbora i prognozirovaniia vysshikh sportivnykh dostizhenii (na primere vodnykh vidov sporta)* [Medico-biological basis of selection and prediction of higher achievements (for example water sports)]. Omsk, SibGUFK Publ., 2005. 72 p. (In Russian)

11. Sologub E. B., Taimazov V. A. *Sportivnaia genetika: uchebnoe posobie dlia vysshikh uchebnykh zavedenii fizicheskoi kul'tury* [Sports Genetics: a textbook for higher educational institutions of physical culture]. Moscow, Terra-Sport Publ., 2000. 127 p. (In Russian)

12. Liu Y., Shen T., Randall W. R. et al. Signaling pathways in activity-dependent fiber type plasticity in adult skeletal muscle. *J. Muscle. Res. Cell Motil.*, 2005, vol. 26, pp. 13–21.

13. Hoppeler H. Exercise-induced ultrastructural changes in skeletal muscle. *Int. J. Sports Med.*, 1986, no. 7, pp. 76–92.

14. Missitzi J., Gentner R., Geladas N. et al. Plasticity in human motor cortex is in part genetically determined. *J. Physiol.*, 2011, vol. 589, part 2, pp. 297.

15. Shvarts V. B. *Mediko-biologicheskie kriterii sportivnoi orientatsii i otbora detei po dannym bliznetsovykh i longitudinal'nykh issledovaniu: avtoref. dis. ... d-ra med. nauk* [Medico-biological criterias of sports orientation and selection of children according to the bliznetsovykh and longitudinal'nyh research. Thesis of Doct. Diss.]. Leningrad, 1991. 54 p. (In Russian)

16. Moskatova A. K. *Vliianie geneticheskikh i sredovykh faktorov na razvitie motornykh sposobnostei: lektiia* [Influence of genetic and environmental factors on development of motor abilities: lecture]. Moscow, GTsOLIFK Publ., 1983. 39 p. (In Russian)

17. Judge L. W., Moreau C., Burke J. R. Neural adaptations with sport-specific resistance training in highly skilled athletes. *J. Sports Sci.*, 2003, vol. 21, no. 5, pp. 419.

18. Fomin R. N., Seliiev M. V. Neironal'naia adaptatsiia kortiko-spinal'nykh mekhanizmov upravleniia myshechnym sokrashcheniem u sportsmenov [Neurological adaptation of cortiko-spinal mechanisms for

the management of muscular contraction in athletes]. *Fiziol. cheloveka [Human physiology]*, 2011, vol. 37, no. 6, pp. 76–88. (In Russian)

19. Maffiuletti N. A., Martin A., Babault N. et al. Electrical and mechanical Hmax-to-Mmax ratio in power and endurance-trained athletes. *J. Appl. Physiol.*, 2001, pp. 3–9.

20. Arifulin A. N. *Funktional'naiia kharakteristika neiromotornogo apparata nizhnikh konechnosti u iunoshei-sportsmenov razlichnykh spetsializatsii*: dis. ... kand. biol. nauk [Functional characteristics of neuromotor apparatus of lower extremities in juniors athletes of different specializations. Thesis of PhD Diss.]. Vladimir, 2005. 128 p. (In Russian)

21. Zumbakytė-Šermukšnienė R., Kajėnienė A., Vainoras A. et al. Assessment of functional conditions of basketball and football players during the load by applying the model of integrated evaluation. *Medicina (Kaunas)*, 2010, no. 46(6), pp. 421–428.

22. Gorodnichev R. M., Fomin R. N. Presinapticheskoe tormozhenie α -motoneironov spinnogo mozga cheloveka pri adaptatsii k dvigatel'noi deiatel'nosti raznoi napravlenosti [Presynaptic braking α -motoneurons in the spinal cord in the Human Adaptation to motor activity of different orientation]. *Fiziol. cheloveka [Human physiology]*, 2007, vol. 33, no. 2, pp. 98. (In Russian)

23. Ross E. Z., Middleton N., Shave R. et al. Corticomotor excitability contributes to neuromuscular fatigue following marathon running in man. *Exp. Physiol.*, 2007, vol. 92, no. 2, pp. 417.

24. Fomin R. N. *Osobennosti presinapticheskogo tormozheniia spinal'nykh motoneironov u lits, adaptirovannykh k myshechnoi rabote raznoi napravlenosti*: dis. ... kand. biol. nauk [Features of presynaptic braking spinal motoneurons in individuals adapted to the muscle work different direction. Thesis of PhD Diss.]. Tver', 2004. 158 p. (In Russian)

25. Francois D. R., Gibson G., Richard B. S. Effect of percutaneous stimulation at different spinal levels on the activation of sensory and motor roots. *Exp. Brain Res.*, 2012, vol. 223, pp. 281–289. (In Russian)

26. Lanskaia O. V., Andriianova E. Iu. Izuchenie parametrov monosinapticheskogo testirovaniia dvigatel'nykh refleksov na fone osteokhondroza pozvonochnika i travmaticheskikh narushenii funktsii kolennogo sustava [Study on parameters of monosynaptic testing of motor reflexes on the background of osteochondrosis and traumatic knee joint dysfunction]. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 11. Medicine*, 2012, issue 4, pp. 89–98. (In Russian)

27. Lanskaia O. V., Andriianova E. Iu. Elektrofiziologicheskie mekhanizmy plastichnosti spinal'nykh sistem pri disfunktsiakh oporno-dvigatel'noi sistemy [Electrophysiological mechanisms of plasticity of spinal systems with dysfunctions of the musculoskeletal system]. *Rossiiskii fiziol. zhurn. im. I. M. Sechenova [I. M. Sechenov Russian physiological journal]*, 2014, vol. 100, no. 4, pp. 487–502. (In Russian)

Статья поступила в редакцию 26 июля, принята 22 октября 2015 г.

Сведения об авторах:

Ланская Елена Владимировна — соискатель, специалист по учебно-методической работе

Ланская Ольга Владимировна — доктор биологических наук, доцент

Андрьянова Екатерина Юрьевна — доктор биологических наук, проректор по учебной работе

Lanskaya Elena V. — Post graduate student, specialist of teaching methods

Lanskaya Olga V. — Doctor of Biology, Associate Professor

Andriyanova Ekaterina Yu. — Doctor of Biology, prorektor of science