

Особенности спинального торможения при произвольной двигательной активности мышц голени у лиц, занимающихся физической культурой и спортом

¹А. А. ЧЕЛНОКОВ, ¹Л. Т. КОШКАРЕВ, ²М. И. ЧЕЛНОКОВА

¹ФГБОУ ВО Великолукская государственная академия физической культуры и спорта Минспорта России, Великие Луки, Россия

²ФГБОУ ВО Великолукская государственная сельскохозяйственная академия Минсельхоз России, Великие Луки, Россия

Сведения об авторах:

Челнок Андрей Алексеевич – заведующий кафедрой естественнонаучных дисциплин ФГБОУ ВО Великолукская государственная академия физической культуры и спорта Минспорта России, доцент, д.б.н.

Кошкарев Леонид Тимофеевич – доцент кафедры естественнонаучных дисциплин ФГБОУ ВО Великолукская государственная академия физической культуры и спорта Минспорта России, к.п.н.

Челнокова Марина Игоревна – старший преподаватель кафедры ветеринарии ФГБОУ ВО Великолукская государственная сельскохозяйственная академия Минсельхоз России, к.б.н.

Features of human spinal inhibition during voluntary motor activity in persons doing increasing intensity graded physical exercises sports

¹A. A. CHELNOKOV, ¹L. T. KOSHKAREV, ²M. I. CHELNOKOVA

¹Velikie Luki State Academy of Physical Education and Sports, Velikie Luki, Russia

²State Agricultural Academy of Velikie Luki, Velikie Luki, Russia

Information about the authors:

Andrey Chelnokov – D.Sc. (Biology), Associate Professor, Head of the Department of Nature Science of the Velikie Luki State Academy of Physical Education and Sports

Leonid Koshkarev – Ed.D., Associate Professor of the Department of Nature Science of the Velikie Luki State Academy of Physical Education and Sports

Marina Chelnokova – Ph.D. (Biology), Senior Lecturer of the Department of Veterinary Medicine of the State Agricultural Academy of Velikie Luki

Цель исследования: изучение особенностей проявления пресинаптического торможения Ia афферентов, нерцепрокнутого и реципрокнутого торможения α -мотонейронов камбаловидной мышцы при осуществлении произвольных движений у лиц, занимающихся физической культурой и спортом и возможных механизмов этих проявлений. **Материалы и методы:** в исследовании приняли участие 45 здоровых испытуемых мужского пола. Оценка пресинаптического торможения Ia афферентов камбаловидной мышцы проводилась по методике Y. Mizuno et al., нерцепрокнутого торможения α -мотонейронов – E. Pierrot-Deseilligny et al. и реципрокнутого торможения α -мотонейронов – C. Stone et al. в состоянии относительного мышечного покоя и во время 30-и секундного изометрического сокращения с силой 25% от МПС на мульти-суставном лечебно-диагностическом комплексе «Biodex». **Результаты:** в ходе выполнения 30-секундного изометрического сокращения происходило ослабление всех тормозных процессов на спинальном уровне по сравнению с состоянием относительного мышечного покоя. Такая закономерность связана со специфичностью супраспинальных возбуждающих и тормозных влияний на интернейроны Ia и Ib спинального уровня при выполнении произвольного движения. Реализация произвольного движения в течении 30-и секунд сопровождалась повышением уровня активности пресинаптическое торможение Ia афферентов мышцы-сгибателя стопы, в отличие от нерцепрокнутого и реципрокнутого торможения. **Выводы:** в процессе произвольного движения пресинаптическое торможение активно регулирует избыточный афферентный приток к α -мотонейронам мышц-агонистов и антагонистов голени, растормаживая нерцепрокнутое и реципрокнутое тормозные влияния на них, обеспечивая нормальную двигательную активность человека. Новые данные, получаемые в результате такого рода исследований, могут стать теоретической базой для изучения физиологических закономерностей участия корковых и спинальных нейрональных тормозных сетей, лежащих в основе двигательных задач различной сложности у спортсменов.

Ключевые слова: пресинаптическое торможение; нерцепрокнутое торможение; реципрокнутое торможение; H-рефлекс; мышцы; Ia и Ib афференты; α -мотонейроны; двигательная активность.

Для цитирования: Кошкарев Л.Т., Челнокова М.И. Особенности спинального торможения при произвольной двигательной активности мышц голени у лиц, занимающихся физической культурой и спортом // Спортивная медицина: наука и практика. 2017. Т.7, №1. С. 5-13. DOI: 10.17238/ISSN2223-2524.2017.1.5.

Objective: the purpose of the research was to study of different types of spinal inhibition when performing voluntary movements in persons doing increasing intensity graded physical exercises sports. **Materials and methods:** 45 male took part in the research. Presynaptic inhibition of Ia afferents of soleus was evaluated using the technique of Y. Mizuno et al., nonreciprocal inhibition of α -motoneurons - by E. Pierrot-Deseilligny et al, and reciprocal inhibition of α -motoneurons - by C. Crone et al., in the state of relative muscular rest and during a 30-second isometric contraction with a force of 25% maximum voluntary contraction (MVC) using the multijoint medical-diagnostic complex «Biodex». **Results:** it was established that weakening of inhibitory processes occurred in comparison with the state of relative muscular rest in the course of a 30-second isometric contraction; this pattern is related to the specificity of supraspinal excitatory and inhibitory effects on Ia and Ib interneurons in the spinal cord when performing a voluntary movement. The voluntary movement performed for 30 seconds was accompanied by an increased activity of the presynaptic inhibition of Ia afferents of foot flexor, unlike reciprocal and nonreciprocal inhibition. **Conclusions:** the voluntary movement presynaptic inhibition must be actively regulating the excess afferent input to α -motoneurons of agonist and antagonist lower leg muscles, accelerating nonreciprocal and reciprocal inhibitory effects rendered on them, providing normal motor activity in man. New data derived from such research can be a theoretical basis for the study of physiological patterns of involvement of cortical and spinal neuronal inhibition networks underlying motor tasks of different complexity in athletes.

Key words: presynaptic inhibition; nonreciprocal inhibition; reciprocal inhibition; H-reflex; muscles; Ia and Ib afferents; α -motoneurons; voluntary motor activity.

For citation: Chelnokov A.A., Koshkarev L.T., Chelnokova M.I. Features of human spinal inhibition during voluntary motor activity in persons doing increasing intensity graded physical exercises sports. Sportivnaya meditsina: nauka i praktika (Sports medicine: research and practice). 2017;7(1): 5-13. (in Russian). DOI: 10.17238/ISSN2223-2524.2017.1.5.

Введение

В основе механизмов координации двигательной деятельности, которые реализуются в центральной нервной системе, лежит взаимодействие процессов возбуждения и торможения. На сегодняшний день в спортивной физиологии и медицине накоплен значительный материал, характеризующий изучение спинальных механизмов у представителей различных видов спорта и лиц, не занимающихся спортом. Известно, что адаптация к мышечной работе разной направленности, выполняемая в течение длительного времени спортсменами, изменяет выраженность пресинаптического торможения гомонимных и гетеронимных Ia афферентов [1] и нерцепрожного торможения α -мотонейронов спинного мозга [2]. Снижение уровня физической работоспособности мышц голени при поражении корешков спинномозговых нервов приводит к повышению уровня пресинаптического торможения гетеронимных Ia волокон [3]. Описаны случаи модуляции нерцепрожного и возвратного торможения гетеронимных α -мотонейронов спинного мозга у самбистов и лиц, не занимающихся спортом [4]. Возвратное торможение гомонимных α -мотонейронов спинного мозга выражено больше у лиц, не занимающихся спортом и спринтеров, чем у стайеров [5]. Таким образом, процессы торможения в спинальных и супраспинальных структурах центральной нервной системы во многом определяют координацию деятельности всего организма, а, следовательно, его физическую работоспособность.

В статье приводятся данные об особенностях проявления пресинаптического торможения Ia афферентов, нерцепрожного и реципрожного торможения α -мотонейронов при осуществлении произвольных движений у лиц, занимающихся физической культурой

и спортом и возможных механизмов этих проявлений. Новые данные, получаемые в результате такого рода исследований, могут стать теоретической базой для изучения физиологических закономерностей участия корковых и спинальных нейрональных тормозных сетей, лежащих в основе двигательных задач различной координационной сложности у спортсменов.

Материалы и методы

В исследовании принимали участия 45 здоровых испытуемых мужского пола в возрасте 22-27 лет, занимающихся физической культурой и спортом. Все испытуемые получили детальную информацию о проводимом исследовании и дали письменное согласие на участие в соответствии «Декларацией по этическому кодексу медико-биологических исследований на людях» (Хельсинки, 1964).

Для оценки пресинаптического торможения гомонимных Ia афферентов камбаловидной мышцы использовали метод, предложенный Y. Mizuno с соавторами [6]. В соответствии с этим методом оценивалась степень подавления амплитуды тестирующего H-рефлекса камбаловидной мышцы, вызываемого длиннолатентной кондиционирующей стимуляцией глубокого малоберцового нерва и наносимого за 100 мс до тестирующего раздражения большеберцового нерва. Принималось, что, чем больше подавление амплитуды тестирующего H-рефлекса камбаловидной мышцы по отношению к амплитуде контрольного H-рефлекса, тем более выражено пресинаптическое торможение афферентов Ia.

Тестирующий и контрольный H-рефлекс камбаловидной мышцы вызывался путём стимуляции большеберцового нерва через монополярные электроды, при этом активный электрод располагался в подколенной ямке, индифферентный на надколеннике. При регистра-

ции тестирующего и контрольного Н-ответа камбаловидной мышцы использовалась интенсивность стимула с амплитудой ~15-25% от максимального значения.

Кондиционирующая стимуляция глубокого малоберцового нерва осуществлялась через монополярные электроды. Активный электрод располагался вблизи наружного угла подколенной ямки, латеральнее и дистальнее электродов для раздражения большеберцового нерва, индифферентный на надколеннике. Интенсивность кондиционирующего стимула на глубокий малоберцовый нерв подбирали так, чтобы она вызывала М-ответ передней большеберцовой мышцы с амплитудой ~5-15% от максимального значения.

Нереципрокное торможение гомонимных α -мотонейронов камбаловидной мышцы оценивали по предложенной методике E. Pierrot-Deseilligny с сотрудниками [7]. При данной методике нереципрокное торможение гомонимных α -мотонейронов камбаловидной мышцы определяется при нанесении кондиционирующего стимула на общий малоберцовый нерв и тестирующего раздражения на большеберцовый нерв. В этом случае кондиционирующая стимуляция общего малоберцового нерва вызывает «чистый» эффект Ib торможения α -мотонейронов медиальной икроножной мышцы и камбаловидной мышцы. Оценивалась степень подавления тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы в условиях нанесения короколатентной кондиционирующей стимуляции общего малоберцового нерва за 6 мс до тестирующего раздражения большеберцового нерва. Постулируется, что, чем больше подавление амплитуды тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы по отношению к амплитуде контрольного Н-рефлекса, тем более выражено нереципрокное торможение α -мотонейронов.

Тестирующий и контрольный Н-рефлекс камбаловидной мышцы вызывался путём стимуляции большеберцового нерва через монополярные электроды, при этом активный электрод располагался в подколенной ямке, индифферентный на надколеннике. При регистрации тестирующего и контрольного Н-рефлекса камбаловидной мышцы использовалась интенсивность стимула с амплитудой ~15% от максимального значения.

Кондиционирующая стимуляция общего малоберцового нерва осуществлялась через монополярные электроды. Активный электрод располагался в более низкой части подколенной ямки, на 6-8 см латеральнее или дистальнее электродов для раздражения большеберцового нерва, индифферентный на надколеннике. Интенсивность кондиционирующего стимула общего малоберцового нерва подбиралась такой, чтобы вызвать ~95% величины максимального М-ответа медиальной икроножной мышцы.

Реципрокное торможение α -мотонейронов камбаловидной мышцы оценивалось по методу C. Stone с соавторами [8]. При этом методе используется коротколатентная кондиционирующая стимуляция глу-

бокого малоберцового нерва, которая активирует афференты передней большеберцовой мышцы и возбуждает Ia тормозные интернейроны, проецирующие на α -мотонейроны камбаловидной мышцы. В соответствии с данным методом оценивалась степень подавления амплитуды тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы, вызываемого коротколатентной кондиционирующей стимуляцией глубокого малоберцового нерва и наносимой за 3 мс до тестирующего раздражения большеберцового нерва. Принималось, чем больше подавление амплитуды тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы по отношению к амплитуде контрольного Н-рефлекса, тем более выражено реципрокное торможение спинальных α -мотонейронов.

Тестирующая стимуляция большеберцового нерва и кондиционирующая стимуляция глубокого малоберцового нерва проводилась таким же образом, как описано в методике определения пресинаптического торможения гомонимных Ia волокон.

В качестве произвольной двигательной модели использовали изометрическое сокращение мышц голени (подошвенное сгибание стопы). Регистрация максимального произвольного изометрического сокращения (МПС) была выполнена на правой, ведущей у всех испытуемых, конечности. Испытуемые удобно располагались в положении сидя на мультисуставном лечебно-диагностическом комплексе «Biodex Multi-Joint System Pro-3» (USA, 2006). Стопа правой конечности относительно жёстко фиксировалась к измерительной платформе динамометра. У испытуемых вначале определялась величина МПС. Затем обследуемым предлагалось выполнить статическое усилие в 25% от МПС и удерживать его в течение 30-ти секунд. Сила сокращения отслеживалась визуально испытуемым на мониторе персонального компьютера.

Тестирование названных видов спинального торможения проводили в покое (рис. 1А) и во время изометрического сокращения с силой 25% от МПС на 1-ой, 15-ой и 30-ой секундах (рис. 1Б). Контрольный Н-рефлекс камбаловидной мышцы регистрировали в покое. Тестирующий Н-рефлекс камбаловидной мышцы в условиях коротко- и длиннолатентной кондиционирующей стимуляции регистрировали в покое и во время выполнения изометрического сокращения.

Стимуляция афферентов, регистрация Н-рефлексов, М-ответов и биопотенциалов скелетных мышц нижней правой конечности осуществлялась с помощью восьмиканального Мини-Электромиографа, предусматривающего обработку параметров Н-рефлекса и М-ответа в специальной компьютерной программе Muo (АНО «Возращение», Санкт-Петербург, 2003). При регистрации Н-рефлекса и М-ответа использовались неполяризуемые чашечные дисковые электроды диаметром 0,9 см. Активный регистрирующий электрод располагался в области двигательной точки, референтный электрод фиксировался по ходу её волокон. Межелектродное

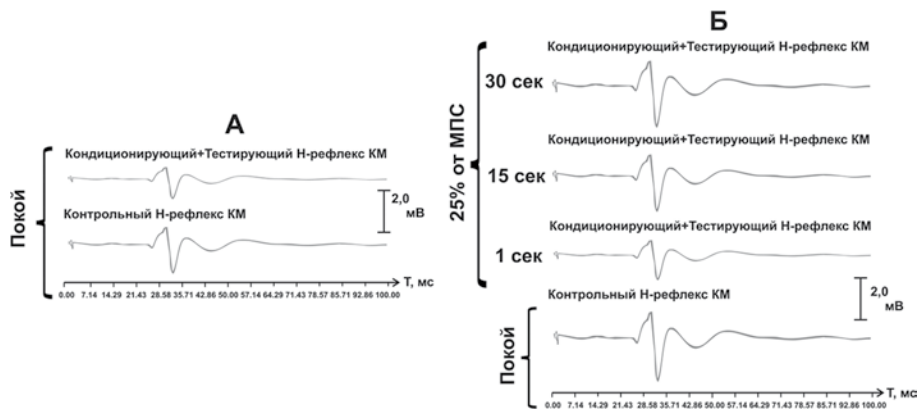


Рис. 1. Типичная запись подавления амплитуды тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы в условиях нанесения кондиционирующей стимуляции глубокого малоберцового нерва за 100 мс до тестирующего стимула на большеберцовый нерв в состоянии относительного мышечного покоя (А) и во время удержания статического усилия с силой 25% от МПС (Б)

Примечание: КМ – камбаловидная мышца

Pic. 1. Typical recording of depression of the range of the test H-reflex of m. soleus with n. peroneus profundus stimulation applied 100 ms before the test stimulus to n. tibialis (A) in the state of relative muscle rest and (B) during static effort hold with a force of 25% of MVC

Note: SOL – soleus muscle

расстояние составляло 2 см. Амплитуда Н- и М-ответов оценивалась от максимального негативного пика до максимального позитивного пика.

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью Wilcoxon test и непараметрического метода Kruskal-Wallis Anova в программе Statistica 10.0 (Statsoft Inc, 2010).

Результаты

Результаты исследования показали, что при выполнении произвольного изометрического усилия происходило ослабление пресинаптического Ia афферентов, нерцепроного и реципроного торможения спинальных α -мотонейронов мышц голени по сравнению с уровнем относительного мышечного покоя. Характер обнаруженных изменений процессов торможения проявлялся в достоверном повышении амплитуды тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы в условиях кондиционирующей стимуляции периферических нервов при реализации 30-ти секундного произвольного изометрического сокращения мышц голени по сравнению с покоем (табл. 1, 2, 3). Так, при регистрации пресинаптического торможения во время удержания статического усилия с силой 25% от МПС амплитуда тестирующего Н-рефлекса максимально увеличилась к 30-ой секунде усилия на 19,76% ($P=0,000$; табл. 1) по сравнению с покоем, нерцепроного торможения – к 15-ой секунде на 20,20% ($P=0,006$; табл. 2) и реципроного торможения – к 1-ой секунде усилия на 26,15% ($P=0,000$; табл. 3).

Из анализа таблицы 1 видно, что подавление амплитуды тестирующего Н-рефлекса на протяжении 30-ти секундного статического усилия с силой 25% от МПС практически не изменялось и колебалось от 66,88% до 62,68% ($P=1,000$). Данный факт указывает на то, что выраженность пресинаптического торможения остаётся постоянной на протяжении всех 30-ти секунд удержания

Аналогичные результаты были получены при регистрации нерцепроного торможения при выполнении произвольного изометрического сокращения (табл. 2). В данном случае подавление амплитуды тестирующего Н-рефлекса на протяжении 30-ти секундного статического усилия составило от 16,05% до 12,85% ($P=1,000$).

Результаты исследования реципроного торможения в процессе изометрического сокращения мышц голени показали, что на протяжении 15-ти секундного удержания усилия проявлялось реципроное облегчение на мотонейронный пул камбаловидной мышцы (табл. 3). Облегчение амплитуды тестирующего Н-рефлекса на протяжении 15-ти секундного удержания усилия практически не изменялось и колебалось от 13,01% до 12,90% ($P=1,000$). К 30-ой секунде поддерживаемого усилия реципроное облегчение инвертировалось на реципроное торможение α -мотонейронов исследуемой мышцы до фоновых значений, зарегистрированных в состоянии относительного мышечного покоя (табл. 3). Подавление амплитуды тестирующего Н-рефлекса на 30-ой секунде статического усилия составляло 13,14%.

Сравнительный анализ среднерупповых величин амплитуды тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы от контрольного рефлекса во время удержания статического усилия с силой 25% от МПС, представленный на рис. 2 позволил выявить, что при реализации статического удержания в течении 30-ти секунд отмечалась самая большая выраженность пресинаптического торможения по сравнению с нерцепроным и реципроным торможением ($P=0,000$). Меньшая выраженность нерцепроного торможения отмечалась на протяжении 15-ти секунд статического усилия ($P=0,000$; рис. 2). При выполнении изометрического сокращения на протяжении 15-ти секунд удержания зарегистрирована самая слабая выраженность реципроного тормо-

Таблица 1

Амплитуда Н-рефлекса камбаловидной мышцы в условиях длиннотатентной кондиционирующей стимуляции глубокого малоберцового нерва в покое и во время статического усилия в 25% МПС, $M \pm SE$

Table 1

Amplitude of the H-reflex of m. soleus under long-latency conditioning stimulation of n. peroneus profundus at rest and during static effort hold with a force of 25% of MVC, $M \pm SE$

Показатели	Покой (фон)		T ₂ , мВ		
	К, мВ	T ₁ , мВ	Во время удержания, сек.		
			1	15	30
	3,89±0,34	0,66±0,07	1,17±0,09*	1,24±0,09*	1,31±0,08*
Тестирующий Н-рефлекс от контрольного, %	17,56±1,74		33,12±3,43	35,33±3,78	37,32±3,85
Подавление Н-рефлекса, %	-82,44±1,74		-66,88±3,43	-64,67±3,78	-62,68±3,85
P _{1хп}	p=0,007 [#]				
P _{15хп}	p=0,001 [#]				
P _{30хп}	p=0,000 [#]				
P _{15х1}	p=1,00 ^{0#}				
P _{30х1}	p=1,00 ^{0#}				
P _{30х15}	p=1,00 ^{0#}				

Примечание: Здесь и в табл. 2 и 3 $P < 0,01^*$ (Wilcoxon test) - достоверность отличия тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы, полученного в покое (T₁) и во время изометрического сокращения (T₂) от контрольного (К) Н-рефлекса камбаловидной мышцы в покое, в мВ. P_{1хп}, P_{15хп}, P_{30хп} - достоверность различий в амплитуде тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы от контрольного рефлекса во время удержания на 1-ой, 15-ой, 30-ой секундах статического усилия по сравнению с покоем, %. P_{15х1}, P_{30х1}, P_{30х15} - достоверность отличия амплитуды тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы от контрольного рефлекса во время статического усилия между 15-ой и 1-ой, 30-ой и 1-ой, 30-ой и 15-ой секундами удержания, %. # - различия выявлены методом множественного сравнения Kruskal-Wallis Anova. Подавление (-). Облегчение (+).

Таблица 2

Амплитуда Н-рефлекса камбаловидной мышцы в условиях короткотатентной кондиционирующей стимуляции общего малоберцового нерва в покое и во время статического усилия в 25% МПС, $M \pm SE$

Table 2

Amplitude of the H-reflex of m. soleus under short-latency conditioning stimulation of n. common peroneal at rest and during static effort hold with a force of 25% of MVC, $M \pm SE$

Показатели	Покой		T ₂ , мВ		
	К, мВ	T ₁ , мВ	Во время удержания, сек.		
			1	15	30
	1,92±0,11	1,29±0,08	1,65±0,14*	1,67±0,13*	1,59±0,12*
Тестирующий Н-рефлекс от контрольного, %	66,95±1,66		84,98±4,50	87,15±4,33	83,95±4,46
Подавление Н-рефлекса, %	-33,05±1,66		-15,02±4,50	-12,85±4,33	-16,05±4,46
P _{1хп}	p=0,044 [#]				
P _{15хп}	p=0,006 [#]				
P _{30хп}	p=0,043 [#]				
P _{15х1}	p=1,00 ^{0#}				
P _{30х1}	p=1,00 ^{0#}				
P _{30х15}	p=1,00 ^{0#}				

Таблица 3

Амплитуда Н-рефлекса камбаловидной мышцы в условиях коротколатентной кондиционирующей стимуляции глубокого малоберцового нерва в покое и во время статического усилия в 25% МПС, М±SE

Table 3

Amplitude of the H-reflex of m. soleus under short-latency conditioning stimulation of n. peroneus profundus at rest and during static effort hold with a force of 25% of MVC, M±SE

Показатели	Покой		T ₂ , мВ		
	К, мВ	T ₁ , мВ	Во время удержания, сек.		
			1	15	30
	2,91±0,35	2,11±0,24	3,13±0,32*	3,09±0,30*	2,58±0,34*
Тестирующий Н-рефлекс от контрольного, %	73,40±5,37		113,01±9,09	112,90±9,55	86,86±6,07
Подавление Н-рефлекса, %	-26,60±5,37		+13,01±9,09	+12,90±9,55	-13,14±6,07
P _{1хп}	p=0,000 [#]				
P _{15хп}	p=0,000 [#]				
P _{30хп}	p=0,485 [#]				
P _{15х1}	p=1,000 [#]				
P _{30х1}	p=0,000 [#]				
P _{30х15}	p=0,002 [#]				

жения (P=0,000; рис. 2), которая к 30-ой секунде усилия достигала выраженности нерезипрокного торможения (P=1,000; рис. 2).

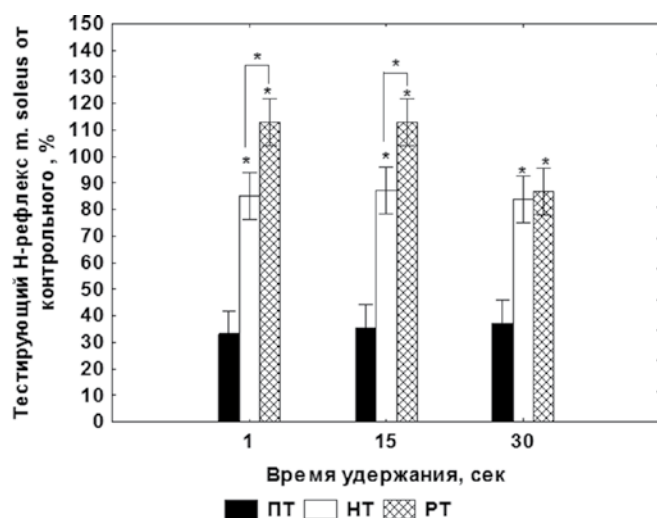


Рис. 2. Амплитуда тестирующего Н-рефлекса камбаловидной мышцы от контрольного рефлекса во время удержания статического усилия с силой 25% от МПС, %: ПТ – пресинаптическое торможение Ia афферентов камбаловидной мышцы, НТ – нерезипрокное торможение α-мотонейронов камбаловидной мышцы, РТ – реципрокное торможение α-мотонейронов камбаловидной мышцы; P<0,01* - достоверные отличия между выраженностью ПТ, НТ, РТ (Kruskal-Wallis Anova)

Рис. 2. Amplitude of the testing soleus H-reflex of the control reflex at rest and during a static effort hold with the force of 25% of the MVC, %: PI - presynaptic inhibition of Ia afferents, NI - nonreciprocal inhibition of α-motoneurons, RI - reciprocal inhibition of α-motoneurons; P<0.01* - significant difference between the intensity of PI, NI and RI (Kruskal-Wallis Anova)

Обсуждение результатов исследования

Настоящее исследование показало, что произвольные движения у лиц, занимающихся спортом, сопровождаются ослаблением спинальных тормозных процессов мышц-антагонистов и синергистов голени по сравнению с состоянием относительного мышечного покоя. Наблюдаемое нами ослабление тормозных процессов в ходе произвольного статического усилия согласуется с данными многих авторов [9-16], в работах которых были изучены нейрофизиологические механизмы пресинаптического, нерезипрокного и реципрокного торможения мышц голени в начале удержания статического усилия. Ослабление тормозных процессов в спинном мозге связано с взаимодействием различных нейрофизиологических механизмов, в которых ведущее значение имеют восходящие и нисходящие влияния на мотонейронный пул спинного мозга [12, 16].

На основании собственных результатов и литературных данных нам представляется следующая схема тормозной интернейрональной сети в регуляции произвольных движений у человека (рис. 3). На рис. 3 показано, что на интернейроны пресинаптического, нерезипрокного и реципрокного торможения конвергируют кортико-спинальные волокна, оказывающие тормозные влияния на интернейроны Ia пресинаптического торможения (3) и возбуждающие влияния на интернейроны Ia реципрокного торможения (4) и Ib нерезипрокного торможения (5) в процессе произвольного мышечного сокращения. Пресинаптический, нерезипрокный и реципрокный тормозной контроль при произвольной регуляции движений человека находится также под корректирующим влиянием с периферии двигательного

аппарата от афферентов Ia передней большеберцовой мышцы (1) и афферентов Ib медиальной икроножной мышцы и камбаловидной мышцы (2).

Результаты исследования показали, что у испытуемых в условиях произвольной двигательной активности проявляется самое большое пресинаптическое торможение Ia афферентов камбаловидной мышцы. Полученные данные дают основание полагать, что в процессе управления произвольными статическими усилиями нисходящие потоки от кортико-спинального тракта (3) и восходящие потоки от афферентов Ia передней большеберцовой мышцы (1) оказывают более активное тормозное влияние на спинальные интернейронные сети пресинаптического торможения мышц-антагонистов голени по сравнению с нерцепрокным и реципрокным торможением спинальных α -мотонейронов камбаловидной мышцы (рис. 3). Выявленная слабая выраженность нерцепрокного и реципрокного торможения

α -мотонейронов камбаловидной мышцы при выполнении произвольного движения связана с ослаблением возбуждающих супраспинальных (4, 5) и периферических влияний (1, 2) на тормозные интернейроны Ia и Ib, что приводит к усилению облегчающих влияний на мотонейронный пул камбаловидной мышцы (рис. 3).

Заключение

В ходе двигательной активности мышц голени у лиц, занимающихся физической культурой и спортом, происходит ослабление изучаемых процессов спинального торможения по сравнению с состоянием относительно мышечного покоя. Реализация произвольных движений сопровождается наиболее выраженным усилением пресинаптического торможения Ia афферентов мышцы-сгибателя стопы и ослаблением нерцепрокного и реципрокного торможения α -мотонейронов. Возможно, причиной повышения пресинаптического торможения является то, что в процессе произвольного движения

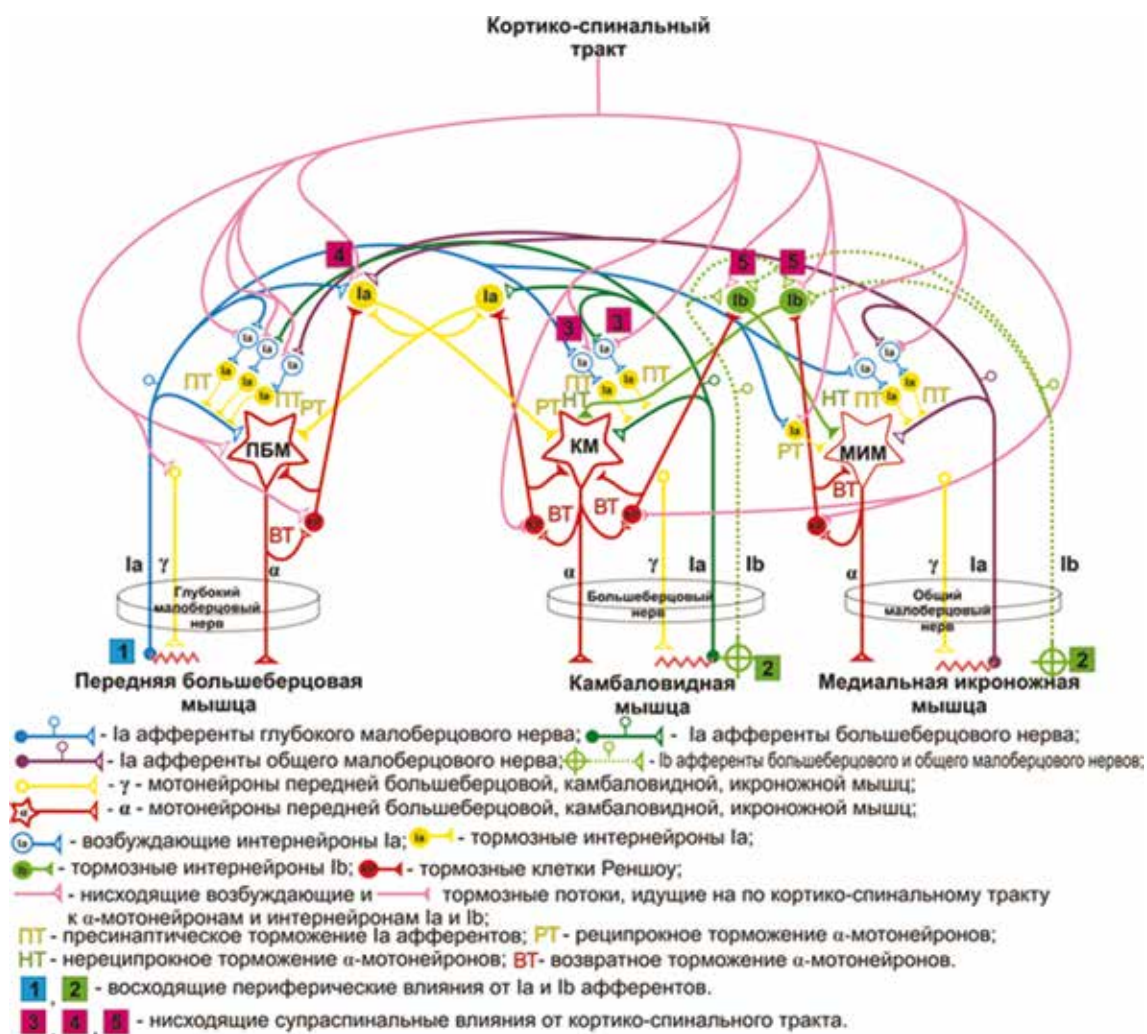


Рис. 3. Полагаемая схема тормозной интернейронной сети, опосредуемая восходящими и нисходящими влияниями на мотонейроны спинного мозга в регуляции произвольных движений человека

Fig. 3. Diagram of inhibitory interneuron network that is mediated by descending and ascending effects on spinal cord motoneurons in regulation of voluntary human movements

пресинаптическое торможение активно регулирует избыточный афферентный приток к α -мотонейронам мышц-агонистов и антагонистов голени, растормаживая нерцепрокные и реципрокные тормозные влияния на них, обеспечивая нормальную двигательную активность человека.

Финансирование: исследование не имело спонсорской поддержки

Funding: the study had no sponsorship

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Conflict of interests: the authors declare no conflict of interest

Список литературы

1. **Городничев Р.М., Фомин Р.Н.** Пресинаптическое торможение альфа-мотонейронов спинного мозга человека при адаптации к двигательной деятельности разной направленности // Физиология человека. 2007. №2(33). С. 98-103.

2. **Городничев Р.М., Петров Д.А., Смирнова Л.В.** Исследование тормозных процессов в центральной нервной системе при изометрическом мышечном сокращении // Вестник Тверского государственного университета. 2008. №8. С. 13-18.

3. **Андриянова Е.Ю., Петров А.А., Городничев Р.М.** Пресинаптическое торможение мотонейронов спинного мозга у больных остеохондрозом пояснично-крестцового отдела позвоночника // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2004. Т.90, №8. С. 423.

4. **Челноков А.А., Бучацкая И.Н.** Влияние уровня двигательной активности на модуляцию нерцепрокного и возвратного торможения спинальных α -мотонейронов у лиц юношеского возраста // Педагогико-психологические и медико-биологические проблемы физической культуры и спорта. 2010. №4(17). С.78-85. Режим доступа: http://kamgifik.ru/magazin/4_10/17.pdf

5. **Earles D.R., Dierking J.T., Robertson C.T., Korceja D.M.** Pre- and post-synaptic control of motoneuron excitability in athletes // Med. Sci. Sports Exerc. 2002. Vol.34(11). P. 1766-1772.

6. **Mizuno Y., Tanaka R., Yanagisawa N.** Reciprocal group I inhibition of triceps surae motoneurons in man // Journal of Neurophysiology. 1971. Vol.34. P. 1010-1017.

7. **Pierrot-Deseilligny E., Katz R., Morin C.** Evidence for IB inhibition in human subjects // Brain Res. 1979. Vol.166. P. 176-179.

8. **Crone C., Hultborn H., Jespersen B., Nielsen J.** Reciprocal Ia inhibition between ankle flexors and extensors in man // J. Physiol. Lond. 1987. Vol.389. P. 163-185.

9. **Челноков А.А.** Пресинаптический контроль в регуляции произвольных движений у лиц разного возраста // Лечебная физкультура и спортивная медицина. 2012. №12(108). С. 34-38.

10. **Pierrot-Deseilligny E., Burke D.** The Circuitry of the Human Spinal Cord: Spinal and Corticospinal Mechanisms of Movement. United States: Cambridge University Press, 2012. 606 p.

11. **Челноков А.А.** Возрастные особенности нерцепрокного торможения мышц голени в регуляции произвольных движений человека // Медицина и образование в Сибири. 2013. №1. Режим доступа: <http://www.ngmu.ru/cozo/mos/archive/index.php?number=46>

12. **Челноков А.А., Городничев Р.М.** Возрастные особенности спинального торможения человека при произвольной двигательной активности мышц голени // Теория и практика физической культуры. 2013. №11. С. 80.

13. **Mummidisetty C.K., Smith A.C., Knikou M.** Modulation of reciprocal and presynaptic inhibition during robotic-assisted stepping in humans // Clin Neurophysiol. 2013. Vol.124(3). P. 557-564.

14. **Jessop T., De Paola A., Casaletto L., England C., Knikou M.** Short-term plasticity of human spinal inhibitory circuits after isometric and isotonic ankle training // Eur J Appl Physiol. 2013. Vol.113(2). P. 273-284.

15. **Kubota S., Uehara K., Morishita T., Hirano M., Funase K.** Inter-individual variation in reciprocal Ia inhibition is dependent on the descending volleys delivered from corticospinal neurons to Ia interneurons // J Electromyogr Kinesiol. 2014. V.24(1). P. 46-51.

16. **Hanna-Boutros B., Sangari S., Giboin L.S., El Mendi-li M.M., Lackmy-Vallée A., Marchand-Pauvert V., Knikou M.** Corticospinal and reciprocal inhibition actions on human soleus motoneuron activity during standing and walking // Physiol Rep. 2015. Vol. 3(2). e12276.

References

1. **Gorodnichev RM, Fomin RN.** Presynaptic inhibition of spinal α motoneurons in humans adapted to different types of motor activity. Human Physiology. 2007;2(33):98-103. (in Russian).

2. **Gorodnichev RM, Petrov AD, Smirnova LV.** Issledovanie topmozykh prptsessov v tsentralnoy nervnoy sisteme pri izometricheskom myshechnom sokrashchenii. Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. 2008;(8):13-18. (in Russian).

3. **Andriyanova EYu, Petrov AA, Gorodnichev RM.** Presinapticheskoe tormozhenie motoneuronov spinnoy mozga u bolnykh osteokhondrozom poyasnichno-krestsovogo otdela pozvonochnika. Rossiyskiy fiziologicheskij zhurnal im. I.M. Sechenova. 2004;90(8):423. (in Russian).

4. **Chelnokov AA, Buchatskaya IN.** Effect of the level of motor activity on the modulation of nonreciprocal and recurrent inhibition of spinal α -motoneurons of young people. Pedagogiko-psikhologicheskie i medico-biologicheskie problemy fizicheskoy kultury i sporta. 2010;4(17):78-85. Available at: http://kamgifik.ru/magazin/4_10/17.pdf (in Russian).

5. **Earles DR, Dierking JT, Robertson CT, Korceja DM.** Pre- and post-synaptic control of motoneuron excitability in athletes. Med. Sci. Sports Exerc. 2002;34(11):1766-1772.

6. **Mizuno Y, Tanaka R, Yanagisawa N.** Reciprocal group I inhibition of triceps surae motoneurons in man. Journal of Neurophysiology. 1971;34:1010-1017.

7. **Pierrot-Deseilligny E, Katz R, Morin C.** Evidence for IB inhibition in human subjects. Brain Res. 1979;166:176-179.

8. **Crone C, Hultborn H, Jespersen B, Nielsen J.** Reciprocal Ia inhibition between ankle flexors and extensors in man. J. Physiol. Lond. 1987;389:163-185.

9. **Chelnokov AA.** Presynaptic control in the regulation of voluntary movement in persons of different age. Lechebnaya fizkultura i sportivnaya meditsina (Exercise Therapy and Sports Medicine). 2012;12(108):34-38. (in Russian).

10. **Pierrot-Deseilligny E, Burke D.** The Circuitry of the Human Spinal Cord: Spinal and Corticospinal Mechanisms of Movement. United States, Cambridge University Press, 2012. 606 p.

11. **Chelnokov AA.** Functional features of unreciprocal inhibition of lower leg muscles in regulation of human autokinetic movements of person. *Meditina i obrazovanie v Sibiri.* 2013;(1). Available at: <http://www.ngmu.ru/cozo/mos/archive/index.php?number=46> (in Russian).

12. **Chelnokov AA, Gorodnichev RM.** Age-Related Features of Human Spinal Inhibition at Voluntary Shin Muscle Activity. *Teoriya i praktika fizicheskoy kultury (Theory and Practice of Physical Culture).* 2013;(11):80. (in Russian).

13. **Mummidisetty CK, Smith AC, Knikou M.** Modulation of reciprocal and presynaptic inhibition during robotic-assisted stepping in humans. *Clin Neurophysiol.* 2013;124(3):557-564.

14. **Jessop T, De Paola A, Casaletto L, England C, Knikou M.** Short-term plasticity of human spinal inhibitory circuits after isometric and isotonic ankle training. *Eur J Appl Physiol.* 2013;113(2):273-284.

15. **Kubota S, Uehara K, Morishita T, Hirano M, Funase K.** Inter-individual variation in reciprocal Ia inhibition is dependent on the descending volleys delivered from corticospinal neurons to Ia interneurons. *J Electromyogr Kinesiol.* 2014;24(1):46-51.

16. **Hanna-Boutros B, Sangari S, Giboin LS, El Mendili MM, Lackmy-Vallée A, Marchand-Pauvert V, Knikou M.** Corticospinal and reciprocal inhibition actions on human soleus motoneuron activity during standing and walking. *Physiol Rep.* 2015;3(2):e12276.

Ответственный за переписку:

Челноков Андрей Алексеевич – заведующий кафедрой естественнонаучных дисциплин ФГБОУ ВО Великолукская государственная академия физической культуры и спорта Минспорта России, доцент, д.б.н.

Адрес: 182100, Россия, Псковская область, г. Великие Луки, Площадь Юбилейная, корп. 1

Тел. (раб): +7 (81153) 3-93-88

Тел. (моб): +7 (911) 369-76-80

E-mail: and-chelnokov@yandex.ru

Responsible for correspondence:

Andrey Chelnokov – D.Sc. (Biology), Associate Professor, Head of the Department of Nature Science of the Velikie Luki State Academy of Physical Education and Sports

Address: 4 bld, Yubileynaya Sq., Velikie Luki, Russia

Phone: +7 (81153) 3-93-88

Mobile: +7 (911) 369-76-80

E-mail: and-chelnokov@yandex.ru

Дата направления статьи в редакцию: 20.10.2015

Received: 20 October 2015

Статья принята к печати: 16.12.2016

Accepted: 16 December 2016