

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ФІЗІОЛОГІЇ ІМ. О.О.БОГОМОЛЬЦЯ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

КОЛОСОВА ОЛЕНА ВІКТОРІВНА

УДК 612.741+612.816+612.83+796.015.68

ДИСЕРТАЦІЯ

**МОДУЛЯЦІЙНІ ВПЛИВИ НА Н-РЕФЛЕКС У ФІЗИЧНО
НЕТРЕНОВАНИХ ТА ТРЕНОВАНИХ ЛЮДЕЙ**

03.00.13 – фізіологія людини і тварин

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

Колосова О.В.

Науковий керівник Костюков Олександр Іванович,
доктор біологічних наук, професор

Київ – 2021

АНОТАЦІЯ

Колосова О.В. Модуляційні впливи на Н-рефлекс у фізично нетренованих та тренуваних людей. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) за спеціальністю 03.00.13 - фізіологія людини і тварин. – Інститут фізіології ім. О.О. Богомольця НАН України, Київ, 2021.

У дисертаційній роботі представлено дослідження актуальної проблеми фізіології – особливостей динаміки модуляції спінальних рефлексів в умовах стомлення у фізично нетренованих та тренуваних людей.

Метою роботи було встановити характеристики та ймовірні фізіологічні механізми змін величини Н-рефлексу, відведеного від камбалоподібного м'яза людини, що обумовлені розвитком стомлення триголового м'яза гомілки, у фізично нетренованих та тренуваних осіб.

Для досягнення мети було поставлено такі завдання:

1. Виявити особливості обумовленої м'язовим стомленням модуляції Н-рефлексу у фізично нетренованих та тренуваних осіб.
2. Встановити особливості обумовленої м'язовим стомленням модуляції Н-рефлексу в умовах гомосинаптичної постактиваційної депресії при парній стимуляції нерва до м'язів-агоністів (великогомілкового нерва, *n. tibialis*) у фізично нетренованих та тренуваних осіб.
3. Визначити особливості обумовленої м'язовим стомленням модуляції Н-рефлексу в умовах сегментарного гальмування від Ia-аферентів нерва до м'язів-антагоністів при попередній стимуляції загального малогомілкового нерва, *n. peroneus communis*, у фізично нетренованих осіб.
4. Провести порівняльний аналіз параметрів Н-рефлексу у тренуваних осіб різного віку та статі та виявити їх можливий зв'язок з антропометричними параметрами досліджуваних.

Об'єкт дослідження – нейрофізіологічні механізми, що забезпечують гальмування Н-рефлексу у спинному мозку людини в умовах м'язового стомлення.

Предмет дослідження – зміни Н-рефлексу камбалоподібного м'яза у фізично нетренованих та тренуваних людей в умовах м'язового стомлення.

Методи дослідження: електрофізіологічний (реєстрація Н-рефлексу камбалоподібного м'яза в стані спокою та в умовах скорочення триголового м'яза литки, яке зумовлює стомлення цього м'яза, кондиціювання даного рефлексу при різних комбінаціях подразнень аферентних входів), антропометричні вимірювання, статистичний аналіз.

Наукова новизна одержаних результатів полягає в тому, що вперше отримані детальні кількісні характеристики змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, обумовлених стомленням, викликаним довготривалим довільним скороченням триголового м'яза гомілки, у фізично нетренованих та тренуваних людей. Подано результати дослідження особливостей модуляції Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, обумовленої стомленням, у тому числі за умов стимуляції іпсилатерального малогомілкового нерва (*n. peroneus communis*), що кондиціює Н-рефлекс камбалоподібного м'яза, та парної стимуляції великогомілкового нерва (*n. tibialis*), у нетренованих та тренуваних людей. Показана наявність пригнічення Н-рефлексу внаслідок стомлення, викликаного шляхом тривалого довільного статичного скорочення триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*), та подальшого відновлення цього рефлексу. Виявлено наявність двох фаз відновлення Н-рефлексу: першої фази, тривалістю декілька хвилин, пов'язаної з відновленням нормальної імпульсації аферентів груп III і IV; та другої фази (впродовж кількох годин), пов'язаної з поступовим вимиванням та нейтралізацією метаболітів, які накопичились у м'язі в результаті активації, що стомлює м'яз.

Показано меншу вираженість пригнічення Н-рефлексу внаслідок м'язового стомлення, а також поєднання ефектів м'язового стомлення та гомосинаптичної постактиваційної депресії в умовах парної стимуляції великогомілкового нерва, в групі людей, тренуваних до тривалого фізичного навантаження, в порівнянні з показниками в групі нетренованих осіб, що може вказувати на менший ступінь втоми-залежного накопичення метаболітів в

м'язовій тканині у тренуваних осіб. Показано збільшення інтенсивності гальмування Н-рефлексу під впливом гомосинаптичної постактиваційної депресії, найбільше виражене через 90 с після періоду стомлюючого зусилля.

Оцінено динаміку величини Н-рефлексу *m.soleus* людини в стані спокою та після стомлюючого зусилля, розвинутого цим м'язом, в умовах розвитку сегментарного гальмування цього рефлексу, викликаного стимуляцією іпсилатерального нерва до м'язів-антагоністів (*n.peroneus communis*). Показана подібність змін амплітуд тестового та кондиційованого Н-рефлексів, а також пропорційність зменшення амплітуд тестового та кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після періоду стомлення м'яза. Обгрунтована переважна відокремленість нервових шляхів пресинаптичного гальмування Н-рефлексу, викликаного кондиціюючою стимуляцією загального малогомілкового нерва, від шляхів впливу м'язового стомлення. Виявлений індивідуальний характер змін інтенсивності гальмування Н-рефлексу, кондиційованого стимуляцією малогомілкового нерва, протягом відновлення після стомлення, що свідчить про складний, такий, що відповідає функційному стану нервово-м'язової системи на даний момент часу, перебіг процесів, що відбуваються у м'язі, сегменті спинного мозку та супрасегментарних структурах при стомленні та відновленні після зусилля, що стомлює м'яз.

Продемонстрована наявність вікових та статевих особливостей параметрів Н-рефлексу та М-хвилі у тренуваних осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження (кваліфікованих спортсменів). Показана наявність відмінностей порогових значень Н- та М-відповідей, а також амплітуд максимальних Н- та М-відповідей у жінок та чоловіків; відмінностей амплітуд максимальних М-відповідей, а також співвідношення амплітуд максимальних Н- та М-відповідей у дорослих осіб та юніорів. Такі особливості можуть бути пов'язані з відповідними відмінностями антропометричних параметрів: зросту, маси тіла та індексу маси тіла. Суттєво розширені уявлення про відмінності відновлення сегментарних рефлекторних реакцій після м'язового стомлення у тренуваних та нетренуваних осіб; встановлені межі

референтних значень амплітуд Н-рефлексу та М-хвилі у різних статевих та вікових групах. Запропоновано аналізувати результати дослідження нервової та м'язової систем організму людини, при яких отримуються абсолютні електроміографічні показники, з урахуванням статі та віку тестованих.

Отримані дані щодо особливостей модуляції Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, обумовленої м'язовим стомленням, сприяють поглибленню уявлень про нейрофізіологічні механізми м'язового стомлення на сегментарному рівні спинного мозку. Врахування виявлених у дисертаційному дослідженні особливостей показників Н-рефлексу сприятиме підвищенню діагностичної цінності методів оцінки функційного стану нервово-м'язового апарата осіб різного віку та статі, а також рівня тренуваності спортсменів. Результати дослідження можуть бути використані у галузях спортивної медицини, фізіології праці, а також при викладанні курсу фізіології для студентів біологічних та медичних спеціальностей.

З одержаних результатів зроблено наступні висновки:

М'язове стомлення, викликане довільним тривалим інтенсивним статичним скороченням *m. triceps surae*, призводить до пригнічення (на 40% у нетренованих та на 15% у тренуваних людей) амплітуди Н-рефлексу *m. soleus*, динаміка відновлення якого має двофазний характер та істотно відрізняється у осіб з різним рівнем тренуваності. У нетренованих триваліша швидка фаза відновлення, а повільна фаза практично відсутня у тренуваних осіб.

Пригнічення Н-рефлексу *m. soleus* внаслідок комплексної дії м'язового стомлення та гомосинаптичної постактиваційної депресії більше виражене у людей, нетренованих до тривалого фізичного навантаження, в порівнянні з таким у тренуваних осіб. Інтенсивність гомосинаптичної постактиваційної депресії збільшується після м'язового стомлення у порівнянні з контролем в середньому на 20% у нетренованих та на 15% у тренуваних осіб.

Втома-залежне пригнічення Н-рефлексу *m. soleus* в умовах кондиціюючої стимуляції нерва до м'язів-антагоністів (*n. peroneus communis*) пропорційне відповідному пригніченню Н-рефлексу у відсутності кондиціювання; середні

амплітуди тестового і кондиційованого Н-рефлексів зменшуються на 35%. Нервові шляхи сегментарного гальмування Н-рефлексу від Ia-аферентів нерва до м'язів-антагоністів переважно не перекриваються зі шляхами впливу м'язового стомлення. Зміни інтенсивності сегментарного гальмування Н-рефлексу в межах періоду відновлення після стомлення мають індивідуальний характер; варіативність показників інтенсивності такого гальмування в групі поступово зменшується протягом періоду відновлення, інтенсивність гальмування повертається до вихідних значень практично у всіх обстежуваних через 30 хв після закінчення періоду стомлення.

Виявлені статеві та вікові відмінності параметрів Н-рефлексу та М-хвилі *m. soleus* у тренуваних осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження. У жінок середні пороги Н- та М-відповідей вищі, а амплітуди максимальних Н- та М-відповідей нижчі, ніж у чоловіків. У дорослих осіб середні амплітуди М-відповідей вищі, а співвідношення амплітуд максимальних Н- та М-відповідей нижчі у порівнянні з юніорами. Такі відмінності в деякій мірі можуть бути пов'язані з відповідними відмінностями антропометричних параметрів досліджуваних осіб.

Проведене дослідження не є вичерпним щодо всіх аспектів розглянутої проблеми, разом з цим воно розкриває нові можливості для її подальшого вивчення. Перспективи подальшого дослідження впливу стомлення на стан нервово-м'язової системи людини можуть полягати у встановленні ймовірних нейрофізіологічних механізмів супрасегментарних збуджуючих та гальмуючих впливів при стомленні.

Ключові слова: стомлення, електроміографія, Н-рефлекс, М-хвиля, камбалоподібний м'яз, великогомілковий нерв, загальний малогомілковий нерв, сегментарне гальмування, пресинаптичне гальмування, гомосинаптична постактиваційна депресія, адаптація до фізичного навантаження, статеві та вікові відмінності.

Список публікацій здобувача:

Статті у наукових фахових виданнях України:

1. Kolosova E.V. Slivko É.I. (2006). Fatigue-induced modulation of the H-reflex of soleus muscle in humans. *Neurophysiology*, 38(5), 360-364.
2. Колосова, О. В. (2016). Взаємозв'язок змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, викликаних стомленням, та рівня адаптації до фізичного навантаження. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки*, 1, 59-66.
3. Колосова, О. В. (2016). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням, за умов кондиціонуючої стимуляції іпсилатерального загального малогомілкового нерва. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки*, 2, 33-41.
4. Колосова, О. В. (2017). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням, за умов гомосинаптичної постактиваційної депресії при парній стимуляції великогомілкового нерва. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 2 (74), 55-59.
5. Колосова, О. В. (2017). Гендерні особливості функціонального стану нервово-м'язового апарату у осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія*, 29, 89-93.
6. Dornowski, M., Kolosova, Y. V., & Gorkovenko, A. V. (2017). Gender and Age-Related Peculiarities of the H-Reflex Indices in Sportsmen. *Neurophysiology*, 49(6), 458–461.
7. Колосова, О. В. (2020). Модуляційні впливи стомлення на Н-рефлекс камбалоподібного м'яза в умовах парної стимуляції великогомілкового нерва в нетренованих та тренуваних людей. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 2(81), 59-63.

Тези наукових доповідей:

1. Колосова, Е. В. (2007). Динамика изменений Н-рефлекса камбаловидной мышцы человека в восстановительном периоде после кондиционирующего утомления. *Сучасні питання фізіології та медицини. Матеріали всеукраїнської наукової конференції, 26-28 вересня 2007 р., Дніпропетровськ*, 45.

2. Колосова, О. В. (2010). Динаміка змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза після кондиціонуючого стомлення у людей, тренуваних та нетренуваних до фізичного навантаження. *Тези до 18 З'їзду Українського фізіологічного товариства, 20-22 травня 2010, Одеса. Фізіологічний журнал*, 56(2), 245.

3. Колосова, О. В. (2017). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням: вплив парної стимуляції великогомілкового нерва та кондиціонуючої стимуляції малогомілкового нерва. *Матеріали VIII Міжнародної наукової конференції КНУ ім. Тараса Шевченка «Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі і патології», 17-20 жовтня 2017 р. Київ: КНУ ім. Тараса Шевченка*, 57.

4. Kolosova, O. (2018). Gender and age peculiarities of electromyographic indices in qualified biathlon athletes. *Здоров'я, фізичне виховання і спорт: перспективи та краці практики: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, 15 травня 2018 р. Київ: Київський університет Бориса Грінченка*, 36-38.

5. Kolosova, E. V., & Gorkovenko, A. V. (2018). Gender and age peculiarities of electromyographic indices in qualified rowing athletes. *Program No. 497.04. 2018 Neuroscience Meeting Planner. San Diego, CA: Society for Neuroscience. Online.*

6. Kolosova, E. V. (2019). Fatigue-induced modulation of human soleus Hoffmann reflex in conditions of ipsilateral common peroneal nerve stimulation. *Program No. 585.15. 2019 Neuroscience Meeting Planner. Chicago, IL: Society for Neuroscience. Online.*

Додаткові публікації, що відображають окремі аспекти дисертаційного дослідження:

1. Колосова, О. В. (2009). Електронеуроміографія. О. А. Шинкарук (Ред), *Медико-біологічне забезпечення підготовки спортсменів збірних команд України з олімпійських видів спорту*. Київ: Олімпійська література, 115-119.

2. Колосова, О. В., Халявка, Т. О., & Лисенко, О. М. (2013). Використання методів електронеуроміографії у діагностиці порушень функціонального стану поперекового відділу спинного мозку спортсменів. *Науковий часопис НПУ ред. М.П. Драгоманова. Серія №15. Науково-педагогічні проблеми фізичної культури (фізична культура і спорт). Збірник наукових праць*, 4(29), 472-476.

3. Kolosova, E. V., Khalyavka, T. A., & Lysenko, E. N. (2013). The early diagnosis of the lumbar spine functional disorders in athletes with use of electromyographic methods. *17th International Scientific Congress: Olympic Sport and Sport for All (China, Beijing)*, 422-423.

4. Колосова, О. В., Халявка, Т. О., & Лисенко, О. М. (2014). Травматизм хребта у кваліфікованих спортсменів: методи діагностики. *Інтегративна антропологія*, 1(23), 52-56.

5. Лисенко, О. М., Колосова, & О. В., Халявка, Т. О. (2015). Оцінка функціонального стану нервово-м'язової системи за допомогою методу стимуляційної електроміографії. *Матеріали XIX з'їзду Українського фізіологічного товариства, присвяченого 90-річчю від дня народження академіка П.Г. Костюка. Фізіологічний журнал*, 61(3), 169-170.

6. Колосова, Е. В., & Халявка, Т. А. (2015). Электронеуромиографическая характеристика высококвалифицированных спортсменов-биатлонистов различных гендерных групп. *Спортивный вестник Придніпров'я*, 3, 225-229.

7. Колосова, Е. В., Гатилова, Г. Д., Халявка, Т. А. (2015). Показатели стимуляционной миографии и их взаимосвязь с биохимическими параметрами у квалифицированных спортсменов циклических видов спорта в подготовительном периоде. *Наука и спорт: современные тенденции*, 6(1), 24-28.

8. Колосова, Е. В., & Халявка, Т. А. (2015). Электронейромиографическая характеристика квалифицированных спортсменов, специализирующихся в циклических и сложнокоординационных видах спорта. *Știința Culturii Fizice*, 4(24), 74-79.

9. Колосова, Е. В., Халявка, Т. А., & Лысенко, Е. М. (2016). Электронейромиографические корреляты синдрома мышечной блокады межпозвонковых дисков у квалифицированных спортсменов. *Спортивная медицина*, 1, 51-56.

10. Колосова, Е. В., Халявка, Т. А., & Горенко, З. А. (2017). Сравнение электронейромиографических показателей у спортсменов, специализирующихся в прыжках в воду и велоспорте. *Фізична культура, спорт та здоров'я нації: збірник наукових праць*, 3(22), 319-323.

11. Колосова, Е. В., & Халявка, Т. А. (2017). Электронейромиографические показатели у высококвалифицированных спортсменов-биатлонистов с разным уровнем адаптации нервно-мышечного аппарата к длительной физической нагрузке. *XXV Международная научная конференция «Актуальные научные исследования в современном мире»*, Переяслав-Хмельницкий, 65-68.

12. Колосова, О. В., & Халявка, Т. О. (2018). Гендерні та вікові відмінності швидкості проведення нервового імпульсу у висококваліфікованих спортсменів-біатлоністів. *Збірник статей XXVI Міжнародної наукової конференції «Актуальні наукові дослідження в сучасному світі»*, Переяслав-Хмельницький, 1 (33), 65-69.

13. Колосова, О. В., Лисенко, О. М., Гасанова, С. Ф., & Берінчик, Д. Ю. (2019). Електронейроміографічні критерії ризику травматизму у різних гендерних групах спортсменів, що спеціалізуються у боксі. *Спортивна медицина*, 1, 55-62. DOI: <https://doi.org/10.32652/spmed.2019.1.55-62>

14. Колосова, О. В., Федорчук, С. В., & Лисенко, О. М. (2019). Кореляція електронейроміографічних та психофізіологічних показників у осіб, тренуваних до фізичного навантаження. *XX з'їзд Українського фізіологічного товариства з*

міжнародною участю, присвячений 95-річчю від дня народження академіка П.Г.Костюка. *Фізіологічний журнал*, 65(3S), 148-149.

15. Kolosova, Elena, & Lysenko, Elena. (2019). The diagnosis of the lumbar spine neuromuscular disorders in qualified athletes with use of H-reflex study. *Abstracts from the Conference Neuropathology. Neurogenetics. Folia Neuropathologica*, 57(4), 383. DOI: <https://doi.org/10.5114/fn.2019.90820>

ABSTRACT

Kolosova O. V. Modulation influences on the Hoffmann reflex in physically untrained and trained humans. – Qualifying scientific work as a manuscript.

Thesis for a Candidate of Science (PhD) degree by speciality 03.00.13 – Human and Animal Physiology. – Bogomoletz Institute of Physiology, National Academy of Sciences of Ukraine. – Kyiv, 2021.

The dissertation is devoted to analysis of changes in dynamics of the spinal reflexes after fatiguing muscle contractions in physically untrained and trained humans.

The objective of the study was to determine the features and possible physiological mechanisms of soleus H-reflex amplitude changes due to triceps surae muscle fatigue in physically untrained and trained humans.

To reach this objective the following tasks were set:

1. To find the peculiarities of fatigue-dependent H-reflex modulation in physically untrained and trained persons.
2. To determine the peculiarities of fatigue-dependent H-reflex modulation under the conditions of homosynaptic postactivation depression due to paired stimulation of the nerve to agonistic muscles (tibial nerve) in physically untrained and trained persons.
3. To define the peculiarities of fatigue-dependent H-reflex modulation under the conditions of segmental inhibition from Ia-afferents of the nerve to antagonistic muscles due to preceding stimulation of common peroneal nerve in physically untrained persons.

4. To undertake comparative analysis of H-reflex indices in physically trained persons of different gender and age and also to find their possible correlation with anthropometric parameters of tested persons.

The object of the research: neurophysiological mechanisms that cause H-reflex inhibition in human spinal cord under the conditions of muscle fatigue.

The subject matter of the research: soleus H-reflex changes in physically untrained and trained persons under the conditions of muscle fatigue.

The following research methods were used: stimulation electromyography (H-reflex study at rest and under the conditions of triceps surae muscle fatigue due to its contraction, H-reflex conditioning at different combinations of afferents stimulation), anthropometric measurements, statistical analysis.

The scientific novelty of the obtained results lies in the fact that detailed quantitative characteristics of soleus H-reflex fatigue-dependent changes in physically untrained and trained persons were studied for the first time. Possible influences on the fatigue-dependent changes of the H-reflex related to action of the spinal inhibitory systems were also analyzed: 1) the segmental inhibition connected with stimulation of the ipsilateral peroneal nerve; 2) the homosynaptic depression evoked by the paired stimulation of the tibial nerve.

The long-lasting voluntary static contractions of the triceps surae muscle evoked a depression of the soleus H-reflex followed by a subsequent recovery. The presence of two phases of the H-reflex recovery was revealed: the first phase (with a running time of several minutes), associated with the recovery of activity in the groups III and IV afferents; and the second phase (with duration up to a few hours), associated likely with the gradual washing out and neutralization of metabolites that have been accumulated in the muscle during fatiguing contractions.

The H-reflex inhibition due to muscle fatigue as well as to the combined effect of fatigue and homosynaptic postactivation depression in conditions of paired tibial nerve stimulation was shown to be lower in group of people trained for the long-lasting physical activity compared to untrained ones. This might be associated with lower level of metabolites accumulation and higher rate of its utilization in trained

persons, which may be related to adaptative changes in the neuromuscular system during exercise. An increase in the H-reflex inhibition intensity under the influence of homosynaptic postactivation depression was revealed, most pronounced in 90 s after the period of fatiguing muscular effort.

The H-reflex dynamics under the conditions of the segmental inhibition caused by preceding peroneal nerve stimulation was evaluated during the recovery from fatigue. It was shown that the changes in the test and conditioned H-reflexes were quite similar, whereas these reflexes decreased almost in a proportional manner just after the fatiguing contractions. The existence of a definite separation between the following neuronal pathways might be proposed: 1) the presynaptic inhibition related to the conditioning stimulation of the peroneal nerve; and 2) the direct inhibitory muscle fatigue effects.

The individual nature of changes of the intensity of H-reflex inhibition, conditioned by peroneal nerve stimulation, was revealed during recovery after fatigue, which indicates that the processes occurring in the muscle, spinal cord and supraspinal structures during fatigue and recovery after fatiguing muscle effort are quite complex and correspond to the functional state of the neuromuscular system at a given time.

Gender and age-dependent peculiarities of the parameters obtained in the course of H-reflex study in persons with a high level of adaptation to physical exercise were also analyzed. There were demonstrated differences of both the thresholds and maximal values of the H- and M-responses in the groups of the trained females and males. The maximal amplitudes of the M-responses and the ratios of the maximal amplitudes of the H- and M-responses were shown to be different for groups of the trained adults and young persons. Such peculiarities might be due to respective differences of anthropometric indices, such as height, body mass and body mass index. The ideas about differences in recovery of segmental reflex reactions after fatiguing contractions in physically untrained and trained persons were significantly extended; the limits of reference values of H-reflex and M-wave amplitudes in different gender and age groups have been established.

For studying motor control system it has been proposed to take into account the gender and age of the tested people while analyzing the absolute electromyographic indices including basic amplitude parameters of the H-reflex.

The obtained data concerning the peculiarities of the human soleus H-reflex modulation due to muscle fatigue contribute to extending the ideas of the neurophysiological mechanisms of muscle fatigue at the segmental level of the spinal cord. Taking into account the features of the H-reflex indices revealed in the dissertation research will increase the diagnostic value of methods for assessing the functional state of the neuromuscular system of people from different age and gender groups, as well as the level of athletes training. The results of the study may be used in the fields of sports medicine, occupational physiology, as well in physiology course for students of biological and medical specialties.

The following conclusions are drawn based on the obtained results:

Muscle fatigue caused by the voluntary long-lasting intensive static contraction of the triceps surae muscle evoked a depression of the soleus H-reflex amplitude (40% in untrained and 15% in trained humans). The dynamics of H-reflex has a two-phase nature and differs significantly in people with different levels of adaptation to physical exercise. The fast recovery phase lasts longer in untrained persons, and the slow phase is almost absent in trained ones.

The H-reflex inhibition due to combined effect of fatigue and homosynaptic postactivation depression is more pronounced in group of people untrained for the long-lasting physical activity compared to trained ones. Homosynaptic postactivation depression intensity increases after muscle fatigue in comparison with control level, in average by 20% in untrained persons and 15% in trained ones.

Fatigue-dependent soleus H-reflex inhibition under conditions of preceding stimulation of the nerve to antagonist muscles (common peroneal nerve) is proportional to the corresponding inhibition of the H-reflex in the absence of conditioning; the average amplitudes of the test and conditioned H-reflexes reduce by 35%. The neural pathways of H-reflex segmental inhibition from Ia afferents of the nerve to antagonist muscles mostly do not overlap with the pathways of muscle

fatigue. Changes in the intensity of segmental inhibition of the H-reflex within the recovery period after fatigue have personal distinctions; the intensity variability of such inhibition in the tested group gradually decreases during the recovery period, the inhibition intensity returns to control indices in almost all subjects in 30 minutes after the end of the fatigue period.

Gender and age-dependent peculiarities of the parameters obtained in the course of H-reflex study in persons with a high level of adaptation to physical exercise were revealed. The average thresholds of the H- and M-responses were greater, and maximal values of the H- and M-responses were smaller in women than in men. The average maximal values of the M-responses were greater and the ratios of the maximal amplitudes of the H- and M-responses were smaller in adults than in athletes-juniors. Such differences may to some extent be related to the corresponding differences in the subjects anthropometric parameters.

This study does not cover all the aspects of the considered problem, however it opens new research opportunities. Prospects for further study of the fatigue influence on the state of the human neuromuscular system may be to find the probable neurophysiological mechanisms of supraspinal excitatory and inhibitory fatigue effects.

Key words: fatigue, electromyography, H-reflex, M-wave, soleus muscle, tibial nerve, common peroneal nerve, segmental inhibition, presynaptic inhibition, homosynaptic postactivation depression, adaptation to physical exercise, gender and age peculiarities.

ЗМІСТ

| | |
|--|-----------|
| ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ..... | 18 |
| ВСТУП..... | 19 |
| РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ..... | 26 |
| 1.1. Управління рухом та позою у нервово-м'язовій системі організму людини..... | 26 |
| 1.2. Збуджуючі та гальмівні нейрофізіологічні процеси, що відбуваються в нервово-м'язовій системі організму людини..... | 34 |
| 1.3. Нейрофізіологічні процеси, що відбуваються в нервово-м'язовій системі організму людини під час фізичного навантаження та стомлення..... | 40 |
| 1.4. Н-рефлекс як інструмент дослідження функційного стану сегментарного нейронного апарата спинного мозку та супрасегментарних структур нервової системи..... | 46 |
| РОЗДІЛ 2. ОРГАНІЗАЦІЯ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ..... | 53 |
| 2.1. Загальні умови та організація проведення досліджень..... | 53 |
| 2.2. Методика довільного скорочення триголового м'яза гомілки (<i>m. triceps surae</i>) людини, що призводить до м'язового стомлення..... | 54 |
| 2.3. Методика реєстрації Н-рефлексу камбалоподібного м'яза нижньої кінцівки (<i>m. soleus</i>) людини..... | 55 |
| 2.4. Методика реєстрації Н-рефлексу камбалоподібного м'яза в умовах парної стимуляції нерва до м'язів-агоністів (великогомілкового нерва, <i>n. tibialis</i>)..... | 61 |
| 2.5. Методика реєстрації Н-рефлексу камбалоподібного м'яза в умовах кондиціуючої стимуляції нерва до м'язів-антагоністів (загального малогомілкового нерва, <i>n. peroneus communis</i>)..... | 62 |
| 2.6. Методика реєстрації Н-рефлексу та М-хвилі камбалоподібного м'яза з оцінкою показників Н- та М-відповідей в стані спокою | 63 |
| 2.7. Антропометричні вимірювання..... | 63 |
| 2.8. Статистичний аналіз даних..... | 63 |
| РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ..... | 65 |
| 3.1. Зміни Н-рефлексу камбалоподібного м'яза (<i>m. soleus</i>), обумовлені стомленням, викликаним тривалим довільним скороченням триголового м'яза гомілки (<i>m. triceps surae</i>), у фізично нетренованих та тренуваних осіб | 65 |

3.2. Зміни гомосинаптичної постактиваційної депресії Н-рефлексу камбалоподібного м'яза (*m. soleus*), обумовленої парною стимуляцією великогомілкового нерва (*n. tibialis*), в умовах стомлення, викликаного тривалим довільним скороченням триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*), у фізично нетренованих та тренуваних осіб.....70

3.3. Зміни сегментарного гальмування Н-рефлексу камбалоподібного м'яза (*m. soleus*), обумовленого стимуляцією нерва до м'язів-антагоністів (іпсилатерального малогомілкового нерва, *n. peroneus communis*), в умовах стомлення, викликаного тривалим довільним скороченням триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*), у фізично нетренованих осіб.....77

3.4. Статеві та вікові особливості параметрів Н-рефлексометрії камбалоподібного м'яза (*m. soleus*) та антропометричних показників у тренуваних осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження.....85

РОЗДІЛ 4. АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕННЯ.....98

ВИСНОВКИ.....121

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....123

ДОДАТКИ.....146

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

| | | |
|-----------|---|--|
| ЦНС | – | центральна нервова система |
| ЕМГ | – | електроміографія |
| Н-рефлекс | – | моносинаптична рефлексорна м'язова відповідь |
| М-хвиля | – | пряма м'язова відповідь |
| МДС | – | максимальне довільне скорочення |
| МО | – | моторна одиниця |
| МСР | – | моносинаптичний рефлекс |
| ЗПСП | – | збуджуючий постсинаптичний потенціал |
| ЗПСС | – | збуджуючий постсинаптичний струм |
| ГПСП | – | гальмуючий постсинаптичний потенціал |
| ГПАД | – | гомосинаптична постактиваційна депресія |
| АТФ | – | аденозинтрифосфат |
| АДФ | – | аденозиндифосфат |
| НТ | – | група нетренованих до фізичного навантаження людей |
| Т | – | група тренуваних до фізичного навантаження людей |
| ЮЖ | – | жінки-юніори |
| ЮЧ | – | чоловіки-юніори |
| ДЖ | – | дорослі жінки |
| ДЧ | – | дорослі чоловіки |
| ПН | – | поріг Н-рефлексу |
| ПМ | – | поріг М-хвилі |
| АН | – | амплітуда максимального Н-рефлексу |
| АМ | – | амплітуда максимальної М-хвилі |

ВСТУП

Актуальність теми. Відомо, що м'язове стомлення супроводжується різноманітними процесами, що відбуваються на периферії (безпосередньо у м'язі та в нервово-м'язових синапсах), а також на спінальному та супраспінальному рівнях ЦНС. Центральні та периферичні зміни у нервовій та м'язовій системах, що відбуваються під дією фізичного навантаження, що стомлює, призводять до неможливості підтримувати необхідні для реалізації тих або інших моторних феноменів рівні м'язового скорочення. Так, у спинному мозку змінюється інтенсивність аферентних впливів від рецепторного апарату м'яза, що стомлюється, та оточуючих його тканин. Модулюється також рівень кортикальних моторних команд, які забезпечують керування довільною моторною активністю, та, як наслідок, рівень активності мотонейронів (Bigland-Ritchie, & Woods, 1984; Gandevia, 2001; Enoka, & Duchateau, 2016; Taylor, Amann, Duchateau, Meeusen, & Rice, 2016; Carroll, Taylor, & Gandevia, 2017; Goodall, Howatson, & Thomas, 2018).

Очевидно, що чітка диференціація дії факторів, що можуть зумовлювати зменшення збудливості мотонейронів та зниження інтенсивності безпосередніх моторних команд (частоти еферентних розрядів цих клітин), надає можливість наблизитися до розуміння механізмів, що лежать в основі регуляції м'язової діяльності (зокрема тих, що відповідають за розвиток низки патологічних станів нервової та м'язової систем організму при професійних захворюваннях спортсменів та робітників, діяльність яких пов'язана з інтенсивною фізичною працею). Ефективним підходом у таких дослідженнях є вивчення динаміки модуляції спінальних рефлексів при розвитку стомлення за допомогою однієї з розповсюджених електроміографічних методик – реєстрації H-рефлексу (моносинаптичної рефлекторної відповіді, обумовленої активацією аферентних волокон групи Ia, які починаються від м'язових веретен і закінчуються безпосередньо на сегментарних мотонейронах) (Hoffmann, 1910; Бадалян, & Скворцов, 1986; Команцев, 2006).

У літературі повідомлялося про пригнічення моносинаптичного рефлексу камбалоподібного м'яза (*m. soleus*) у тварин після активації цього м'яза, що викликає його стомлення (Kostyukov et al., 2005), про істотне зменшення амплітуди Н-рефлексу, що відводиться від м'язів верхньої кінцівки людини, після стомлення, обумовленого тривалим довільним м'язовим скороченням (Duchateau, & Hainaut, 1993), про зменшення амплітуди Н-рефлексу, що відводиться від *m. soleus* людини, впродовж стомлення, індукованого переривчастим довільним м'язовим скороченням невеликої інтенсивності (Walton, Kuchinad, Ivanova, & Garland, 2002), а також про зниження амплітуди Н-рефлексу *m. soleus* людини у динаміці розвитку стомлення триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*), яке викликали переривчастою стимуляцією рухових нервових волокон (Garland, & McComas, 1990; Avela, Kyrolainen, & Komi, 2001). Однак при цьому не було отримано детальних характеристик часового перебігу змін Н-рефлексу у відновлювальному періоді після стомлення. До того ж, уявлялося доцільним вивчення динаміки величини Н-рефлексу не в межах періоду розвитку зусилля, яке стомлює м'яз, а після закінчення такого періоду, коли припиняється дія низки чинників, пов'язаних безпосередньо зі скороченням м'яза протягом стомлення. Різними авторами також повідомлялося про гальмування Н-рефлексу *m. soleus*, викликане стимуляцією загального малогомілкового нерва (*n. peroneus communis*) у людини в стані спокою, в умовах змін зорової аферентації та при рухах верхньої кінцівки (Руднева, & Сливко, 2000; Дрегваль, Кофан, Ляшенко, & Мурзин, 1999; Богуцкая, 2009). Була також продемонстрована наявність довготривалої гомосинаптичної постактиваційної депресії (ГПАД) Н-рефлексу людини в стані спокою при парній стимуляції великогомілкового нерва (*n. tibialis*) (Сливко, & Руднева, 1998). Однак при цьому вплив м'язового стомлення на реалізацію гальмівних процесів, які модулювали амплітудні показники Н-рефлексу, не був досліджений.

Доведено, що пластичність нервової та м'язової систем організму людини базується на можливості різноманітних змін структурно-функційної та

метаболической организации под влиянием разных факторов (Костюк, 2001); эта особенность задана у возникновения та закріплення біологічно корисних змін (Wolpaw, & Tennissen, 2001; Tahayori, & Koseja, 2012). Відомо, наприклад, що під впливом тривалого фізичного навантаження в організмі людини відбуваються морфофункційні зміни, що забезпечують розширення його функційних можливостей, збільшення працездатності (Андриянова, & Ланская, 2014). Отже, доцільним є визначення особливостей пригнічення найпростішої моторної рефлекторної реакції (Н-рефлексу) під впливом стомлення у осіб різного рівня тренуваності. Є відомості про те, що електроміографічні показники у спортсменів, спеціалізованих щодо різних видів спорту, дещо відмінні (Ozmerdivenli, Bulut, Urat, & Ayar, 2002; Ceballos-Villegas et al., 2017). Слід, проте, визнати, що статеві та вікові особливості цих показників залишаються недостатньо вивченими. Тим часом, зміни параметрів Н-рефлексу під впливом адаптації до фізичного навантаження, а також статеві та вікові відмінності показників Н-рефлексометрії, що відображають особливості функційного стану нервово-м'язового апарата, можуть надати цінну інформацію щодо механізмів пластичності нервової та м'язової систем.

Це дало підстави вважати доцільним детальне дослідження змін амплітуди Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини після закінчення довільного скорочення триголового м'яза гомілки, що викликає стомлення цього м'яза. Можна також прогнозувати, що м'язове стомлення буде впливати на розвиток сегментарного гальмування в умовах кондиціонування Н-рефлексу стимуляцією іпсилатерального загального малогомілкового нерва, а також на розвиток гомосинаптичної постактиваційної депресії в умовах парної стимуляції великогомілкового нерва. Уявлялося також доцільним встановити відмінності параметрів Н-рефлексу в групах осіб різного віку та статі, а також різного рівня адаптації тестованих осіб до фізичного навантаження.

Зв'язок роботи з науковими планами, програмами, темами. Дисертаційна робота «Модуляційні впливи на Н-рефлекс у фізично нетренованих та тренуваних людей» виконувалась відповідно до загального

плану науково-дослідних робіт відділу фізіології рухів Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України за темою «Дослідження центральних та периферичних механізмів рухового контролю у ссавців» (наукова робота № III-10-19, номер державної реєстрації 0118U007349), а також в рамках науково-дослідних проектів Науково-дослідного інституту Національного університету фізичного виховання і спорту України за темами: «Критерії оцінки функціонального потенціалу спортсменів високого класу» (2014-2016 рр., номер державної реєстрації 0114U001482), «Технологія прогнозування емоційного стресу в умовах напруженої діяльності» (2017-2018 рр., номер державної реєстрації 0117U002385), «Технологія оцінки ризику травматизму спортсменів за електронейроміографічними та психофізіологічними показниками» (2019-2020 рр., номер державної реєстрації 0119U000307).

Мета і завдання дослідження. Встановити характеристики та ймовірні фізіологічні механізми змін Н-рефлексу, відведеного від камбалоподібного м'яза людини, що обумовлені розвитком стомлення триголового м'яза гомілки, у фізично нетренованих та тренуваних осіб.

Для досягнення мети було поставлено такі **завдання**:

1. Виявити особливості обумовленої м'язовим стомленням модуляції Н-рефлексу у фізично нетренованих та тренуваних осіб.
2. Встановити особливості обумовленої м'язовим стомленням модуляції Н-рефлексу в умовах гомосинаптичної постактиваційної депресії при парній стимуляції нерва до м'язів-агоністів (великогомілкового нерва, *n. tibialis*) у фізично нетренованих та тренуваних осіб.
3. Визначити особливості обумовленої м'язовим стомленням модуляції Н-рефлексу в умовах сегментарного гальмування від Ia-аферентів нерва до м'язів-антагоністів при попередній стимуляції загального малоомілкового нерва, *n. peroneus communis*, у фізично нетренованих осіб.
4. Провести порівняльний аналіз параметрів Н-рефлексу у тренуваних осіб різного віку та статі та виявити їх можливий зв'язок з антропометричними параметрами досліджуваних.

Об'єкт дослідження: нейрофізіологічні механізми, що забезпечують гальмування Н-рефлексу у спинного мозку людини в умовах м'язового стомлення.

Предмет дослідження: зміни Н-рефлексу камбалоподібного м'яза у фізично нетренованих та тренуваних людей в умовах м'язового стомлення.

Методи дослідження: електрофізіологічний (реєстрація Н-рефлексу камбалоподібного м'яза в стані спокою та в умовах скорочення триголового м'яза литки, яке зумовлює стомлення цього м'яза, кондиціювання даного рефлексу при різних комбінаціях подразнень аферентних входів), антропометричні вимірювання, статистичний аналіз.

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше отримані детальні кількісні характеристики змін Н-рефлексу *m. soleus* людини в умовах розвитку стомлення *m. triceps surae* після його довготривалого довільного скорочення; встановлено, що динаміка відновлення Н-рефлексу має двофазний характер та істотно відрізняється у осіб з різним рівнем тренуваності. Вперше виявлено, що пригнічення Н-рефлексу внаслідок поєднання ефектів м'язового стомлення та гомосинаптичної постактиваційної депресії більше виражене у нетренованих осіб в порівнянні з тренуваними, що може вказувати на менший ступінь втома-залежного накопичення метаболітів в м'язовій тканині у тренуваних осіб. Вперше виявлено, що нервові шляхи сегментарного гальмування Н-рефлексу *m. soleus* від Ia-аферентів нерву до м'язів-антагоністів (*n. peroneus communis*) переважно не перекриваються зі шляхами впливу м'язового стомлення. Вперше продемонстрована наявність вікових та статевих відмінностей параметрів Н-рефлексу у тренуваних осіб; ці особливості можуть бути пов'язані з відповідними відмінностями антропометричних параметрів. Суттєво розширені уявлення про відмінності відновлення сегментарних рефлекторних реакцій після м'язового стомлення у тренуваних та нетренованих осіб; встановлені межі референтних значень амплітуд Н-рефлексу та М-хвилі у різних статевих та вікових групах.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані дані щодо особливостей модуляції Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, обумовленої м'язовим стомленням, сприяють поглибленню уявлень про нейрофізіологічні механізми м'язового стомлення на сегментарному рівні спинного мозку. Врахування виявлених у дисертаційному дослідженні особливостей показників Н-рефлексу сприятиме підвищенню діагностичної цінності методів оцінки функційного стану нервово-м'язового апарата осіб різного віку та статі, а також рівня тренуваності спортсменів. Результати дослідження можуть бути використані у галузях спортивної медицини, фізіології праці, а також при викладанні курсу фізіології для студентів біологічних та медичних спеціальностей.

Особистий внесок здобувача. Здобувачем особисто підібрана та проаналізована наукова література, виконано дослідження, проведено аналіз та інтерпретацію одержаних результатів. Формулювання мети та постановка завдань дослідження, обговорення отриманих результатів та формулювання висновків проводилось за безпосередньої участі наукового керівника д.б.н., проф. О.І. Костюкова, д.б.н., проф. Д.А. Василенка (Інститут фізіології ім. О.О. Богомольця НАН України). Підготовка апаратури для дослідження та статистичний аналіз результатів були проведені разом із співробітниками відділу фізіології рухів Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України к.б.н., с.н.с. А.В. Горковенко, пров.інж. Корнеєвим В.В. Д.б.н., проф. Е.І. Сливко, д.б.н., проф. О.М. Лисенко, к.б.н. А.В. Горковенко є співавторами спільних статей та тез.

Апробація результатів дослідження. Основні положення дисертаційної роботи були представлені на Всеукраїнській науковій конференції «Сучасні питання фізіології та медицини» (Дніпропетровськ, Україна, 2007), XVIII З'їзді Українського фізіологічного товариства (Одеса, Україна 20-22 травня 2010), Міжнародній науковій конференції КНУ ім. Тараса Шевченка «Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі і патології» (Київ, Україна, 2017), Міжнародній науково-практичній конференції Київського університету

ім. Бориса Грінченка «Здоров'я, фізичне виховання і спорт: перспективи та кращі практики» (Київ, Україна, 15 травня 2018 р.) та міжнародних конгресах нейронаук (Society for Neuroscience, San Diego, CA, USA, 2018 та Chicago, IL, USA, 2019).

Публікації. Матеріали дисертаційної роботи викладені в тринадцяти наукових публікаціях, з яких сім статей у наукових фахових журналах, що рекомендовані МОН України, та шість тез доповідей на конференціях.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація складається з анотації, вступу, чотирьох розділів, в яких представлені огляд літератури, організація та методи досліджень, результати досліджень та їх обговорення й узагальнення; а також із висновків та списку використаних літературних джерел, який нараховує 215 посилань. Робота викладена на 155 сторінках, містить 24 рисунка та 7 таблиць.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Управління рухом та позою у нервово-м'язовій системі організму людини

Важливою складовою функціонування рухового апарата є управління довільними рухами та їх корекція. В цьому процесі беруть участь всі відділи центральної нервової системи (ЦНС), від спинного мозку до найвищих кіркових проєкцій. Коректувальні команди генеруються в кіркових центрах регуляції рухів у відповідь на сигнали від пропріорецепторів. Важливий внесок в управління рухом здійснюють також сенсорні системи – вестибулярний апарат у більшості випадків здійснює гальмівний вплив на мотонейрони, він не функціонує в умовах невагомості та в стані спокою; слуховий апарат аналізує частоту та тривалість фаз руху; зоровий аналізатор надає інформацію про розташування нерухомих та рухомих об'єктів. Інформація від зорового аналізатору та пропріорецепторів інтегрується на вищих рівнях ЦНС для оптимізації центральної моторної команди управління рухами [140; 81].

Відомо, що управління довільними рухами здійснюється багаторівневою нейрональною системою, що функціонує за ієрархічним принципом [5; 13; 41]. Згідно Бернштейну (відомому фізіологу, творцю концепцій «фізіології активності» та рівнів побудови рухів), на найвищому рівні існує програма рухів, яка реалізується з використанням периферичних рухів та сенсорних механізмів. Міжрівнева взаємодія елементів системи може бути різного типу – безпосереднє управління зверху елементами нижчого рівня у вигляді модуляції загального рівня функційної активності нижче розташованого рівня; або ж управління може бути спрямовано на перебудову взаємодії елементів нижче розташованого рівня. Крім вертикальної взаємодії – від верхнього рівня в напрямку нижнього, відбувається також взаємодія в межах одного рівня. Кожен рівень характеризується значною автономністю, що проявляється в більшій кількості запасу дій рівня, ніж кількості команд, що надходять з вищих рівнів.

В той же час автономність нижче розташованого рівня співіснує з чітким дотриманням ієрархічних принципів: будь-яка дія, що виконується на певному рівні, не може суперечити командам з вищих рівнів. Разом з цим, кожне завдання вирішується на якомога нижчому рівні системи [5].

Н. А. Бернштейн виділяв декілька рівнів побудови рухів: А – палеокінетичний, рубро-спінальний; В – рівень синергій, таламо-палідарний; С – рівень просторового поля, пірамідно-стріальний (С1 – стріальний, який належить до екстрапірамідної системи та С2 – пірамідний, який відноситься до групи кортикальних рівнів); D – рівень дій (предметних дій, смислових ланцюгів та ін.), він же тім'яно-премоторний; Е – група вищих кортикальних рівнів символічних координацій (письма, мови та ін.) [5].

Спінальні рефлекси автор відносив до самостійних рухів, що керуються рівнем А, вважаючи їх перехідним фазисом від суто метамерного модуса роботи спинного мозку до деякої інтеграції у вигляді плурісегментарних інервацій, поступового ірадіаційного залучення в роботу все більшого числа метамерів, одночасного та послідовного розподілу збудження і гальмування не тільки по м'язах метамерів, але і по більш філогенетично молодих утвореннях - антагоністичних парах м'язів кінцівок. Найбільш характерний рефлекс рівня А – рефлекс реципрокної інервації та деінервації антагоністів, що лежить в основі взагалі будь-якого руху кінцівок. З рівнем А пов'язана також субординація хронаксії – центральне регулювання швидкісних показників збудливості моторних одиниць, яке має в більшості випадків гальмівний, анелектротонічний характер. Ведуча аферентація рівня А представлена найдревнішими компонентами пропріоцептивної чутливості, які виходять із кінцевих апаратів, котрі сприймають величину та напрямок м'язових напружень та зусиль, та з отолітових апаратів вух (палеолабірінтів), а також найдревнішими компонентами протопатичної чутливості (рецепції тиску, глибинного дотику). Субстратами рівня А Бернштейн вважав спинний мозок з його клітинними утвореннями та частиною провідних шляхів; групу клітинних ядер у стволі головного мозку, а саме групу червоного ядра у складі червоного

ядра (2 частини: *palaeorubrum*, *neorubrum*), чорної субстанції (*substantiam nigram*), ядра Даркшевича та, можливо, Льюїсове тіло; область гіпоталамуса (*hypothalami*), ядро Дейтерса, древній мозочок, центральну частину вегетативного (симпатичного та парасимпатичного) нервового апарата. Роль рівня А полягає у сигналізації тварині про положення та спрямованість його тіла в гравітаційному полі, про величини розтягнення (по довжині) та напруження (по силі) скелетних м'язів [5].

За Бернштейном, нервовий процес, на якому базуються самостійні, цілісні рухи (автор називав його неокінетичним, тетанічним) виникає на пірамідно-стриальному рівні С. Провідна аферентація рівня С – синтетичне просторове поле; аферентна інформація синтетична, узагальнена та, головне, об'єктивована, до неї долучається кортикальна складова. Її первинні сенсорні станції в корі великих півкуль: зорові поля (*area striata*, 17 і 18 Brodmann), дотиково-пропріоцептивні (задньоцентральна звивина, Brodmann), у деякій мірі слухові та вестибулярні поля; кора півкуль нового мозочка (*neocerebelli*). Ефекторні утворення рівня С: *corpus striatum* (смугасте тіло), анатомічно складене з двох ядер: *nuclei caudati* (хвостате ядро) і *putaminis* (скорлупа); гігантопірамідне поле 4 кори півкуль [5].

У ЦНС розрізняють короткі і довгі провідні шляхи. Аксони більшості нейронів спинного мозку в межах нього також і закінчуються. Нервові шляхи, утворені таким чином, називають пропріоспінальними; вони зв'язують різні сегменти спинного мозку та беруть участь у здійсненні міжсегментарних рефлексів. Однак, існують дослідження, за результатами яких пропріоспінальні нейрони, що активуються низхідною імпульсацією, розглядаються як релейні одиниці відповідних надсегментарних систем, винесені у спинний мозок; через них значна частина низхідних сигналів передається на різні групи спінальних нейронів та перерозподілюється між ними; автори вважають, що передача рухових команд до нейронів може здійснюватися не тільки через прямі супрасегментарно-мотонейронні контакти, але і через популяції релейних спінальних інтернейронів [8; 34].

Довгі провідні шляхи поділяють на аферентні (висхідні) та еферентні (низхідні). Еферентні шляхи, що проводять імпульси від центрів довільних рухів у корі мозку, підкіркових структур, стовбура мозку та різних рефлекторних центрів, зв'язують головний мозок зі спинним. Кірково-спинномозковий (пірамідний) шлях (*tractus corticospinalis*) бере початок у корі передцентральної звивини головного мозку. Він утворений аксонами пірамідних нейронів (у 1874 р. київський дослідник у галузі анатомії та клінічної медицини В. А. Беца описав ці «гігантопірамідальні невроніти» (великі пірамідні клітини) кори головного мозку; вони отримали назву гігантських пірамідних клітин (або гігантопірамідних) Беца) [6]. Аксони цього шляху проходять повз таламус та основні ядра стовбура головного мозку. На рівні довгастого мозку більшість волокон (75-90 %) перехрещуються і далі спускаються у вигляді бічних канатиків, утворюючи бічний кірково-спинномозковий (пірамідний) шлях та закінчуючись у певних сегментах спинного мозку. Менша частина аксонів проходить іпсилатерально у передніх канатиках спинного мозку, утворюючи передній кірково-спинномозковий (пірамідний) шлях, що заходить до шийної та грудної частин спинного мозку. Ті аксони, що не перехрещувались на рівні стовбура мозку, перехрещуються на рівні сегментів спинного мозку, контактуючи зі вставними або руховими нейронами. Слід зауважити, що у людини переважна частина аксонів пірамідного шляху закінчується на вставних нейронах, і тільки порядку 10% – безпосередньо на рухових нейронах. Основною функцією кірково-спинномозкових шляхів є передача з кори головного мозку імпульсації, що дає команду на виконання довільних рухів [33].

Окрім пірамідних існують також екстрапірамідні низхідні шляхи. Вони відрізняються тим, що аксони їх кіркових клітин ідуть до базальних ядер, мозочка, червоного ядра, присінкових ядер, ретикулярної формації (сітчастого утвору) та інших структур стовбура мозку, нервові клітини котрих, в свою чергу, по низхідних шляхах здійснюють впливи на спинномозкові нейрони. Завдяки функціонуванню цілісної системи пірамідних та екстрапірамідних

шляхів людина або тварина може здійснювати рухову діяльність при збереженні рівноваги та орієнтації у просторі. До екстрапірамідних шляхів відносяться червоно-ядерний спинномозковий (руброспінальний) шлях (*tractus rubrospinalis*), присінково-спинномозковий (вестибулоспінальний) шлях (*tractus vestibulospinalis lateralis et medialis*), присередній і бічний сітчастий спинномозковий (ретикулоспінальні) шляхи (*fibrae reticulospinales*, які поділяються на *tractus pontoreticulospinalis*, *tractus bulboreticulospinalis*, *tractus caerulospinalis*). Червоно-ядерний спинномозковий шлях (Монакова) утворюється аксонами червоного ядра середнього мозку. Після виходу з ядра ці нервові волокна повністю переходять на протилежний бік; частина з них прямує до мозочка та сітчастого утвору, інші проходять до спинного мозку, де закінчуються на вставних нейронах відповідних сегментів. По аксонах шляху Монакова (через вставні нейрони) проходить збуджуюча імпульсація до альфа- та гамма-мотонейронів м'язів-згиначів. Роль цього шляху полягає в управлінні м'язовим тонусом та здійсненні мимовільної (рефлекторної) координації рухів [33].

Присінково-спинномозковий (вестибулоспінальний) шлях утворюється аксонами нейронів бічного присінкового ядра (Дейтерса) довгастого мозку. Цим шляхом передаються імпульси від вестибулярного апарата і мозочка до рухових нейронів спинного мозку, чиниться збуджувальний вплив на альфа- і гамма-мотонейрони м'язів-розгиначів та гальмівний вплив на мотонейрони м'язів-згиначів. Призначення цього шляху – підтримання тонусу скелетних м'язів, рівноваги тіла, координації рухів. Присередній і бічний сітчастий спинномозковий (ретикулоспінальні) шляхи починаються від нейронів сітчастого утвору (ретикулярної формації) моста та довгастого мозку та закінчуються в сірій речовині спинного мозку, на відстані від рухових нейронів. Волокна цих шляхів, що йдуть від довгастого мозку, передають збуджуючий вплив на альфа- і гамма-мотонейрони м'язів-згиначів та гальмуючий – на альфа- і гамма-мотонейрони м'язів-розгиначів; волокна ж, що беруть початок у мості, чинять

протилежний вплив. Обидва шляхи передають тонізуючий вплив сітчастого утвору на спинний мозок [33].

Найбільшими за кількістю волокон аферентними (висхідними) шляхами є пучки тонкий, Голля і клиноподібний, Бурдаха (*fasciculus gracilis* та *fasciculus cuneatus*, відповідно), які утворюють задні канатики спинного мозку. Ці пучки є відростками нейронів чутливих спинномозкових вузлів, вони проводять збудження від пропріорецепторів м'язів, сухожилкових рецепторів, дотикових рецепторів шкіри і частково рецепторів внутрішніх органів. Пучок Голля починається у крижовій частині спинного мозку, його волокна йдуть до тонкого ядра довгастого мозку, несучи аферентні сигнали від нижньої частини тіла (переважно нижніх кінцівок). Пучок Бурдаха проводить аферентні сигнали від верхніх кінцівок і верхньої частини тулуба до клиноподібного ядра довгастого мозку. В свою чергу, аксони нейронів тонкого та клиноподібного ядер перехрещуються між олівами у довгастому мозку і прямують до таламуса протилежного боку тіла. Нарешті, відростки нейронів третього порядку – клітин ядер таламуса – досягають клітин великого мозку [33].

Пучки Голля та Бурдаха є найважливішими шляхами соматосенсорної системи. Інші висхідні шляхи утворені нейронами другого порядку, розміщеними в сірій речовині спинного мозку. Так, бічний спинномозково-таламічний шлях забезпечує температурну і больову чутливість, а передній спинномозково-таламічний шлях проводить сигнали від дотикових (тактильних) рецепторів (*tractus spinothalamicus*). Задній спинномозочковий шлях (Флексига, *tractus spinocerebellaris posterior*) та передній спинномозочковий шлях (Говерса, *tractus spinocerebellaris anterior*) забезпечують передачу переважно пропріоцептивної інформації до мозочка [33].

При розгляданні поведінкового акту, до якого можна віднести довільні рухи людини, потрібно брати до уваги, що кожен окремий нейрон потенційно має величезне число ступенів свободи як об'єкт взаємодії з іншими нейронами; говорячи про взаємодію взагалі, ми тим самим неминуче допускаємо одночасне

і неорганізоване використання усіх цих ступенів свободи нейрона [3]. Стан всіх окремих частин нейрона і його в цілому, як структурної одиниці нервової системи, має велике значення для її функціонування. Bullock Т. Н. вважає, що є принаймні п'ять можливих градацій станів нейрона, а отже, і синаптичного утворення: збудження або гальмування, полегшення або депресія, позитивна або негативна післядія (або обидва феномени разом), спонтанне розслаблення або тонізація нейрона, градуйовані відповіді спайкового або неспайкового характеру [80]. Анохин зазначав, що кожна з взаємодіючих «множин»: нейрон, синапс, градуйований стан нейрона та ін. може створити умови, при якій діяльність елемента в такій великій «множині» може радикально змінитися, а це означає, що кінцевий результат діяльності мозку може бути іншим; кількість комбінацій взаємодій в цілому мозку важко навіть уявити [3; 78].

Для пояснення можливості ефективного функціонування нервової системи в умовах взаємодії великої кількості нейронів Анохин розробив теорію функціональних систем, основні положення якої наведені нижче:

1. У функціональній системі результат є її органічною частиною, що здійснює вирішальний вплив як на хід її формування, так і на усі її подальші реорганізації.

2. Наявність цілком певного результату як вирішального компонента функціональної системи робить недостатнім поняття «взаємодії» в оцінці відносин компонентів системи між собою. Саме результат відбирає усі адекватні для цього моменту ступені свободи компонентів системи і фокусує їх зусилля на собі.

3. Якщо діяльність системи завершується корисним в якомусь відношенні результатом, то «взаємодія» компонентів цієї системи завжди протікатиме за типом їх взаємосприяння («співробітництва»), спрямованого на отримання результату.

4. Взаємосприяння компонентів системи досягається тим, що кожен з них під впливом аферентного синтезу або зворотної аферентації звільняється від надмірних ступенів свободи і об'єднується з іншими компонентами тільки

на основі тих ступенів свободи, які разом сприяють отриманню надійного кінцевого результату.

5. Включення результату у функціональну систему виключає необхідність застосовувати як недосконалі формулювання самої системи, так і багато інших («керуюча система», «керуючий об'єкт», «біоуправління» і т. ін.) [3].

За Анохиним, кожна функціональна система, узята для дослідження, неминуче знаходиться десь між щонайтоншими молекулярними системами і найбільш високим рівнем системної організації у вигляді, наприклад, цілого поведінкового акту. Автор вважає, що, розкривши реальні фізіологічні механізми об'єднання функціональних систем різних рівнів, ми наблизилися б до вирішення проблеми органічного об'єднання аналізу і синтезу в самому дослідницькому процесі. Наприклад, скорочення м'язового волокна уявлялося би нам у двох аспектах: з одного боку, це могло би бути скорочення як процес діяльності взагалі скорочувальних структур, а з іншого – скорочення, що становить якусь дуже дрібну субсистему, наприклад в спортивному стрибку. Автор вказує на грандіозну відмінність у складі таких систем різних рівнів і, можливо, ще грандіозніше завдання – визначення місця компонента у великій системі [3].

Говорячи про результат діяльності такої функціональної системи, як руховий акт, Анохин має на увазі результат фізичної роботи, отриманий у такому циклі дій: формування образу дії (руху) та моторних команд вищими відділами ЦНС; збудження м'язового апарата та виконання дії (руху); оцінка пропріорецепторами та сенсорними системами результату дії (руху). Такий зворотний зв'язок від м'яза до ЦНС Анохин вважає важливим елементом цілісності функціональної системи – рухової активності [3].

Така концепція фізичної діяльності була підтримана та розвинута в подальшому фізіологами, що досліджували рухи спортсменів [11; 12]. Правомірність існування концепції кільцевих процесів керування рухом на основі сенсорних корекцій, яка впливає з теорії функціональних систем

Анохина, підтверджується також результатами робіт Бернштейна, який вважав, що вірніше говорити про рефлекторне кільце, а не рефлекторну дугу; автор зазначав, що зворотньо-аферентаційні акти як безпосередні учасники процесу і в класичних рефлексах — «дугах» — не відсутні, а лише поки що зникають з поля зору при спостереженні [5].

1.2. Збуджуючі та гальмівні нейрофізіологічні процеси, що відбуваються в нервово-м'язовій системі організму людини

Складовими будь-якої сенсорної системи є рецептори (окремі чутливі клітини або відростки нервових клітин), проводячі нерви (спинномозкові та черепні), структури спинного та головного мозку, що обробляють інформацію (найвищі центри – в корі великих півкуль). Інтенсивність стимула, що діє на рецептор, кодується частотою потенціалу дії (ПД). При передачі сигналу від рецепторів до ЦНС використовується топічний принцип – кожен рецептор передає сигнал певній нервовій клітині; сусідні рецептори передають інформацію сусіднім нейронам. Така організація передачі зберігається і далі в межах ЦНС, до кори великих півкуль. Тому на різних рівнях ЦНС існують карти «рецепторних поверхонь» (наприклад, шкіри). Слід зауважити, що топічний принцип організації має місце як для сенсорних сигналів (систем), так і для моторних сигналів (систем). Карти рухових сигналів у моторній корі (прецентральна звивина) та шкірної чутливості у соматосенсорній корі (постцентральна звивина) схожі [55].

У відростку нейрона, що проводить сигнал від рецептора, ПД запускає вхід Ca^{2+} , рух везикул та викид медіатора у синаптичну щілину. Медіатор діє на постсинаптичні білки-рецептори. Рецептори викликають або збудження (хвилю деполяризації), або гальмування (хвилю гіперполяризації) у постсинаптичній клітині: збудження може призводити до генерації ПД, гальмування заважає виникненню ПД, утруднює або блокує проведення сигналу [55]. Сигнали з пресинаптичних закінчень можуть бути підпороговими для формування ПД у постсинаптичному нейроні, вони носять назву збуджуючих постсинаптичних

потенціалів (ЗПСП) або гальмівних постсинаптичних потенціалів (ГПСП). Якщо ПД, що йде по аксону пресинаптичного нейрона, активує збуджуючий синапс, в якому відбувається екзоцитоз медіатора, що відкриває хемочутливі Na^+ канали у постсинаптичному нейроні, це призводить до входу іонів Na^+ у клітину та виникнення хвилі деполяризації, ЗПСП. У випадку активації гальмівного синапса, в якому відбувається екзоцитоз медіатора, який відкриває хемочутливі K^+ канали, іони K^+ виходять із клітини та виникає хвиля гіперполяризації, ГПСП; потрібно додати, що відкриття хемочутливих Cl^- каналів та вхід іонів Cl^- у клітину також викликає хвилю гіперполяризації та ГПСП у нейронах з потенціалом спокою на рівні -60 - 70 мВ та відносно високим співвідношенням концентрації Cl^- поза клітиною до концентрації Cl^- у клітині, або якщо відкриття хемочутливих Cl^- каналів відбувається на тлі ЗПСП. Амплітудно-часові параметри ЗПСП та ГПСП аналогічні: тривалість 10 - 20 мс, амплітуда 5 - 10 мВ, але знак потенціалів – протилежний. Нейрон обробляє, зіставляє сигнали, що йдуть по різних каналах, та в результаті «робить висновок», запускати ПД або ні. Наприклад, кілька ЗПСП, що виникають підряд в тому ж самому синапсі, можуть приводити до запуску ПД за принципом часової сумації. В іншому випадку ГПСП може взаємодіяти з ЗПСП за принципом просторової сумації, віднімаючись від нього та перешкоджаючи запуску ПД [15].

До нервової клітини у ЦНС підходить у середньому 3 - 5 тисяч пресинаптичних закінчень (терміналей) аксонів. Переважно вони контактують із сомою або дендритами постсинаптичного нейрона. Пресинаптичні терміналі формують збуджуючі або гальмівні синапси, які за допомогою відповідно діючих медіаторів передають збуджуючі або гальмівні сигнали. У синапсі електричний сигнал (ПД аксона пресинаптичного нейрона) перетворюється на хімічний (рух медіатора та, в частині випадків, речовин-вторинних посередників), а потім знову на електричний (ПД постсинаптичного нейрона). Кількість збуджуючих та гальмівних синапсів у ЦНС, як і кількість збуджуючих та гальмівних нейронів, приблизно однакова. Головний

збуджуючий медіатор у ЦНС – глутамінова кислота (глутамат), а гальмівний – гамма-аміномасляна кислота (ГАМК, GABA). Відомо вісім типів метаботропних (mGluR1-mGluR8) та три типи іонотропних (NMDA, AMPA та кайнатні) рецепторів до глутамату. Рецептори різних типів характеризуються різною швидкістю розвитку ЗПСП; деякі з них, крім іонів Na^+ , здатні пропускати також іони Ca^{2+} , який, діючи як вторинний посередник, може змінювати стан постсинаптичної мембрани, створюючи передумови для пластичної перебудови синаптичної передачі. Рецептори до ГАМК поділяються на два основних типи: ГАМК_A – іонотропні, утворюють хлорний канал, розташовані зазвичай на постсинаптичній мембрані, викликають ГПСП; ГАМК_B – метаботропні, пов'язані із калієвим каналом, розташовані на пресинаптичній мембрані, гальмують екзоцитоз медіаторів [37].

Для сенсорних центрів головного та спинного мозку характерні різні алгоритми обробки інформації. Дивергенція (розходження) сенсорних сигналів дозволяє підвищити надійність та швидкодію ЦНС – сигнал одночасно обробляється в кількох нервових центрах. Так, для сигналів, актуальних для швидкої корекції рухів (вестибулярних та м'язових), існують, крім входів через таламус до кори, прямі входи до мозочка. Конвергенція (сходження) сигналів використовується, наприклад, для розпізнавання сенсорних образів за участю сигналів від зорової та слухової систем. Паралельне гальмування працює як система пригнічення слабких сигналів («шумів»). При слабкому вхідному сигналі гальмівний синапс (з гальмівного інтернейрона на постсинаптичний (релейний) нейрон) стримує збудження релейного нейрона, а при підвищенні інтенсивності сигналу вище порогової релейний нейрон починає проводити інформацію [15]. Зворотнє гальмування, як захист системи від занадто великого збудження, базується на діяльності гальмівного інтернейрона, який отримав назву клітини Реншоу [107; 187]. Такий гальмівний нейрон отримує сигнал від колатералі аксона постсинаптичного нейрона та передає його на цей же постсинаптичний нейрон [155; 126]. При сигналах невеликої інтенсивності гальмівний нейрон активується недостатньо та не генерує ПД, при сильному ж

подразненні він здійснює гальмівний вплив і обмежує збудження релейного нейрона [143]. Латеральне гальмування допомагає виділити найбільш збуджений інформаційний канал, покращити співвідношення сигнал/шум. При слабкому рівномірному сигналі ця мережа загальмована, якщо ж по одному з каналів поступає сильний сигнал, він подолає спротив і до того ж зменшить активність у сусідніх каналах (контрастування сигналу) [55].

Альфа-мотонейрон передніх рогів спинного мозку має сегментарні входи різних типів. Аксон альфа-мотонейрона утворює зворотню колатераль з синаптичною передачею на клітину Реншоу (зворотне гальмування). Нейротрансмітер такої передачі – ацетилхолін, як і в нервово-м'язовому синапсі; клітина ж Реншоу пригнічує мотонейрон за допомогою гліцину. Ia-аференти, йдучи від м'язових веретен, рецепторів розтягнення м'яза, утворюють на мотонейронах збуджуючі синапси з глутаматом в якості нейротрансмітера (моносинаптичний шлях). Ib-аференти, проходячи від сухожильних органів Гольджі, збуджують інтернейрони, які пригнічують альфа-мотонейрони (дисинаптичний шлях). Ia-аференти від м'язів-антагоністів збуджують так звані Ia-гальмівні інтернейрони [139], котрі пригнічують альфа-мотонейрони (нейротрансмітер – гліцин); таке гальмування називається реципрокним і відбувається дисинаптичним шляхом [92]. Слабомієлінізовані та немієлінізовані ноцицептивні волокна полісинаптичним шляхом збуджують альфа-мотонейрони, створюючи базу для флексорного рефлексу [116].

Більшість гальмівних нейронів мають прямий постсинаптичний зв'язок з моторними нейронами або премоторними інтернейронами [68]. Однак, окрім прямих постсинаптичних гальмівних впливів на альфа-мотонейрон, описаних вище, відомі також пресинаптичні впливи, такі, наприклад, як пресинаптичне гальмування, що діє на Ia-аференти через олігосинаптичні ланцюги від Ia-аферентів м'яза-антагоніста та викликає «другу фазу» реципрокного гальмування, що здійснюється дисинаптичним шляхом [85; 116; 145; 169; 178]. ГАМК-ергічні інтернейрони (медіатором пресинаптичного гальмування переважно є ГАМК) формують аксо-аксональні контакти з терміналями

сенсорних аферентів, регулюючи сенсорно-моторний потік за допомогою пресинаптичного гальмування [75; 108; 119; 158]. Дослідження Frank і Fuortes показали, що постсинаптичні потенціали, викликані у мотонейронах стимуляцією сенсорних аферентів одного типу, пригнічувались кондиціюючими стимулами, що активували інші аференти. Оскільки властивості мотонейронів при цьому істотно не змінювалися, автори віднесли таку депресію до впливу «пресинаптичного гальмування» [119]. Frank (1959) використовував для цього феномена термін «віддалене гальмування» (remote inhibition) [120]. У подальшому Eccles засвідчив, що таке гальмування виникало завдяки вивільненню ГАМК на пресинаптичних терміналях первинних аферентів [108]. Eccles зазначав, що пресинаптичне гальмування потужніше, ніж постсинаптичне, пригнічує збуджуючі впливи з первинних аферентів у ЦНС [110]. Слід зауважити, що низхідні шляхи від моторної зони кори у людини вільні від пресинаптичного гальмівного контролю [171], тому пресинаптичне гальмування не перешкоджає дії низхідних систем, що реалізують вплив центральних моторних команд на мотонейрони. В той же час воно зменшує активність міотатичного рефлексу, необхідну в стані спокою для підтримки пози тіла, однак таку, що може перешкоджати виконанню фазичних рухів [18]. Отже, пресинаптичному гальмуванню здебільшого відводиться роль вибіркового обмеження. Його завдання – попереджувати надмірну імпульсацію у сенсорних ланцюгах, зменшувати рівень зворотного зв'язку та мінімізувати взаємодію з поточною руховою активністю шляхом пригнічення рефлексів [15].

Найбільш широко пресинаптичне гальмування досліджено для пропріоцептивних сенсомоторних синапсів. Пропріорецептори передають інформацію про стан скорочення м'язів руховим нейронам за допомогою прямих і непрямих шляхів зворотного зв'язку [188; 210], а розподільний характер пресинаптичного гальмування забезпечує ефективний засіб контролю над ступенем чутливості сенсомоторної передачі [87; 188]. За літературними даними, зміни пресинаптичного гальмування в сенсомоторних синапсах є

важливими для адаптації рефлекторних ланцюгів впродовж моторного навчання та набуття візуально-моторних навичок [141; 180; 211]. Вважається, що ймовірним механізмом пресинаптичного гальмування може бути деполаризація первинних аферентів (ДПА) [109; 189]. Пресинаптичне гальмування, пов'язане із ДПА, може продовжуватися протягом кількох секунд і реєструється на відстані до 17 сегментів від стимульованих нервових волокон. Такий тривалий процес може бути результатом активації ГАМК_В рецепторів, активних довше, ніж рецепторів ГАМК_А [151]. Деполаризація первинних низькопорогових аферентів відбувається трисинаптичним шляхом, за участю ГАМК-ергічних інтернейронів [189]. Зазвичай ГАМК, діючи на ГАМК_А рецептори, відкриває хлоридні канали та призводить до гіперполяризації клітини. В цьому ж випадку ГАМК замість гіперполяризації викликає деполаризацію первинних аферентів, що пов'язане з тим, що рівноважний потенціал для Cl⁻ у цих клітинах більш «деполяризований», ніж їх мембранний потенціал спокою, завдяки нестачі хлоридного транспортера. Через гальмівний вплив ГАМК ДПА призводить до пригнічення синаптичної передачі шляхом зменшення вивільнення трансміттера в момент, коли потенціал дії досягає терміналі, завдяки шунтуванню та інактивації Na⁺ каналів [189].

Гальмівні інтернейрони, які утворюють аксо-аксонні контакти із терміналями первинних аферентів, відрізняються від інших спинномозкових ГАМК-ергічних нейронів тим, що саме в них відбувається експресія Gad2 (Gad65), одного із двох ГАМК-синтетичних ферментів [75; 135]. За результатами досліджень Fink et al., інтернейрони, в яких відбувається експресія Gad2, опосередковують пресинаптичне гальмування в сенсомоторних синапсах; селективна елімінація цих інтернейронів викликає коливання кінцівки під час цілеспрямованого руху, тобто пресинаптичні гальмівні інтернейрони забезпечують безперебійну роботу цільової моторної поведінки, модулюючи чутливість сенсорного зворотного зв'язку [117]. Автори визначали наявність впливу активації Gad2Cre-інтернейронів за двома критеріями пресинаптичного гальмування: деполаризація первинних аферентів та

зниження ймовірності викиду сенсорного нейротрансміттера [91; 154]. Було виявлено, що синхронна активація нейронів Gad2Cre викликає тривале (довше, ніж 800 мс) зменшення амплітуди збуджуючого постсинаптичного струму (ЗПСС), викликаного активацією сенсорних волокон, в середньому на 40 % (19-53 %). Активація нейронів Gad2Cre також зменшує ймовірність вивільнення сенсорного трансміттера в умовах повторюваної стимуляції дорсального корінця (10 стимулів з частотою 10 Гц). Таким чином, нейрони Gad2Cre опосередковують обидві класичні особливості пресинаптичного гальмування в сенсомоторних синапсах. Fink et al. вважають, що розподільна нормалізація, що досягається пресинаптичним гальмуванням, набагато ефективніша у шкалюванні чутливості нервової передачі, ніж диференційна природа постсинаптичного гальмування. Автори припускають також можливість існування багатьох підтипів ГАМК-нейронів, здійснюючих впливи по певних каналах зворотного сенсорного зв'язку [117]. На думку Hochman et al., механізми ДПА можуть бути більш різноманітні, ніж уявлялося раніше; можливо, що для кожної окремої генетично обумовленої популяції аферентних нервових волокон може існувати свій механізм ДПА [131].

Отже, функція гальмування у ЦНС не менш важлива, ніж функція збудження. Функція збуджуючих синапсів – передавати інформацію, тоді як гальмівних синапсів – попереджувати передачу зайвої інформації. Це необхідно, щоб зберегти чіткість реагування на певний стимул, для запобігання надмірній дії різноманітних сигналів з великої кількості інформаційних потоків у ЦНС [15].

1.3. Нейрофізіологічні процеси, що відбуваються в нервово-м'язовій системі організму людини під час фізичного навантаження та стомлення

Пластичність нервової та м'язової систем організму людини базується на можливості різноманітних змін структурно-функційної та метаболічної організації під впливом різних факторів [20; 35]; ця властивість задіяна у виникненні та закріпленні біологічно корисних змін [198; 212]. Відомо,

наприклад, що під впливом тривалого фізичного навантаження в організмі спортсмена відбуваються морфофункційні зміни, що забезпечують розширення його функційних можливостей, збільшення працездатності [2; 208]. Синапси, які можна назвати структурно-функціональною одиницею мозку, можуть виникати та зникати протягом життя організму: нейрони, що активно працюють, формують нові контакти, непрацюючі нейрони їх втрачають. Нервові клітини, розташовані поряд із загиблими елементами нейронної мережі, можуть випустити нові відростки, сформувати додаткові синапси та відновити мережу. Синапси мають здатність змінювати свої властивості, знижуючи або збільшуючи кількість медіатора, що виділяється, а також кількість рецепторів у відповідь на інформацію, що передається через синапс. Таку здатність до змін ефективності передачі сигналу прийнято називати пластичністю синапсів; вона лежить в основі процесів навчання, адаптації властивостей мозку до оточуючого середовища [15; 215].

Існують різні механізми синаптичної пластичності. У великій кількості синапсів періоди активації призводять до зниження синаптичної потужності. Найбільш поширеним механізмом такого зниження можна вважати пресинаптичне зниження вивільнення нейротрансмітера, яке відображає виснаження запасу готових до вивільнення везикул з нейротрансмітером. Зміст везикули може діяти на пресинаптичну терміналь, з якої відбувалося вивільнення. В більшості випадків, коли нейротрансмітера накопичується достатньо, щоб активувати пресинаптичні рецептори, результатом є негативний зворотний зв'язок та зниження наступного вивільнення нейротрансмітера. Таке явище отримало назву гомосинаптичної постактиваційної депресії [206; 215]. Іншим механізмом зниження синаптичної потужності є вивільнення речовин-модуляторів з активованих пресинаптичних терміналей, постсинаптичних або сусідніх клітин (гетеросинаптичне гальмування). На багатьох пресинаптичних терміналях у ЦНС ссавців розташовані високоспоріднені (високо-афінні) метаботропні рецептори, які активуються такими хімічними речовинами, як ГАМК, глутамат або аденозин. Так,

активація збуджуючих входів у певній ділянці ЦНС може активувати ГАМК-ергічні інтернейрони, викликаючи широко поширене збільшення рівня позаклітинної ГАМК [167]. Це може активувати пресинаптичні ГАМК_B (GABA_B) рецептори та знизити синаптичну потужність впродовж кількох секунд, або навіть хвилин після періоду підвищення активності [201; 215].

Відомо, що стомлення, яке виникає внаслідок навантаження, може обмежувати дієздатність людини; однак на сьогодні механізми цього феномену є недостатньо дослідженими. Епока RM et al. вважають, що це значною мірою пов'язано з неспроможністю сучасної термінології описати велику кількість факторів, що супроводжують стомлення, а також з нестачею дієвих експериментальних моделей [114].

Автори визначають стомлення як симптом недієздатності, при якому фізична та когнітивна функції лімітовані двома взаємодіючими атрибутами: «стомленням дії» та «стомленням сприйняття» («performance fatigability» та «perceived fatigability») (рис.1.1). На думку авторів, «стомлення сприйняття» пов'язане з відчуттями, які регулюють цілісність організму, основу на підтриманні гомеостазу та психологічного стану особистості під час навантаження, що стомлює; «стомлення дії» залежить від скорочувальних можливостей залучених м'язів та здатності нервової системи генерувати адекватний для встановленого завдання рівень еферентної імпульсації – кортикальних моторних команд, що управляють довільною моторною активністю (рис.1.2) [114].

М'язове стомлення визначають також як викликане тривалим та (або) інтенсивним фізичним навантаженням зниження здатності м'яза (м'язів) підтримувати заданий рівень зусилля, що розвивається; після відпочинку ця здатність відновлюється [63; 76; 113]. Так, зниження функційних можливостей м'яза (потенційованої сили ривку чотириглавого м'яза стегна), а також зменшення показників довільної активації виявлялося протягом 48 год після стомлюючого фізичного навантаження (стрибків, спринту, присідання з штангою на плечах) [200]. Gibson вважає, що відчуття стомлення – це

усвідомлення змін у підсвідомих гомеостатичних контролюючих системах [127].



Рис. 1.1. Фактори, що супроводжують стомлення. За Епока R.M., 2016.

Феномен м'язового стомлення включає периферичні і центральні компоненти [88]. Центральне стомлення проявляється в поступовому зменшенні довільної активації м'яза під час розвитку зусилля. Одна із складових центрального стомлення – супраспинальне стомлення – пов'язана зі зменшенням здатності моторної кори генерувати необхідний рівень еферентної імпульсації – кортикальних моторних команд, що управляють довільною моторною активністю [123; 128; 199]. Центральні зміни при стомленні відбуваються також у спинному мозку внаслідок зміни рівня аферентної імпульсації, що поступає від м'язових веретен, сухожильних органів, а також від аферентів груп III і IV, що інервують м'яз, який стомлюється [76]. Периферичне стомлення пов'язано зі змінами у нейром'язових синапсах або безпосередньо у м'язових волокнах [122]. Дослідження центральних механізмів стомлення у людини пов'язане з певними методичними складнощами. При

цьому навряд чи є правомірним проведення безпосередніх аналогій між м'язовим стомленням у людини і результатами, отриманими в дослідях на тваринах при стомленні м'язів, позбавлених діючих рефлексорних нервових входів.

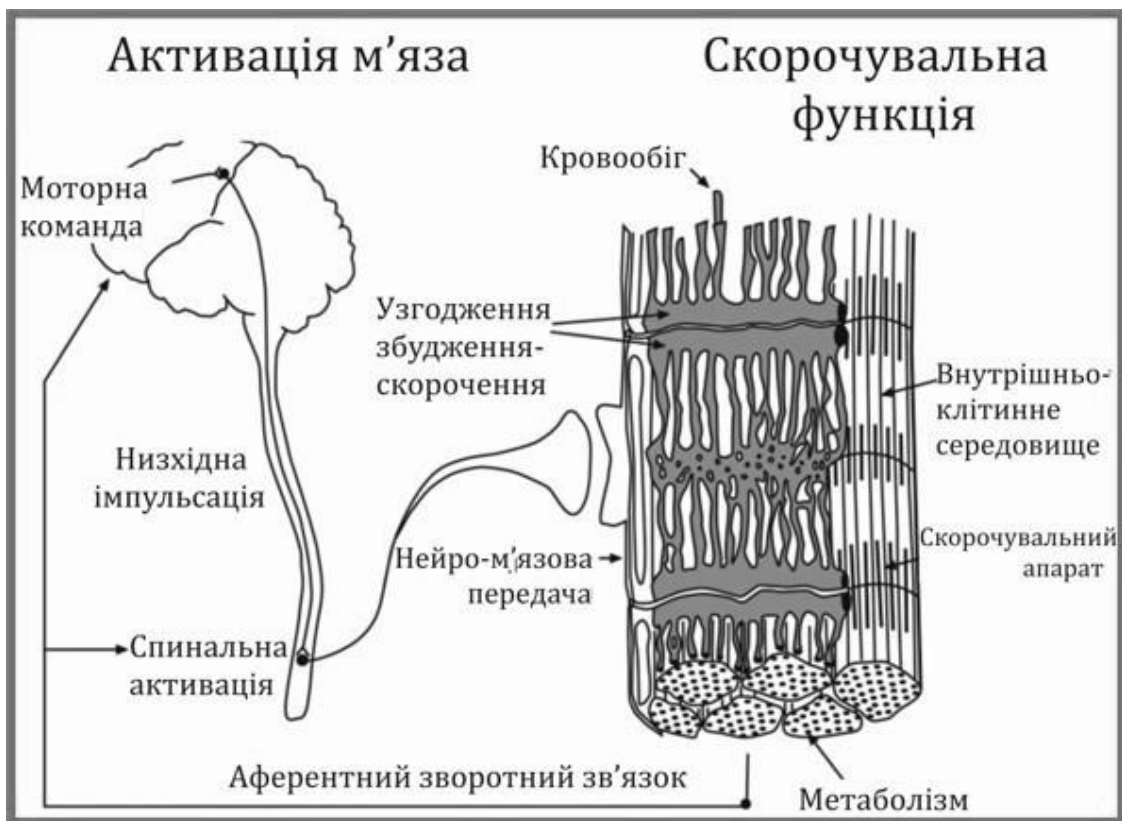


Рис. 1.2. «Стомлення дії». За Епока R.M., 2016.

Відомо, що величина м'язової сили залежить від розміру м'яза, початкової довжини м'яза в момент активації, кута суглоба, швидкості дії м'яза [208]. Вважається, що нервова система використовує такі механізми керування активністю моторних (рухових) одиниць (МО) для зміни сили та швидкості м'язового скорочення: частота та паттерн міжімпульсних інтервалів розрядів МО (мається на увазі частота імпульсації мотонейрона у складі моторної одиниці); кількість та тип активних моторних одиниць і, як наслідок, кількість та тип активованих м'язових волокон; синхронізація моторних одиниць [48; 57].

У випадку потреби невеликої сили задіяні лише кілька моторних одиниць; надалі збільшення сили досягається за рахунок залучення у роботу більшого числа МО, що може відбуватися за принципом розміру Hennemann – спочатку МО повільного (S) типу, які мають у складі мотонейрони з аксоном малого діаметру та малу сому, і м'язові волокна I типу (повільні нестомлювані); при збільшенні сили активуються – МО швидкого (FR) типу, з м'язовими волокнами типу ПА (швидкі нестомлювані) і нарешті – МО швидкого (FF) типу, які складаються з мотонейронів з аксоном великого діаметру та великою сомою, і м'язових волокон типа ПВ (швидкі стомлювані) (класифікація за Burke) [82; 130]; дезактивація ж проходить в зворотній послідовності – остання рекрутована МО «вимикається» першою [61]. Відомо, що в моторних одиницях, що складаються зі швидких м'язових волокон, нараховується більше волокон, ніж у МО з повільними м'язовими волокнами, тому вони продукують більше сили [208].

Скорочення скелетного м'яза вибірково залучає повільні або швидкі МО в залежності від потреб м'язової діяльності. Вважається, що при забезпеченні тривалої, але не дуже інтенсивної роботи окремі МО скорочуються поперемінно, підтримуючи загальне напруження м'яза на заданому рівні (наприклад, протягом бігу на ковзанах на довгі дистанції). В такому випадку стомлення розвивається повільно, тому що МО працюють по черзі та встигають відновитися у проміжках між активацією [44; 54; 176]. Вважається, що за допомогою зміни частоти імпульсації МО та їх кількості досягається можливість плавної регуляції м'язової сили в фізіологічному діапазоні [59]; асинхронність розрядів МО забезпечує плавний характер скорочення м'язів в умовах, коли м'язові волокна внаслідок низької частоти імпульсації мотонейронів не дають гладкого тетанусу [48]. Однак для потужного короткотривалого зусилля, наприклад, при підйомі штанги, потрібна синхронізація активності окремих моторних одиниць з одночасним збудженням практично всіх МО у м'язі [54].

Під впливом тривалого фізичного тренування відбувається збільшення м'язової сили, що може бути результатом гіпертрофії групи м'язів, що тренується. Інтенсивні силові тренування можуть значно збільшити площу поперечного перерізу м'язових волокон. Нервові механізми, активність яких визначає силу скорочення м'яза, при тривалих фізичних тренуваннях забезпечують рекрутування більшого числа рухових одиниць, що діють синхронно, а також деяке зниження інтенсивностей аутогенного і супрасегментарного гальмування; останній феномен зумовлює розгальмування мотонейронів активних м'язів [208].

Вважається, що стомлення в умовах спортивної діяльності має свої особливості. Розрізняють два періоди в складному процесі розвитку стомлення при напруженій м'язовій діяльності: компенсованого (прихованого) стомлення і декомпенсованого (явного). У першому випадку загальна працездатність не знижується за рахунок включення компенсаторних механізмів, а в другому - тимчасово знижується внаслідок вичерпання компенсаторних можливостей в діяльності регуляторних і виконавчих систем організму спортсмена [43]. Отже, в процесі напруженої м'язової діяльності в спорті стомлення може бути до певної міри здолане внаслідок активізації нервових і гуморальних механізмів, що забезпечують доставку кисню і поживних речовин до працюючих тканин, за рахунок вольових зусиль, психологічної і соціальної мотивації спортсмена [44].

1.4. Н-рефлекс як інструмент дослідження функційного стану сегментарного нейронного апарата спинного мозку та супрасегментарних структур нервової системи

Як відомо, Н-рефлекс, отримавший назву за першою літерою прізвища Paul Hoffmann, що описав його вперше у 1910 р. [132; 133], є моносинаптичною рефлекторною відповіддю, що відводиться від м'яза в умовах електричної стимуляції її низькопорогових аферентів, які йдуть у складі м'язового або змішаного нерва. Цей рефлекс обумовлений активацією аферентних волокон Ia ($A\alpha$), які починаються від м'язових веретен цього м'яза і закінчуються

безпосередньо на її мотонейронах [4; 46; 161; 162]. Можливість отримання Н-відповіді у відносно чистому вигляді зумовлена тим, що волокна Ia є найбільш товстими та, відповідно, низькопороговими з тих, що проходять у складі нерва. Н-рефлекс був впроваджений у дослідження моторного контролю у 1955 р. [173]; дослідження його динаміки під впливом різних факторів дозволяє визначити індивідуальну організацію гальмівних та збуджуючих процесів внутрішньосегментарних систем та характер низхідних впливів з вищих відділів центральної нервової системи на мотонейронний пул [32; 145; 181; 194]. Burke вважає, що, хоча Ia аференти мають потужний моносинаптичний збуджуючий зв'язок із мотонейронами гомонімного пулу, існують також слабкіші моносинаптичні проєкції до гетеронімних пулів (мотонейронів нервів до м'язів-синергістів) та, можливо, олігосинаптичні проєкції як до гомонімних мотонейронів, так і до мотонейронів нервів до м'язів-синергістів [84; 182]. На думку автора, неможливо стимулювати Ia аференти ізольовано від Ib (A β) аферентів, що йдуть від сухожильних органів Гольджі та мають подібний Ia аферентам розмір; отже, тоді як збудження, що супроводжує Н-рефлекс, є переважно моносинаптичним, сукупний мережевий ефект на мотонейрони *m. soleus* та розряд Н-рефлексу є сумою протилежних впливів від Ia та Ib аферентів [84].

У літературі повідомлялося про пригнічення моносинаптичного рефлексу камбалоподібного м'яза після стомлюючої активації м'яза у тварин [152], про зменшення амплітуди Н-рефлексу, що відводиться від камбалоподібного м'яза людини, впродовж стомлення, що виникало внаслідок переривчастого довільного м'язового скорочення триголового м'яза литки невеликої інтенсивності [205], а також про зниження амплітуди Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини у динаміці розвитку стомлення триголового м'яза литки (*m. triceps surae*), яке викликали переривчастою стимуляцією рухових нервових волокон в умовах ішемізації м'язу [69; 124]. Garland et al. вважають, що питання внеску аферентних нервових волокон різного розміру в пригнічення Н-рефлексу протягом стомлення залишається не вирішеним

повністю [125]. Так, Bigland-Ritchie висловлював думку, що імпульсація від аферентів груп III та IV, що реагують на хімічні та механічні стимули у перебігу стомлення, викликає зниження активності мотонейронів [77]; Mascfield et al. зазначали, що в умовах стомлення знижується імпульсація від аферентів груп Ia та II, що призводить до дисфасілітації мотонейронів, тобто зменшення їх збудження внаслідок зниження зворотного зв'язку від м'язових веретен, керованих фузімоторною системою [160].

Зміни величини Н-рефлексу, що виникають безпосередньо під час розвитку м'язового стомлення, важко інтерпретувати однозначно. Очевидно, що в цей період м'яз піддається дії безлічі різних рефлекторних і нерелекторних впливів, вклад яких в зміни амплітуди Н-рефлексу досить важко диференціювати. До того ж, потрібно відмітити, що, на думку деяких авторів, в умовах довільного скорочення м'яза не виключена можливість того, що величина Н-рефлексу змінюється під впливом зрушень збудливості відповідного мотонейронного пулу [21]. Тому представляє інтерес вивчення динаміки величини Н-рефлексу не в періоді розвитку стомлюючого зусилля, а після його закінчення, коли припиняється дія ряду чинників, пов'язаних безпосередньо із стомлюючим скороченням м'яза. Подібне дослідження було проведене при вивченні впливу м'язового стомлення на Н-рефлекс, що відводиться від м'язів верхньої кінцівки. Авторами було показано, що амплітуда Н-рефлексу *m. abductor pollicis brevis* людини знижувалася в умовах стомлення, обумовленого тривалим довільним м'язовим скороченням з силою 25 %, 50 % та 100 % максимального зусилля, і відновлювалася практично до початкового рівня через 5 хв після закінчення стомлюючої активації [103; 104]. Проте при цьому не було отримано детальної характеристики часового перебігу змін Н-рефлексу у відновлювальному періоді, оскільки реєстрацію такого рефлексу проводили лише безпосередньо після закінчення стомлюючого скорочення, а також через 5 хв після стомлення. Не було також проведено дослідження змін Н-рефлексу у більш віддалений період після закінчення кондиціюючого стомлюючого зусилля.

Феномен гомосинаптичної постактиваційної депресії (ГПАД) моносинаптичного рефлексу вперше досліджували методом парних стимулів у тварин, поступово збільшуючи інтервал між парними стимулами [106]. У подальшому була продемонстрована наявність довготривалої постактиваційної депресії Н-рефлексу людини [163]. Відновлення моносинаптичного рефлексу від мінімальної до вихідної величини при збільшенні міжстимульного інтервалу в гострих експериментах на тваринах має плавний характер [106], на відміну від Н-рефлексу людини, динаміка ГПАД якого характеризується кількома стадіями: рання депресія – більш глибока, коротка, та пізня – менш глибока, але більш тривала [56, 163]. Дослідження парної стимуляції камбалоподібного м'яза показали, що міжстимульний інтервал має значний ефект на амплітуду другого Н-рефлексу, нормовану відносно першого; другий Н-рефлекс пригнічувався майже повністю при інтервалі в кілька мілісекунд, а в подальшому поступово відновлювався, досягаючи контрольної амплітуди через 10-12 секунд [93; 163]. Механізмом такої довготривалої гомосинаптичної постактиваційної депресії Н-рефлексу прийнято вважати зниження ймовірності вивільнення медіатора синаптичної передачі з Іа аферентних нервових волокон, пов'язане з їх попередньою активацією [137]. Метод парної стимуляції використовується сьогодні в клінічній практиці для оцінки симетричності показників з різних боків тіла, наприклад, у пацієнтів з геміплегією [71].

Результати досліджень моносинаптичного рефлексу (МСР) камбалоподібного м'язу на тваринах показали його пригнічення після стомлюючої активації м'язу. При цьому змінювалась інтенсивність пресинаптичного гальмування МСР, яке викликалося попередньою кондиціюючою стимуляцією нерва до м'яза-антагоніста [152]. Але навряд чи правомірно проводити прямі аналогії між м'язовим стомленням у людини та результатами, отриманими в експериментах на спрощеному препараті спинного мозку у тварин. Повідомлялося також про пресинаптичне гальмування Н-рефлексу камбалоподібного м'язу у людини в стані спокою, викликане попередньою стимуляцією загального малогомілкового нерва (*n.peroneus*

communis), з максимальним пригніченням Н-рефлексу у фазі D1, при використанні міжстимульного інтервалу 15-20 мс (рис.1.3) [53; 112; 145; 214]. Показані також впливи на амплітуду Н-рефлексу таких факторів, як зміни зорової аферентації, рухи верхньої кінцівки та вібраційна стимуляція рецепторів м'язів нижньої кінцівки [7; 14].

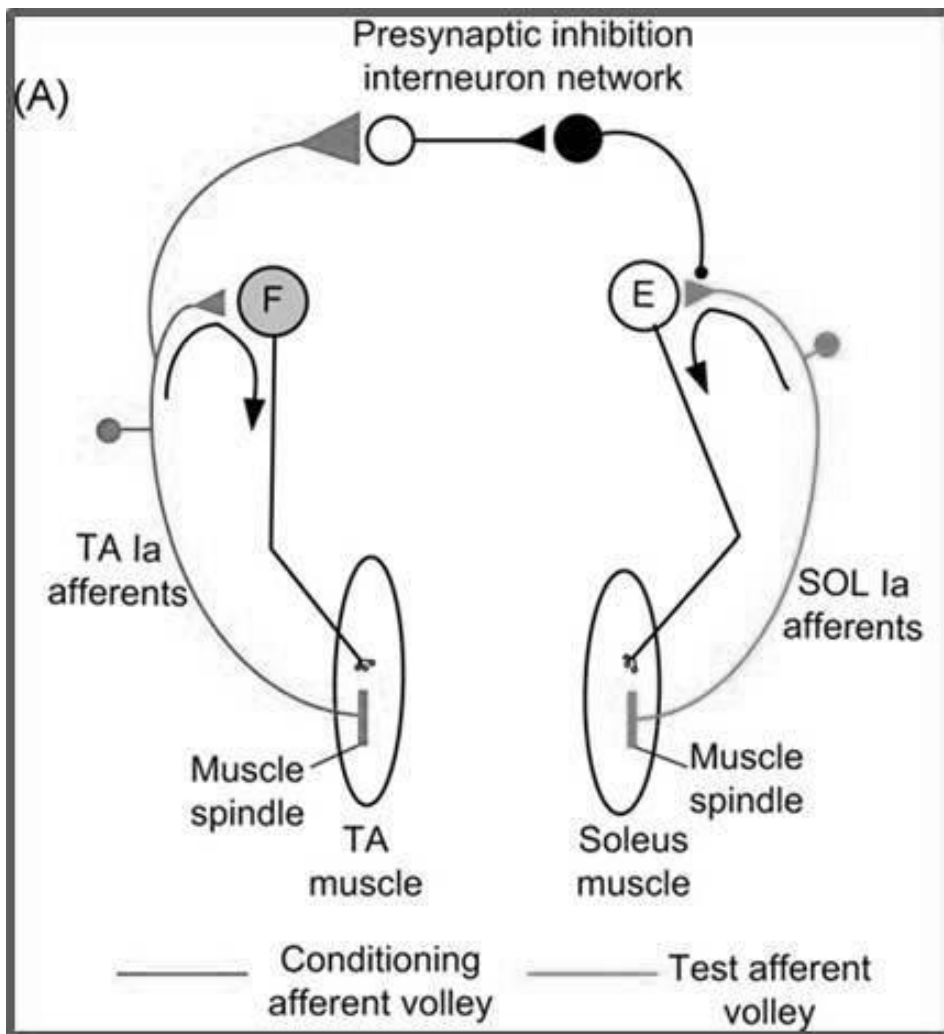


Рис. 1.3. Пресинаптичне гальмування Н-рефлексу камбалоподібного м'яза, викликане стимуляцією загального малогомілкового нерва (*n.peroneus communis*). За Knikou M., 2008.

Багато дослідників використовують Н-рефлекс як інструмент для оцінки неврологічного статусу людини, а також у клінічній практиці [84; 145; 157; 166;

174]. У літературі повідомлялося про зміни параметрів Н- та М-відповідей камбалоподібного м'яза у осіб, що мають компресію спинномозкових нервів [1; 150]. Тим часом, дослідження динаміки спінальних рефлексів в умовах фізичного навантаження та стомлення може допомогти розкрити механізми регуляції м'язової діяльності, визначити дію факторів, що можуть зумовлювати зниження частоти імпульсації або зменшення збудливості мотонейронів. Дослідниками показані відмінності параметрів Н-рефлексу литкового м'яза у спортсменів, що спеціалізуються у різних видах спорту: бігу, лижних перегонах, стрибках у воду [50; 89]. Була виявлена різниця показників Н-рефлексометрії камбалоподібного м'яза у легкоатлетів різної спеціалізації (спринтерів та стайерів) [60; 172]. Показано відмінності значень порогів та максимальних амплітуд рефлекторних рухових відповідей тестованих м'язів у спортсменів на різних етапах підготовки – тобто на етапі довгострокової адаптації до фізичного навантаження параметри функційного стану нервово-м'язового апарата відповідають вимогам, які є необхідними для реалізації тренувальних навантажень у даному виді спорту [42]. В наших роботах також було виявлено особливості параметрів Н-рефлексометрії у спортсменів, що займаються видами спорту різної спрямованості – циклічної та складнокоординаційної [30]. З літературних джерел відомо, що електроміографічні (ЕМГ) показники (в тому числі і значення амплітуд Н-рефлексу), збільшуючись протягом перших років життя людини, досягають максимальних величин у 12 років і в подальшому залишаються на постійному рівні до 60 років [4; 32]. Проте статеві відмінності параметрів Н-рефлексометрії, а також відмінності у різних вікових групах людей віком 12-60 років є недостатньо дослідженими. Не було також проведено дослідження змін показників Н-рефлексометрії в умовах реорганізації нервово-м'язової системи людини під впливом адаптації до фізичного навантаження окремо у чоловіків та жінок. Тим часом, зміни функційного стану нервово-м'язового апарата у спортсменів можуть слугувати моделлю для дослідження механізмів пластичності нервової та м'язової систем організму людини.

Висновки до розділу 1

Таким чином, за результатами аналізу літературних джерел по темі дисертаційної роботи було з'ясовано, що центральні та периферичні зміни у нервовій та м'язовій системах, що відбуваються під дією стомлюючого фізичного навантаження, призводять до неможливості підтримувати рівні м'язового скорочення, необхідні для реалізації тих або інших моторних феноменів. Ефективним підходом у дослідженнях м'язового стомлення є вивчення динаміки модуляції спінальних рефлексів в умовах розвитку стомлення за допомогою однієї з розповсюджених електроміографічних методик – реєстрації Н-рефлексу (моносинаптичної рефлекторної відповіді, обумовленої активацією аферентних волокон групи Ia, які починаються від м'язових веретен і закінчуються безпосередньо на сегментарних мотонейронах). Варто зазначити, що широко дослідженими є впливи різних патологічних станів нервової системи організму людини на параметри Н-рефлексу та М-хвилі камбалоподібного м'яза, разом з тим недостатньо вивченими залишаються зміни амплітуди Н-рефлексу камбалоподібного м'яза здорових людей у перебігу стомлення триголового м'яза гомілки, у тому числі за умов кондиціювання даного рефлексу при різних комбінаціях подразнень аферентних входів. Уявляється також доцільним встановити відмінності параметрів Н-рефлексу та М-хвилі в групах осіб різного віку та статі, а також різного рівня адаптації до фізичного навантаження.

РОЗДІЛ 2

ОРГАНІЗАЦІЯ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Загальні умови та організація проведення досліджень

Дослідження було проведено з участю 85 здорових випробуваних обох статей, віком від 16 до 34 років, без неврологічних захворювань в анамнезі і ознак неврологічної патології на момент обстеження. Тестування виконували відповідно до міжнародних етичних норм, прийнятих при проведенні біологічних досліджень на людині. Всі учасники були ознайомлені з процедурою тестів і надали інформовану згоду.

У першій-третій серіях досліджень випробувані особи виконували зусилля, що викликало стомлення триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*), у положенні сидячи у кріслі з високою спинкою та підлокітниками, поставивши праву ступню у нейтральному положенні на жорстко закріплену педаль. Використовували загальноприйнятну методику відведення Н-рефлексу камбалоподібного м'яза нижньої кінцівки (*m. soleus*) [4; 32; 46]. Вважається, що для тривалого відведення Н-рефлексу, наприклад, при дослідженні впливів різних факторів на його амплітуду, положення сидячи, у напівнахилі назад, з підтримкою голови та рук є найбільш зручним та прийнятним для запобігання змін у положенні голови та скорочень м'язів шиї та плечей, які могли би призвести до збільшення варіабельності Н-рефлексу. При цьому коліно випробуваного зігнуто під кутом 120 град, стопа розташована на платформі. В таких умовах литковий м'яз (*m. gastrocnemius*) знаходиться у розслабленому стані та не зазнає розтягнення, як в умовах повністю розігнутого коліна, що зменшує пригнічуючий вплив, який може здійснюватися з його аферентів на дугу рефлексу *m. soleus* [83; 136].

У першій серії досліджень брав участь 21 обстежуваний обох статей віком від 18 до 34 років (11 фізично нетренованих, середній вік $27,4 \pm 1,9$ років та 10 фізично тренованих осіб, кандидатів в майстри спорту з легкої атлетики, середній вік $21,7 \pm 0,7$ років). У другій серії досліджень брали участь 20

обстежуваних обох статей віком від 18 до 34 років (10 фізично нетренованих, середній вік $25,3 \pm 1,6$ років та 10 фізично тренуваних осіб, кваліфікованих спортсменів, кандидатів в майстри спорту з легкої атлетики, середній вік $20,5 \pm 0,5$ років). У третій серії досліджень брали участь 10 фізично нетренованих обстежуваних обох статей віком від 18 до 34 років, середній вік $26,7 \pm 1,8$ років.

У четвертій серії досліджень випробуваний перебував у стані спокою, у положенні лежачи на животі, ступні вільно звисали з кушетки. В цій серії брали участь 44 випробуваних обох статей (22 чоловіка та 22 жінки), у віці від 16 до 30 років (середній вік $20,5 \pm 0,6$ років). Обстежувані мали високий рівень тренуваності до фізичного навантаження (кваліфіковані спортсмени-біатлоністи, кандидати в майстри спорту, майстри спорту, майстри спорту міжнародного класу). Згідно з статево-віковими принципами поділу з 44 осіб були сформовані чотири групи – юніори та дорослі жінки та чоловіки; кожна з груп складалася з 11 осіб. До груп юніорів були віднесені спортсмени віком 16–19 років, а до дорослих – жінки 20–28 років та чоловіки 20–30 років.

2.2. Методика довільного скорочення триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*) людини, що призводить до м'язового стомлення

Випробуваний перебував у положенні сидячи, поставивши праву ступню на жорстко закріплену педаль. Вона з'єднувалася з тензометричним датчиком, який реєстрував зусилля, що розвивалося при спробі підошовного згинання ступні. Сигнали від датчика виводили на екран монітора для візуального контролю інтенсивності м'язового зусилля. Таким чином, скорочення досліджуваного камбалоподібного м'яза, а також і всього триголового м'яза гомілки проходило в умовах, близьких до ізометричних. Спочатку виявляли величину максимального зусилля, яке випробуваний міг розвивати при спробі довільного підошовного згинання ступні (МДС). Стомлення триголового м'яза гомілки обумовлювалося підтримкою довільного статичного скорочення з силою, рівною 75% від максимальної, впродовж 6-9 хв до появи у

обстежуваного об'єктивних ознак втоми (нездатність підтримувати необхідний стабільний рівень зусилля, тремор досліджуваного м'яза).

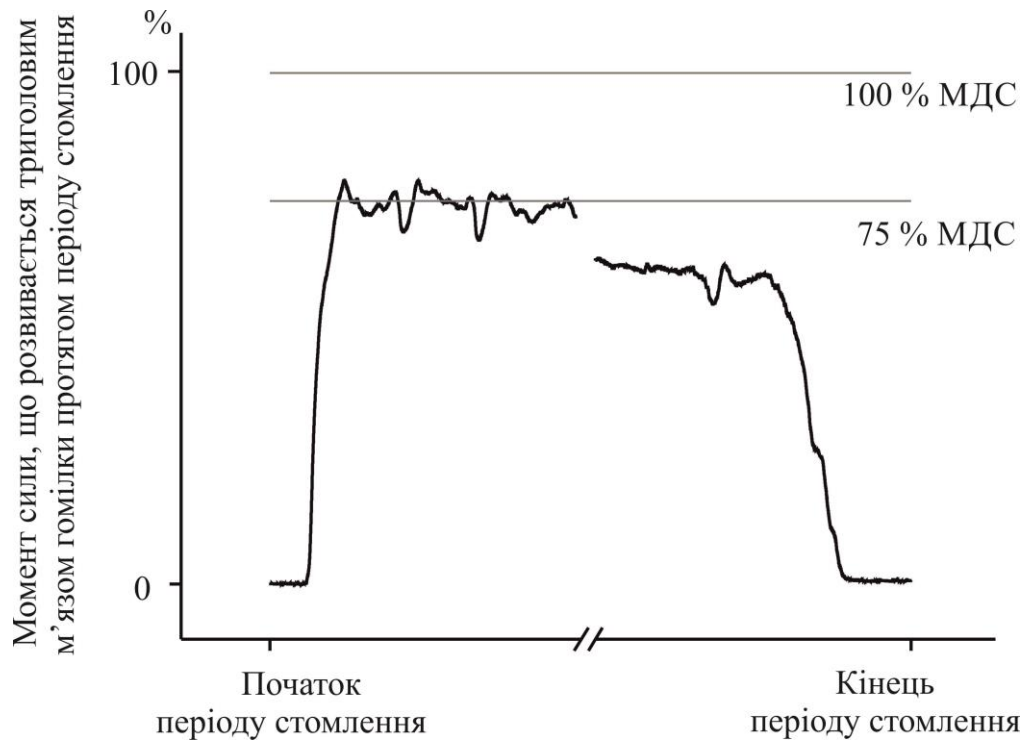


Рис. 2.1. Інтенсивність м'язового зусилля впродовж періоду стомлення.

По вертикалі – момент сили, що розвивається триголовим м'язом гомілки при підшовному згинанні, % максимальної сили (при виконанні максимального довільного м'язового скорочення, МДС).

2.3. Методика реєстрації Н-рефлексу камбалоподібного м'яза нижньої кінцівки (*m. soleus*) людини

Н-рефлекс викликали черезшкірною стимуляцією великогомілкового нерва у підколінній ямці (поодиноким прямокутним імпульсом тривалістю 1 мс) (рис. 2.2). Імпульс з такими параметрами, селективний для активації саме аферентних аксонів, рекомендований для дослідження з відведенням Н-рефлексу [136; 174; 182]. Для електроміографічної реєстрації Н-рефлексу та М-хвилі (прямої відповіді м'яза на подразнення моторних волокон нерва) від камбалоподібного м'яза використовували пару стандартних поверхневих

електродів площею по 0,8 см², відстань між центрами яких була 20 мм. Вважається, що для фізіологічних досліджень впливу різних факторів на Н-рефлекс контрольний рефлекс необхідно викликати з інтенсивністю стимуляції, близькою до такої, що викликає максимальну Н-відповідь, однак за умови, щоб Н-рефлекс опинився на висхідній частині кривої рекрутування, де він характеризується відносно більшою стабільністю; М-відповідь при цьому відсутня або ж її величина дорівнює близько 4-8% максимального значення (рис. 2.3, 2.4) [79; 145]. Крім того, на думку Stone et al., зміни Н-рефлексу, що знаходиться у такому діапазоні, під впливом різних експериментальних факторів не залежать від величини показника у контрольному стані [94].

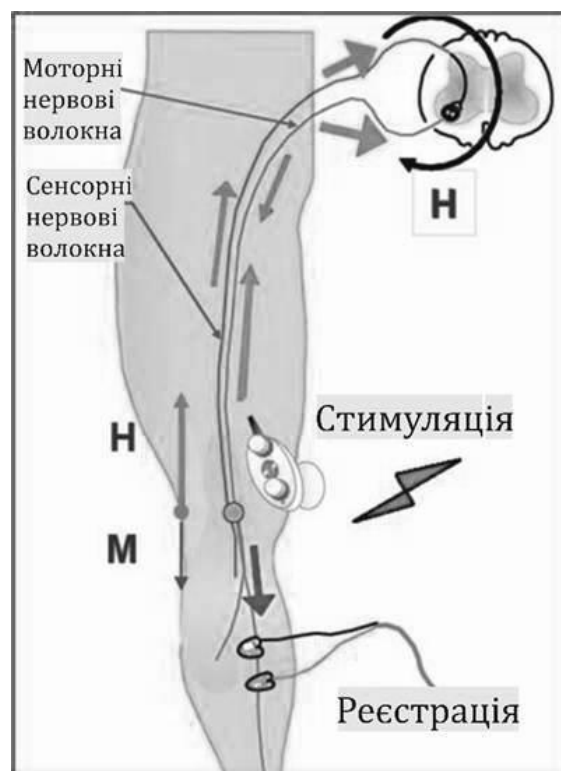


Рис. 2.2. Методика стимуляції великогомілкового нерва та реєстрації Н-рефлексу та М-хвилі камбалоподібного м'яза.

Відомо, що в нормі Н-рефлекс у дорослих людей в стані спокою, без м'язового скорочення, викликається тільки в м'язах гомілки – литковому та камбалоподібному. У дітей раннього віку Н-рефлекс можна визначити також у

м'язах стопи та кисті при стимуляції серединного, ліктьового, малогомілкового та великогомілкового нервів. Це можливо завдяки незакінченій диференціації надсегментарного контролю за сегментарною рефлекторною діяльністю у новонародженої дитини [4]. Як вказувалось вище, у нашому дослідженні брали участь здорові люди, без ознак неврологічної патології. Слід зазначити, що метод Н-рефлексометрії камбалоподібного м'яза широко використовується у клінічній практиці для оцінки стану сегментарного апарата попереково-крижового відділу пацієнтів з діагнозами «біль у нижній частині спини» (low back pain), «корінцевий синдром». Тому, незважаючи на доволі широкий діапазон референтних значень порогів та амплітуд Н-рефлексу та М-хвилі камбалоподібного м'яза, загальновідомими є якісні та кількісні діагностичні ознаки норми та патологічних змін цих електроміографічних показників: Н-рефлекс та М-хвиля у нормі мають дво-трьох фазну, а не поліфазну форму; поріг Н-рефлексу у нормі не повинен бути більше 12 мА, а поріг М-хвилі – не більше 20 мА; нормальна максимальна амплітуда Н-рефлексу, а також М-хвилі має бути не менше 3 мВ; співвідношення порогів Н-рефлексу та М-хвилі повинно бути менше одиниці, а співвідношення максимальних амплітуд Н-рефлексу та М-хвилі знаходиться у межах 40-100 % [1; 4; 32; 83; 150]. Для того, щоб впевнитися у відсутності патологічних змін, а надалі, якщо показники знаходяться в межах референтних значень, для визначення Н-рефлексу, що має амплітуду близько 75% від максимальної (у першій-третій серіях досліджень), а також порогових значень та максимальних амплітуд Н- та М-відповідей (у четвертій серії досліджень), реєстрували Н-рефлекс та М-хвилю при різній силі стимуляції (рис. 2.3), а також будували графік залежності амплітуд Н-рефлексу та М-хвилі від сили стимулюючого струму (криві рекрутування Н-рефлексу та М-хвилі) (рис. 2.4). У дослідженні, представленому на графіку 2.3, сила стимуляції змінювалася від 5,0 мА до 23,5 мА. Порогове значення Н-відповіді дорівнювало 5,4 мА, а порогове значення М-відповіді – 10,1 мА. Максимальна амплітуда Н-відповіді складала 8,8 мВ, а максимальна амплітуда М-відповіді – 16,6 мВ. Отже, співвідношення порогів Н-та М-відповідей становить 0,53, а

співвідношення максимальних амплітуд Н-та М-відповідей складає 53,0 %, тобто всі параметри Н-рефлексу та М-хвилі у даної досліджуваної особи знаходяться в межах референтних значень.

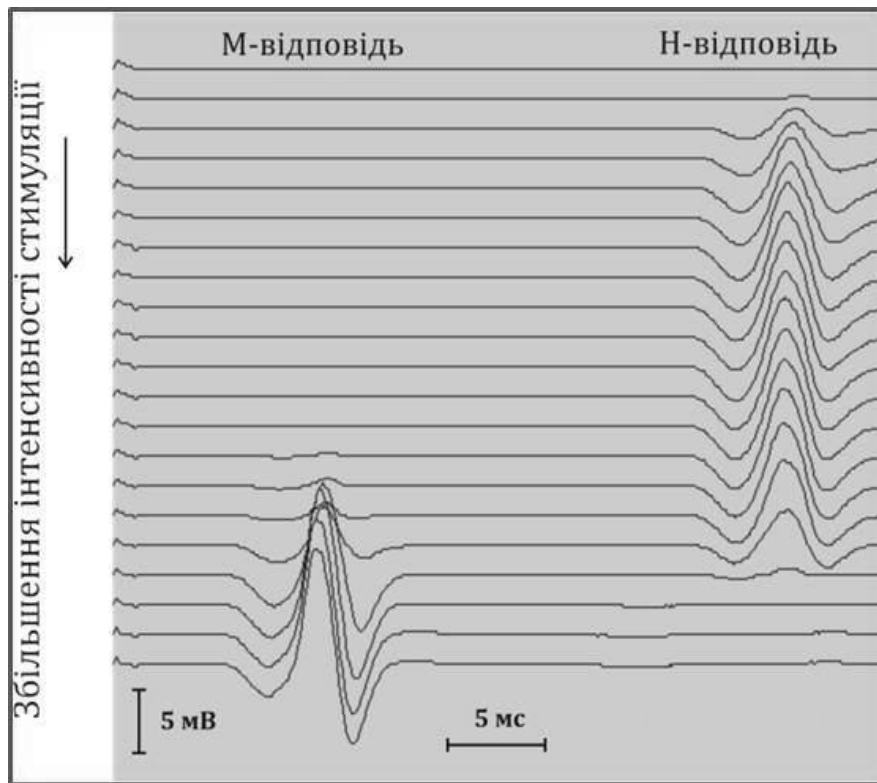


Рис. 2.3. Репрезентативні реєстрації Н-рефлексу та М-хвилі камбалоподібного м'яза.

Отже, в наших дослідженнях ми підбирали силу стимуляції таким чином, щоб отримати Н-рефлекс з амплітудою близько 75% від максимальної. При цьому М-відповідь була відсутня або становила не більше 10% її максимальної величини. Реєстрацію Н-рефлексу проводили у вихідному стані, до розвитку зусилля, що стомлює м'яз, безпосередньо після періоду цього зусилля (0 с), через 45 с, 90 с, 135 с, а також через 5, 10, 20 і 30 хв після його закінчення. Аналізували показники амплітуди Н-рефлексу. Для певного стану отримували Н-відповіді на 10-12 стимулів (в періоді до 135 с включно - відповіді на 3 стимули), що пред'являли з інтервалом 15 с. Таким чином, результати

безпосередньо після періоду цього зусилля (0 с) відповідають результатам часового діапазону 0-30 с; результати через 45 с – часового діапазону 45-75 с; результати через 90 с – часового діапазону 90-120 с; результати через 135 с – часового діапазону 135-165 с; результати через 5 хв – результатам часового діапазону 5-7,5 хв; результати через 10 хв – результатам часового діапазону 10-12,5 хв; результати через 20 хв – результатам часового діапазону 20-22,5 хв; результати через 30 хв – результатам часового діапазону 30-32,5 хв після періоду стомлення. Амплітуди Н-відповідей нормували для кожного тестованого, розраховуючи у відсотках відносно індивідуальних показників у стані спокою.

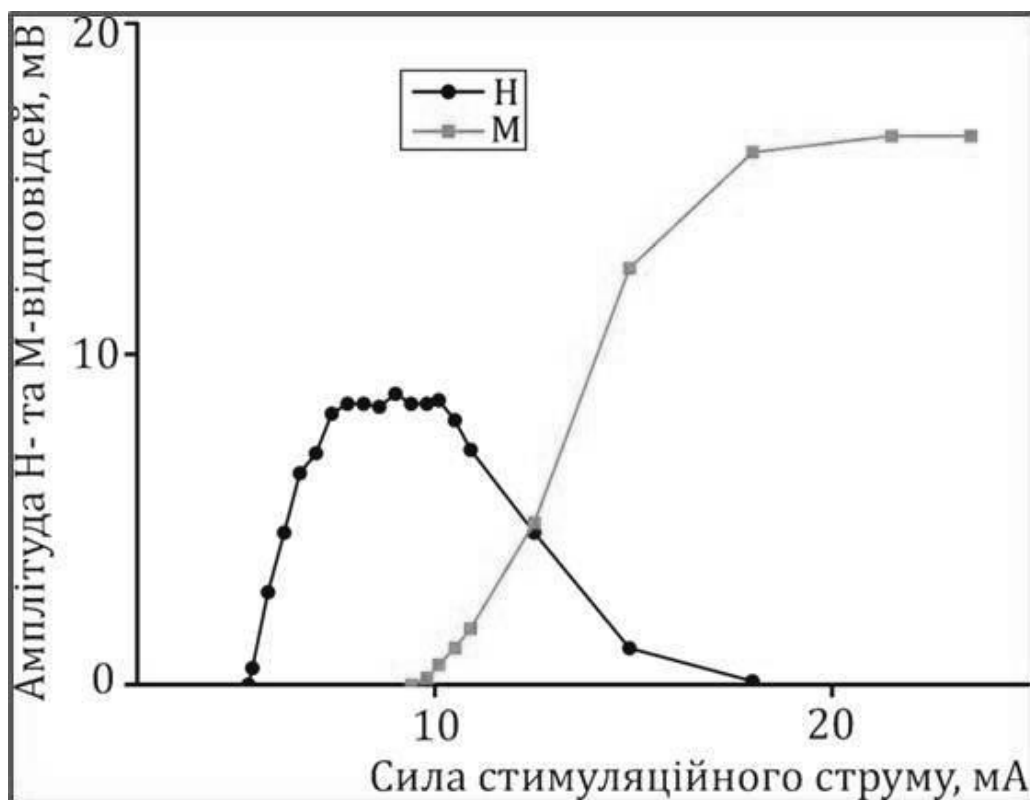


Рис. 2.4. Крива рекрутування Н-рефлексу та М-хвилі камбалоподібного м'яза.

При поступовому збільшенні інтенсивності подразнення нерва спостерігається різна динаміка амплітуд Н-рефлексу та М-хвилі (прямі

відповіді м'яза на подразнення моторних волокон нерва). Так, мінімальний Н-рефлекс з'являється при силі стимуляції, підпороговій для М-хвилі. При зростанні амплітуди Н-рефлексу зі збільшенням сили стимуляції нерва з'являється мінімальна М-відповідь. Надалі при підсиленні подразнення амплітуда Н-рефлексу досягає максимуму і починає зменшуватися, а амплітуда М-відповіді збільшується до максимальної величини. При силі подразнення, супрамаксимальній для М-відповіді, амплітуда М-відповіді залишається на максимальному рівні, а Н-рефлекс, як правило, вже не визначається [4]. Така динаміка виникнення рефлексорної та прямої відповідей м'яза (Н-рефлексу та М-хвилі, відповідно) обумовлена, насамперед, різним порогом збудження аферентних та еферентних волокон стовбура великогомілкового нерва при його стимуляції електричним струмом. Найпершими збуджуються найбільш низькопорогові волокна – аференти Ia, які мають максимальний діаметр. При збільшенні сили стимулів збуджується все більше аферентних волокон, і, відповідно, більше сегментарних мотонейронів, що збуджуються аферентною імпульсацією, що супроводжується підвищенням амплітуди Н-рефлексу. При досягненні певного (порогового) значення стимуляції для моторних волокон, починають збуджуватися найбільш низькопорогові моторні волокна у нервовому стовбурі, що викликають пряму м'язову відповідь (М-відповідь). При подальшому збільшенні сили стимулюючого імпульсу спостерігається блокування Н-рефлексу до його повного зникнення, що обумовлено колізією імпульсів, які йдуть по моторних волокнах у двох напрямках – ортодромно (до м'яза) та антидромно (до спинного мозку) [4].

На початку і в кінці експерименту, щоб уникнути помилок, пов'язаних з можливим зміщенням стимулюючого і реєструючого електродів або зміною їх опору, проводили еталонну реєстрацію М-відповіді камбалоподібного м'яза при супрамаксимальній стимуляції великогомілкового нерва. Впродовж усього періоду розвитку стомлюючого зусилля реєстрували також момент сили, з якою обстежуваний натискав на педаль, і відводили поточну електроміограму від камбалоподібного м'яза. ЕМГ-сигнали підсилювали (ширина полоси

пропускання підсилювача 10 Гц – 2 кГц) и оцифровували з використанням плати аналогово-цифрового перетворення PCI 6071E (“National Instruments”, США) з 16-бітною розподільною здатністю при частоті дискретизації $5 \cdot 10^3 \text{ c}^{-1}$. В дослідженнях використовували пакети програм “Labview 6” та “Origin 8.5”.

2.4. Методика реєстрації Н-рефлексу камбалоподібного м'яза в умовах парної стимуляції нерва до м'язів-агоністів (великогомілкового нерва, *n. tibialis*)

Проводили стимуляцію великогомілкового нерва парними електричними стимулами тривалістю 1 мс з міжстимульним інтервалом 500 мс для отримання тест- та кондиційованого Н-рефлексів (відповіді на перший та другий стимул із пари, відповідно). За літературними даними, динаміка ГПАД Н-рефлексу людини характеризується кількома стадіями: рання депресія (міжстимульний інтервал 0-100 мс) – більш глибока, коротка, та пізня (міжстимульний інтервал 400-4000 мс, з максимумом близько 500-600 мс) – менш глибока, але більш тривала; тобто інтервал 500 мс, який ми використовували, відповідає стадії пізньої депресії [56, 163]. Реєстрацію Н-рефлексу проводили в вихідному стані (до розвитку зусилля, що стомлює м'яз), безпосередньо після періоду цього зусилля (0 с), через 45 с, 90 с, 135 с, а також через 5 хв та 10 хв після його закінчення. Аналізували показники амплітуд тестового і кондиційованого Н-рефлексів. Для певного стану отримували Н-відповіді на 10-12 стимулів (в періоді до 135 с включно – відповіді на 3 стимули), що пред'являли з інтервалом 15 с. Таким чином, результати безпосередньо після періоду цього зусилля (0 с) відповідають результатам часового діапазону 0-30 с; результати через 45 с – часового діапазону 45-75 с; результати через 90 с – часового діапазону 90-120 с; результати через 135 с – часового діапазону 135-165 с; результати через 5 хв – результатам часового діапазону 5-7,5 хв; результати через 10 хв – результатам часового діапазону 10-12,5 хв. Амплітуди Н-відповідей нормували для кожного тестованого, розраховуючи у відсотках відносно індивідуальних показників у стані спокою.

2.5. Методика реєстрації Н-рефлексу камбалоподібного м'яза в умовах кондиціюючої стимуляції нерва до м'язів-антагоністів (загального малогомілкового нерва, *n. peroneus communis*)

Проводили стимуляцію великогомілкового нерва поодинокими електричними стимулами тривалістю 1 мс для отримання тестового Н-рефлексу, а також стимуляцію загального малогомілкового нерва (точка стимуляції малогомілкового нерва у підколінній ямці розташовувалася латерально по відношенню до точки стимуляції великогомілкового нерва) для отримання кондиційованого Н-рефлексу. При проведенні стимуляції малогомілкового нерва, що кондиціювала Н-рефлекс камбалоподібного м'яза, використовували інтенсивність подразнення, що відповідала 1,7 - 1,8 порогової величини збудження рухових волокон малогомілкового нерва (тобто такої, що викликала перше візуально помітне скорочення переднього великогомілкового м'яза (*m. tibialis anterior*)). Чергували подразники: стимуляція великогомілкового нерва (з реєстрацією тест-Н-рефлексу) або стимуляція малогомілкового нерва та наступна стимуляція великогомілкового нерва з міжстимульним інтервалом 15 мс (з реєстрацією кондиційованого Н-рефлексу). Реєстрацію Н-рефлексів (як тест-рефлексу, так і кондиційованого) проводили в вихідному стані (до розвитку стомлюючого зусилля), безпосередньо після періоду цього зусилля (0 с), через 90 с, а також через 5, 10, 20 і 30 хв після його закінчення. Аналізували показники амплітуд тестового і кондиційованого Н-рефлексів. Для певного стану отримували Н-відповіді на 10-12 стимулів (в періоді до 90 с включно - відповіді на 3 стимули), що пред'являли з інтервалом 15 с. Таким чином, результати безпосередньо після періоду цього зусилля (0 с) відповідають результатам часового діапазону 0-75 с; результати через 90 с – часового діапазону 90-165 с після періоду стомлення; результати через 5 хв – результатам часового діапазону 5-10 хв; результати через 10 хв – результатам часового діапазону 10-15 хв; результати через 20 хв – результатам часового діапазону 20-25 хв; результати через 30 хв – результатам часового діапазону 30-35 хв після періоду стомлення. Амплітуди Н-відповідей нормували для кожного

тестованого, розраховуючи у відсотках відносно індивідуальних показників у стані спокою.

2.6. Методика реєстрації Н-рефлексу та М-хвилі камбалоподібного м'яза з оцінкою показників Н- та М-відповідей в стані спокою

Під час дослідження випробуваний перебував у стані спокою, у положенні лежачи на животі, ступні вільно звисали з кушетки. Н-рефлекс викликали біполярною черезшкірною стимуляцією великогомілкового нерва у підколінній ямці (поодиноким імпульсом тривалістю 1 мс). Реєстрацію ЕМГ-сигналів та стимуляцію великогомілкового нерва проводили за допомогою нейродіагностичного комплексу Nicolet Biomedical Viking Select (Viasys Healthcare, США-Німеччина). Аналізували наступні електроміографічні параметри: порогові значення сили стимулюючого струму, необхідні для виникнення мінімальних Н- та М-відповідей (ПН і ПМ) та значення амплітуд максимальних Н- та М-відповідей (АН і АМ). Для отримання індивідуальних значень амплітуд максимальних Н- та М-відповідей усереднювали відповіді на 3-5 стимулів. Отримували показники для правої та лівої кінцівок та усереднювали для кожної групи тестованих.

2.7. Антропометричні вимірювання

У групі, що брала участь у четвертій серії досліджень (44 фізично треновані особи, спортсмени-біатлоністи) проводили також антропометричні вимірювання, отримуючи індивідуальні показники зросту, маси та індексу маси тіла, та усереднювали їх для кожної статево-вікової групи тестованих.

2.8. Статистичний аналіз даних

Статистичну обробку даних здійснювали, використовуючи статистичні пакети Origin 8.5 та SPSS Statistics 17.0.

Для перевірки розподілу на нормальність ми використовували критерій Колмогорова-Смирнова. Якщо розподіл даних відповідав критеріям нормальності, використовували параметричні методи статистики.

При застосуванні параметричних методів статистики використовували описову статистику (середнє значення, похибку середнього, s.e.m.). Для оцінки впливу умов тесту на досліджувані показники (амплітуду Н-відповіді) проводили дво- та трифакторний дисперсійний аналіз з повторними вибірками. Для оцінки залежності досліджуваних величин (порогів та амплітуд Н-та М-відповідей) від статі та віку учасників використовували дво- та трифакторний дисперсійний аналіз. Для дослідження відмінностей груп показників в конкретних умовах тесту проводили їх попарне порівняння (post-hoc аналіз) на основі тесту Bonferroni.

Висновки до розділу 2

Для дослідження особливостей змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза у фізично нетренованих та тренуваних людей в умовах м'язового стомлення, а також проведення порівняльного аналізу параметрів Н-рефлексу та М-хвилі у тренуваних осіб різного віку та статі застосовано наступні методи: електрофізіологічний (реєстрація Н-рефлексу камбалоподібного м'яза в стані спокою та в умовах скорочення триголового м'яза гомілки, яке обумовлює стомлення цього м'яза, кондиціювання даного рефлексу при різних комбінаціях подразнень аферентних входів), антропометричні вимірювання. Дослідження проводили за участю здорових нетренованих осіб та спортсменів (легкоатлетів, кандидатів в майстри спорту; спортсменів-біатлоністів, кандидатів в майстри спорту, майстрів спорту, майстрів спорту міжнародного класу). Проведено статистичну обробку отриманих результатів, використовуючи статистичні пакети Origin 8.5 та SPSS Statistics 17.0.

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Зміни Н-рефлексу камбалоподібного м'яза (*m. soleus*), обумовлені стомленням, викликаним тривалим довільним скороченням триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*), у фізично нетренованих та тренуваних осіб.

Було проведено детальне дослідження впливу стомлення, обумовленого тривалим довільним статичним скороченням *m. triceps surae*, на динаміку Н-рефлексу *m. soleus* людини в групах нетренованих, НТ, та тренуваних, Т, до фізичного навантаження людей, $n=11$ та $n=10$, відповідно [23; 24; 25; 146]. Аналіз отриманих даних показав, що в обох групах обстежуваних осіб середня амплітуда Н-рефлексу знижувалася після періоду розвитку зусилля, що стомлює м'яз, в порівнянні з такою у початковому (контрольному) стані; надалі цей параметр поступово повертався до початкового рівня. На рис. 3.1 представлені нативні записи Н-рефлексу в одного обстежуваного в стані спокою перед проведенням стомлюючого м'язового скорочення, тобто в початковому стані, і безпосередньо після закінчення статичного стомлюючого зусилля [146].

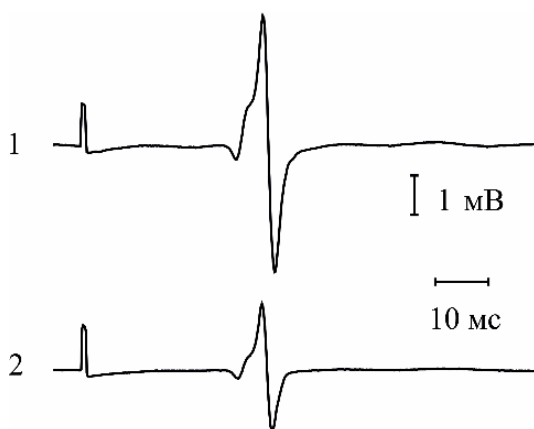


Рис. 3.1. Репрезентативні реєстрації Н-рефлексу в контролі (1) та одразу після припинення стомлюючого зусилля (2).

На рис. 3.2А представлені діаграми змін нормованої величини Н-рефлексу в групах нетренованих і тренуваних людей (за 100% прийнята відповідна початкова амплітуда Н-рефлексу). Представляло особливий інтерес розглянути часовий перебіг відновлення амплітуди Н-рефлексу впродовж перших хвилин після закінчення періоду стомлюючої активації, тим більше що інші автори в подібних дослідженнях залишали цей відрізок часу без уваги, визначаючи показники лише через 5 хв після періоду стомлення [104].

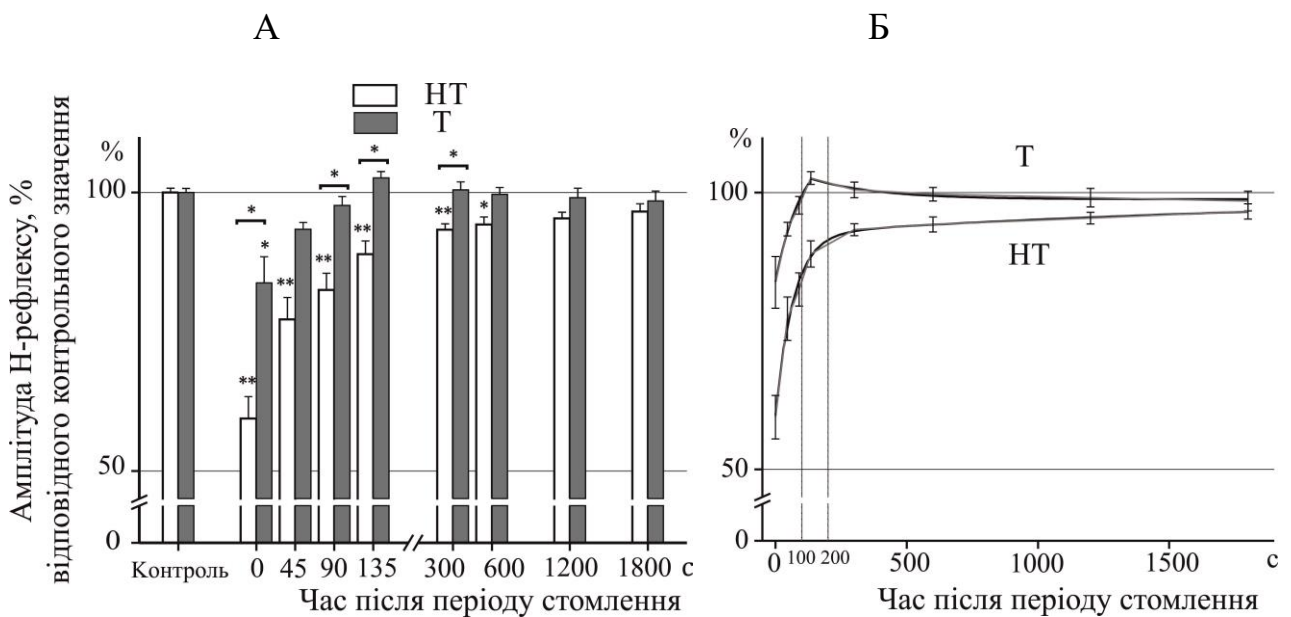


Рис. 3.2. Зміни амплітуди Н-рефлексу *m. soleus* після м'язового стомлення.

А. Діаграма нормованих значень амплітуди Н-рефлексу до та після періоду зусилля, що стомлює м'яз. Статистична значущість різниць: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ у порівнянні зі значеннями у контролі (до стомлення) або при порівнянні поточних значень Н-рефлексу в групах НТ та Т (зірочки з дужкою).

Б. Апроксимація залежності амплітуди Н-рефлексу від часу в межах періоду відновлення. Сірі лінії – вихідні дані, чорні криві – експоненціальна залежність.

У групі нетренованих осіб середня амплітуда Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду кондиціюючого стомлення складала $59,4 \pm 3,9$ % (mean

\pm s.e.m.) початкової. Проте вже через 135 с вона досягала $88,9 \pm 2,4\%$ початкової величини. Упродовж усього цього проміжку часу відмінності величини Н-рефлексу від вихідного рівня залишалися статистично значущими ($p < 0,01$). Через 5 хв після завершення періоду розвитку стомлюючого зусилля величина Н-рефлексу відновлювалася в середньому до $93,3 \pm 1,1 \%$ початкової ($p < 0,01$), і надалі вона продовжувала повільно зростати. Через 30 хв її середнє значення складало $96,6 \pm 1,4\%$; різниця з контрольним значенням не була статистично значущою. У групі тренуваних осіб середня амплітуда Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду кондиціюючого стомлення знижувалася до $83,8 \pm 3,7 \%$ вихідної ($p < 0,01$) і вже через 90 с досягала $97,7 \pm 1,6\%$ контрольної величини. Через 30 хв її середнє значення складало $98,5 \pm 2,4\%$; різниця в порівнянні з контролем не була статистично значущою [25; 146].

Апроксимація залежності амплітуди Н-рефлексу від часу в інтервалі від 0 до 1800 с після закінчення періоду стомлюючого зусилля показала, що у групі НТ таку залежність найкращим чином можна представити двофазною експоненціальною функцією (рис. 3.2Б, табл. 3.1). Так, для групи нетрениваних осіб можна виділити дві фази відновлення амплітуди до початкового рівня. Перша, «швидка» фаза характеризувалася постійною часу $t_1 = 67$ с. Вважається, що через час, що дорівнює $3 \cdot t$, значення функції досягає 95 % від максимального значення для даної експоненціальної залежності, тобто, у нашому випадку, через 201 с амплітуда Н-рефлексу мала дорівнювати майже максимальному значенню для першої фази. Друга, «повільна» фаза у групі нетрениваних осіб мала постійну часу $t_2 = 2325$ с; тобто через час, що дорівнює $3 \cdot t$ (в даному випадку трохи менше двох годин) значення функції досягло би 95 % від максимального значення для даної експоненціальної залежності. З іншого боку, тривалість другої, «повільної» фази, оцінена методом екстраполяції даної експоненціальної залежності, складала трохи більше двох годин [146].

Таблиця 3.1.

Параметри двофазної експоненціальної функції у групі нетренованих осіб

| | | |
|-----------------|---|----------------------------|
| Формула функції | $Y=Y_0+A_1*\exp(-x/t_1)+A_2*\exp(-x/t_2)$ | |
| | Значення параметра | Стандартна похибка, s.e.m. |
| Y_0 | 100,09001 | 0,87965 |
| A_1 | -32,77223 | 3,93872 |
| t_1 | 67,36714 | 16,04755 |
| A_2 | -7,48323 | 1,70016 |
| t_2 | 2325,47345 | 1749,012 |

У групі тренуваних осіб залежність амплітуди Н-рефлексу від часу в інтервалі від 0 до 1800 с після закінчення періоду стомлюючого зусилля найкращим чином апроксимувалася двома експоненціальними функціями в двох послідовних часових інтервалах: 0-135 с та 135-1800 с (рис. 3.2Б, табл. 3.2). Слід зазначити, що амплітуда Н-рефлексу досягала відмітки 100% вихідної вже в межах першої фази (постійна часу: 104 с), приблизно через 100 с, після чого спостерігалось невелике перевищення вихідного рівня і поступове повернення до початкового стану; тобто друга, «повільна», фаза була практично відсутня [25].

Таблиця 3.2.

Параметри експоненціальної функції у групі тренуваних осіб

| | Перша фаза | | Друга фаза | |
|---------|--------------------------|----------------------------|--------------------------|----------------------------|
| Формула | $Y=Y_0+A_1*\exp(-x/t_1)$ | | $Y=Y_0+A_1*\exp(-x/t_1)$ | |
| | Значення параметра | Стандартна похибка, s.e.m. | Значення параметра | Стандартна похибка, s.e.m. |
| Y_0 | 109,10801 | 6,46633 | 98,81459 | 0,29989 |
| A_1 | -25,17839 | 6,22654 | 6,27504 | 1,29977 |
| t_1 | 103,66335 | 47,61619 | 257,86756 | 84,62131 |

Таким чином, на відміну від групи НТ, у групі Т пригнічення Н-рефлексу під впливом стомлення було меншим і за амплітудою, і за часом. «Швидка»

фаза характеризувалася меншою глибиною і тривалістю, а друга, «повільна» фаза була практично відсутньою (рис. 3.2) [23; 24; 25; 146].

Для оцінки впливу умов тесту на досліджуваний показник (амплітуду Н-відповіді) проводили двофакторний дисперсійний аналіз з повторними вибірками (внутрішньогруповий фактор $F1$ – час реєстрації, що відображав вплив стомлення, міжгруповий фактор $F2$ - тренованість). Було виявлено, що стомлення статистично значущо впливало на вищевказаний показник амплітуди Н-відповіді ($F1=7,031$, $p=0,000$); тренованість також значущо впливала на цей показник ($F2=35,007$, $p=0,000$). Взаємодія факторів стомлення та тренованості була близька до статистично значущої ($F1*F2=1,590$, $p=0,057$), що може свідчити про відмінності динаміки Н-рефлексу в умовах відновлення після стомлення в групах Т та НТ [25].

Висновки до підрозділу 3.1

Таким чином, згідно з результатами проведених досліджень можна сформулювати наступні висновки:

1. Середня амплітуда Н-рефлексу знижувалася після періоду розвитку стомлюючого м'язового зусилля порівнянні з такою у контрольному стані; надалі цей параметр поступово повертався до початкового рівня.
2. У групі тренованих осіб, на відміну від групи нетренованих, пригнічення Н-рефлексу під впливом стомлення було меншим і за амплітудою, і за часом.
3. Апроксимація залежності амплітуди Н-рефлексу від часу в інтервалі від 0 с до 30 хв після закінчення періоду стомлюючого зусилля дозволила представити її як суму двох експонент, що відповідає двом фазам відновлення амплітуди до початкового рівня.
4. У групі нетренованих осіб тривалість першої («швидкої» фази) – близько 200 с, а другої («повільної») фази – близько 2 год.

5. У групі тренуваних осіб амплітуда Н-рефлексу досягає 100% вихідної вже в межах першої фази, приблизно через 100 с, а друга фаза практично є відсутньою.

Основні результати підрозділу 3.1. опубліковано в таких працях:

1. Kolosova E.V. Slivko É.I. (2006). Fatigue-induced modulation of the H-reflex of soleus muscle in humans. *Neurophysiology*, 38(5), 360-364 [146].
2. Колосова, О. В. (2016). Взаємозв'язок змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, викликаних стомленням, та рівня адаптації до фізичного навантаження. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки*, 1, 59-66 [25].
3. Колосова, Е. В. (2007). Динамика изменений Н-рефлекса камбаловидной мышцы человека в восстановительном периоде после кондиционирующего утомления. *Сучасні питання фізіології та медицини. Матеріали всеукраїнської наукової конференції, 26-28 вересня 2007 р., Дніпропетровськ*, 45 [23].
4. Колосова, О. В. (2010). Динаміка змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза після кондиціонуючого стомлення у людей, тренуваних та нетренуваних до фізичного навантаження. *Тези до 18 З'їзду Українського фізіологічного товариства, 20-22 травня 2010, Одеса. Фізіологічний журнал*, 56(2), 245 [24].

3.2. Зміни гомосинаптичної постактиваційної депресії Н-рефлексу камбалоподібного м'яза (*m. soleus*), обумовленої парною стимуляцією великогомілкового нерва (*n. tibialis*), в умовах стомлення, викликаного тривалим довільним скороченням триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*), у фізично нетренуваних та тренуваних осіб.

Було проведено детальне дослідження впливу парної стимуляції *n. tibialis* (міжстимульний інтервал 500 мс) на динаміку Н-рефлексу *m. soleus* людини в стані спокою та після тривалого довільного стомлюючого скорочення цього м'яза в групах нетренуваних та тренуваних осіб ($n=10$ та $n=10$, відповідно) [27;

29; 31]. Як відомо, такий протокол стимуляції виявляє феномен гомосинаптичної постактиваційної депресії, що розвивається після першого стимула в синапсах первинних аферентів на мотонейронах тестованого м'яза. На рис. 3.3 представлені нативні записи тестового та кондиційованого Н-рефлексу в стані спокою до початку статичного стомлюючого зусилля. У стані спокою, до періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз, амплітуда кондиційованого Н-рефлексу в середньому по групі становила $44,0 \pm 2,1$ % (mean \pm s.e.m.) амплітуди тестового Н-рефлексу в групі нетренованих людей та $48,5 \pm 2,7$ % в групі тренуваних, тобто гомосинаптична постактиваційна депресія у стані спокою викликала пригнічення Н-рефлексу *m. soleus* приблизно на 56% та на 51% в групах НТ та Т, відповідно. Після періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз, амплітуда як тестового, так і кондиційованого Н-рефлексу знижувалася у порівнянні з відповідним показником у вихідному стані, а надалі поступово поверталася до початкового рівня (рис.3.4) [27; 31].

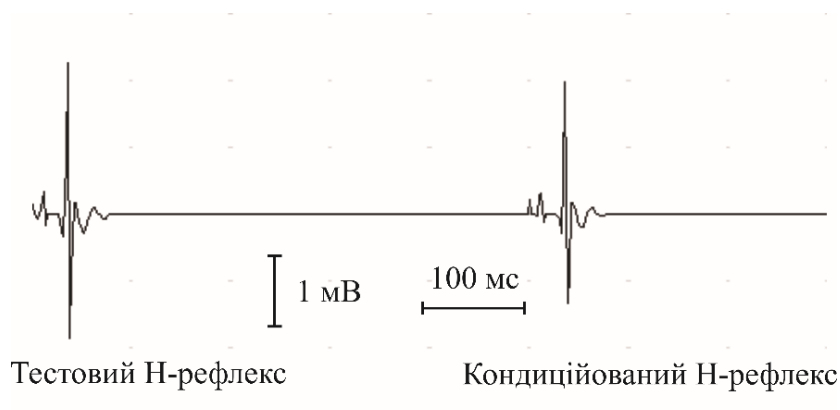


Рис. 3.3. Репрезентативні реєстрації Н-рефлексу в умовах парної стимуляції *n. tibialis*.

Для того, щоб оцінити гальмівні впливи стомлення та гомосинаптичної постактиваційної депресії на Н-рефлекс *m. soleus*, амплітуди як тестового, так і кондиційованого Н-рефлексів були нормовані у відсотках щодо контрольної амплітуди тестового Н-рефлексу в стані спокою, до періоду розвитку зусилля,

що стомлювало м'яз (рис. 3.4). В групі нетренованих осіб середня амплітуда тестового Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду стомлення знижувалася до $59,8 \pm 5,4$ % (mean \pm s.e.m.) від вихідної ($p < 0,01$). Потім вона поступово відновлювалася, дорівнюючи через 45 с $77,1 \pm 3,8$ % від початкової величини ($p < 0,01$), а через 90 с – $82,6 \pm 4,7$ % ($p < 0,01$). Через 135 с амплітуда досягала $87,2 \pm 4,0$ % вихідної ($p < 0,05$), а через 10 хв її середнє значення складало $88,2 \pm 1,5$ % ($p < 0,01$), тобто повного відновлення тестового Н-рефлексу не відбулося (рис. 3.4А) [27; 31].

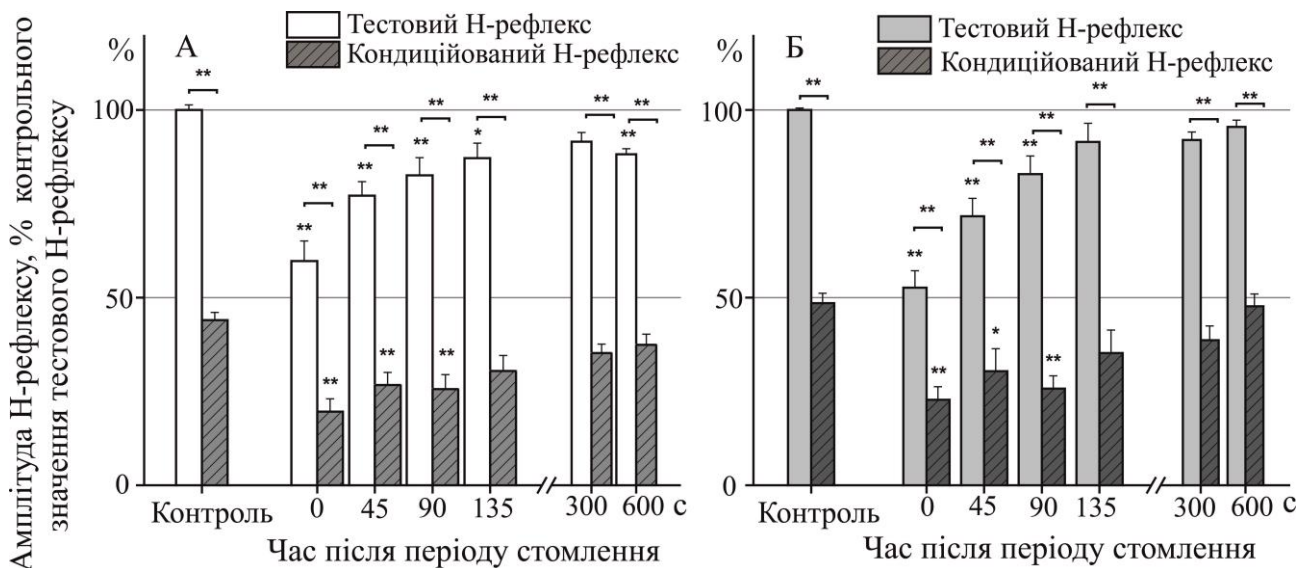


Рис. 3.4. Зміни амплітуд тестового та кондиційованого Н-рефлексів *m. soleus* в умовах парної стимуляції *n. tibialis* після м'язового стомлення.

А і Б – в групах НТ та Т, відповідно. Статистична значущість різниць: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ у порівнянні зі значеннями тест-Н-рефлексу у контролі (до стомлення) або при порівнянні поточних значень тестового та кондиційованого Н-рефлексів (зірочки з дужкою).

Амплітуда кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду стомлення знижувалася в середньому по групі нетренованих осіб до $19,6 \pm 3,4$ % (mean \pm s.e.m.) від вихідної ($p < 0,01$). Надалі вона поступово

відновлювалася, дорівнюючи через 45 с $26,7 \pm 3,4$ % від початкової величини ($p < 0,01$), а через 90 с – $25,6 \pm 3,8$ % ($p < 0,01$). Через 135 с амплітуда досягала $30,5 \pm 4,1$ % вихідної, а через 10 хв її середнє значення складало $37,4 \pm 2,8$ %. В групі тренуваних людей амплітуда тестового Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду стомлення знижувалася в середньому по групі до $52,6 \pm 4,5$ % ($\text{mean} \pm \text{s.e.m.}$) від вихідної ($p < 0,01$). Потім вона поступово відновлювалася, дорівнюючи через 45 с $71,7 \pm 4,8$ % від початкової величини ($p < 0,01$), а через 90 с – $83,0 \pm 4,9$ % ($p < 0,01$). Через 135 с амплітуда досягала $91,5 \pm 4,9$ % від вихідної, а через 10 хв її середнє значення складало $95,5 \pm 1,8$ % (рис. 3.4Б). Амплітуда кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду стомлення знижувалася в середньому по групі до $22,8 \pm 3,5$ % ($\text{mean} \pm \text{s.e.m.}$) від вихідної ($p < 0,01$). Потім вона поступово відновлювалася, дорівнюючи через 45 с $30,4 \pm 6,0$ % від початкової величини ($p < 0,05$), а через 90 с – $25,7 \pm 3,4$ % ($p < 0,01$). Через 135 с амплітуда досягала $35,2 \pm 6,2$ % вихідної, а через 10 хв її середнє значення складало $47,6 \pm 3,3$ % [27; 31].

Для оцінки впливу умов тесту на досліджувані показники (амплітуди тестової та кондиційованої Н-відповідей) проводили трифакторний дисперсійний аналіз з повторними вибірками (внутрішньогруповий фактор $F1$ – час реєстрації, що відображав вплив стомлення, внутрішньогруповий фактор $F2$ – кондиціонування, що відображав вплив ГПАД, міжгруповий фактор $F3$ – тренуваність). Було виявлено, що як стомлення, так і ГПАД статистично значущо впливали на вказані показники ($F1=55,705$, $p=0,000$; $F2=261,232$, $p=0,000$). Взаємодія факторів часу та кондиціонування була також статистично значущою ($F1*F2=88,111$, $p=0,000$). Значення міжгрупового фактора $F3=1,736$, $p=0,195$, тобто тренуваність не мала статистично значущого впливу на досліджувані показники. Однак взаємодія факторів часу та тренуваності, а також часу, кондиціонування та тренуваності були статистично значущими ($F1*F3=791,723$, $p=0,026$, $F1*F2*F3=1186,791$, $p=0,008$), що може свідчити про

відмінності динаміки Н-рефлексу під впливом ГПАД в умовах відновлення після стомлення в групах Т та НТ [27; 31].

Для оцінки ступеня гальмування Н-рефлексу під впливом ГПАД обчислювали коефіцієнт інтенсивності такого гальмування, $K_i = (H_T - H_K)/H_T$, де H_T і H_K – значення амплітуд тестового і кондиційованого Н-рефлексів, відповідно. Показники K_i в різні моменти часу нормували щодо його контрольного значення в стані спокою (рис. 3.5) [31].

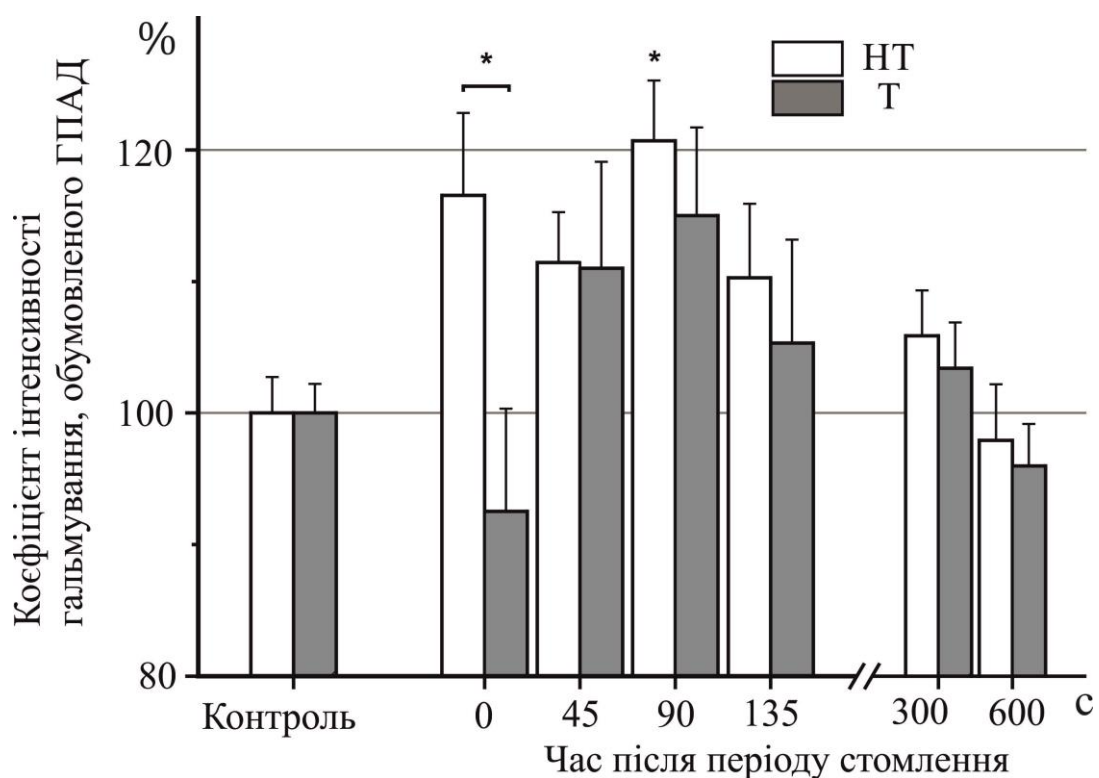


Рис. 3.5. Зміни коефіцієнту інтенсивності гальмування Н-рефлексу *m.soleus*, обумовленого гомосинаптичною постактиваційною депресією, в умовах стомлення.

Статистична значущість різниць: * $p < 0,05$ у порівнянні з відповідним значенням K_i у контрольному стані або поточних значень K_i в групах НТ та Т.

Проводили двофакторний дисперсійний аналіз з повторними вибірками (внутрішньогруповий фактор $F1$ – час реєстрації; міжгруповий фактор $F2$ –

тренуваність). Як виявилось, інтенсивність гальмування під впливом ГПАД статистично значуще змінювалася у часі ($F1=2,738$, $p=0,001$). Значення міжгрупового фактора $F2=2,805$, $p=0,103$, тобто тренуваність не мала значущого впливу на інтенсивність ГПАД, проте взаємодія факторів часу та тренуваності була статистично значущою ($F1*F2 = 1,976$, $p=0,025$), що може свідчити про відмінності інтенсивності гальмування Н-рефлексу, обумовленого ГПАД, в групах Т та НТ в певні моменти часу в межах відновлення після стомлення [31].

Отже, інтенсивність гальмування Н-рефлексу під впливом ГПАД мала тенденцію до зростання після зусилля, що стомлювало м'яз, а потім поверталася до вихідних значень. Різниця значень K_i через 90 с після періоду стомлення відносно контрольного показника була статистично значущою у групі нетренованих людей ($p=0,020$) та близькою до значущості у групі тренуваних осіб ($p=0,087$) за критерієм Dunnett. Окрім цього, безпосередньо після закінчення періоду стомлюючого зусилля величина K_i в групі нетренованих осіб була статистично значуще більше, ніж у тренуваних ($p<0,05$). Такі зміни K_i можуть свідчити про збільшення інтенсивності ГПАД після періоду розвитку стомлюючого зусилля, більше виражене у нетренованих осіб у порівнянні з тренуваними [31].

Висновки до підрозділу 3.2

Таким чином, згідно з результатами проведених досліджень можна сформулювати наступні висновки:

1. Середня амплітуда як тестового, так і кондиційованого парною стимуляцією Н-рефлексу в обох групах (нетренованих та тренуваних осіб) після періоду розвитку стомлюючого м'язового зусилля знижувалася у порівнянні з відповідним показником у вихідному стані, а надалі поступово поверталася до початкового рівня.

2. У групі тренуваних осіб, на відміну від групи нетренуваних, пригнічення як тестового, так і кондиційованого Н-рефлексу під впливом стомлення було меншим і за амплітудою, і за часом.

3. Коефіцієнт інтенсивності гальмування Н-рефлексу під впливом гомосинаптичної постактиваційної депресії зростав через 90 с після періоду стомлюючого зусилля (в середньому на 20% у нетренуваних та на 15% у тренуваних осіб), а потім повертався до вихідних значень.

4. Безпосередньо після закінчення періоду стомлюючого зусилля величина коефіцієнту інтенсивності гальмування в групі нетренуваних осіб була статистично значуще більше, ніж у тренуваних, що може свідчити про більшу вираженість збільшення інтенсивності гомосинаптичної постактиваційної депресії після періоду розвитку стомлюючого зусилля у нетренуваних осіб у порівнянні з показниками в групі тренуваних осіб.

Основні результати підрозділу 3.2. опубліковано в таких працях:

1. Колосова, О. В. (2017). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням, за умов гомосинаптичної постактиваційної депресії при парній стимуляції великогомілкового нерва. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 2 (74), 55-59 [27].

2. Колосова, О. В. (2017). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням: вплив парної стимуляції великогомілкового нерва та кондиціонуючої стимуляції малогомілкового нерва. *Матеріали VIII Міжнародної наукової конференції КНУ ім. Тараса Шевченка "Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі і патології", 17-20 жовтня 2017 р.* Київ: КНУ ім. Тараса Шевченка, 57 [29].

3. Колосова, О. В. (2020). Модуляційні впливи стомлення на Н-рефлекс камбалоподібного м'яза в умовах парної стимуляції великогомілкового нерва в нетренуваних та тренуваних людей. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 2(81), 59-63 [31].

3.3. Зміни сегментарного гальмування Н-рефлексу камбалоподібного м'яза (*m. soleus*), обумовленого стимуляцією нерва до м'язів-антагоністів (іпсилатерального малогомілкового нерва, *n. peroneus communis*), в умовах стомлення, викликаного тривалим довільним скороченням триголового м'яза гомілки (*m. triceps surae*), у фізично нетренованих осіб.

Було досліджено динаміку величини Н-рефлексу *m. soleus* людини в стані спокою та після стомлюючого зусилля, розвинутого цим м'язом, в умовах розвитку сегментарного гальмування цього рефлексу. Таке гальмування викликалося стимуляцією іпсилатерального *n. peroneus communis*, тобто нерва до м'язів-антагоністів, в групі НТ ($n=10$). На рис. 3.6 представлені нативні записи тестового та кондиційованого Н-рефлексу в стані спокою до початку статичного стомлюючого зусилля [26; 149].

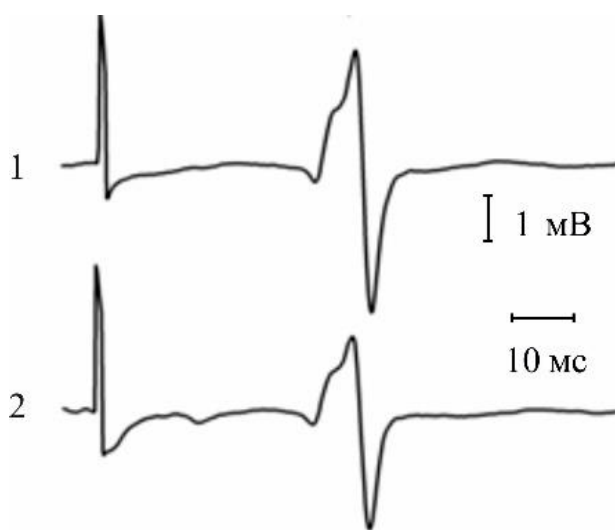


Рис. 3.6. Репрезентативні реєстрації Н-рефлексу при стимуляції *n. tibialis* (1) та при попередній стимуляції *n. peroneus communis* та стимуляції *n. tibialis* (2).

У стані спокою, до періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз, амплітуда кондиційованого такою стимуляцією Н-рефлексу в середньому становила $75,6 \pm 1,3\%$ (mean \pm s.e.m.) амплітуди тестового Н-рефлексу, тобто

стимуляція *n.peroneus communis*, яка передувала стимуляції *n. tibialis*, викликала гальмування Н-рефлексу приблизно на 24%. Після періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз, амплітуда як тестового, так і кондиційованого Н-рефлексу знижувалася в порівнянні з відповідним показником у вихідному стані, а надалі поступово поверталася до початкового рівня (рис. 3.7) [26].

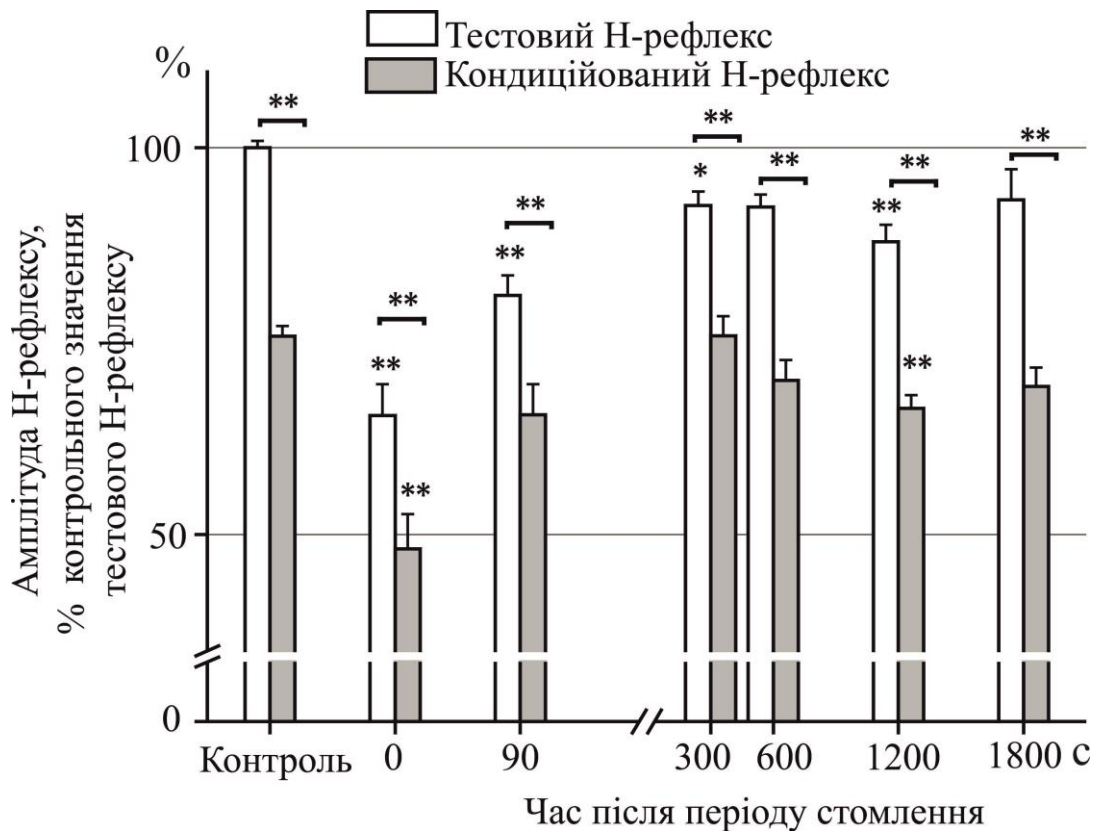


Рис. 3.7. Зміни амплітуд тестового Н-рефлексу *m. soleus* та Н-рефлексу, кондиційованого стимуляцією *n.peroneus communis*, після м'язового стомлення.

Статистична значущість різниць: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ у порівнянні зі значеннями тест-Н-рефлексу у контролі (до стомлення) або при порівнянні поточних значень Н-рефлексу в групах НТ та Т (зірочки з дужкою).

Для того, щоб оцінити гальмівні впливи стомлення та стимуляції малогомілкового нерва на Н-рефлекс *m. soleus*, амплітуди як тестового, так і кондиційованого Н-рефлексу були нормовані у відсотках щодо контрольної амплітуди тестового Н-рефлексу в стані спокою, до періоду розвитку зусилля,

що стомлювало м'яз. Амплітуда тестового Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду стомлення знижувалася в середньому по групі до $65,4 \pm 4,0\%$ (mean \pm s.e.m.) вихідної ($p < 0,01$). Потім вона поступово відновлювалася, і через 90 с досягала $80,9 \pm 2,6\%$ початкової величини ($p < 0,01$). Через 5 хв величина Н-рефлексу дорівнювала $92,5 \pm 1,8\%$ висхідної ($p < 0,05$). Через 30 хв її середнє значення складало $93,3 \pm 3,9\%$ (рис. 3.7). Амплітуда кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду стомлення знижувалася в середньому по групі до $48,2 \pm 4,5\%$ від вихідної амплітуди тестового Н-рефлексу ($p < 0,01$). Через 90 с поступового відновлення вона досягала $65,5 \pm 4,0\%$ початкової величини ($p < 0,01$), через 5 хв - $75,7 \pm 2,5\%$ висхідної ($p < 0,01$), а через 30 хв її середнє значення складало $69,1 \pm 2,4\%$ ($p < 0,01$) (рис. 3.7) [26].

Результати двофакторного дисперсійного аналізу з повторними вибірками (внутрішньогруповий фактор $F1$ – час реєстрації, що відображав вплив стомлення, внутрішньогруповий фактор $F2$ – кондиціювання, що відображав вплив стимуляції *n. peroneus communis*) показали, що стомлення статистично значущо впливало на вищевказані показники ($F1=15,634$, $p=0,000$), кондиціювання також мало значущий вплив ($F2=306,586$, $p=0,000$). Взаємодія факторів стомлення та кондиціювання була також статистично значущою ($F1 * F2=2,237$, $p=0,016$) [26].

Динаміка амплітуд тестового і загальмованого Н-рефлексу виявилася подібною: проявом цього може бути те, що зменшення амплітуди кондиційованого Н-рефлексу протягом всього періоду відновлення після стомлення було пропорційним зменшенню тестового Н-рефлексу (в середньому по групі). Зменшення ж амплітуди кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз, було пропорційним зменшенню тестового Н-рефлексу як для середніх по групі, так і для індивідуальних показників (рис. 3.8) [26].

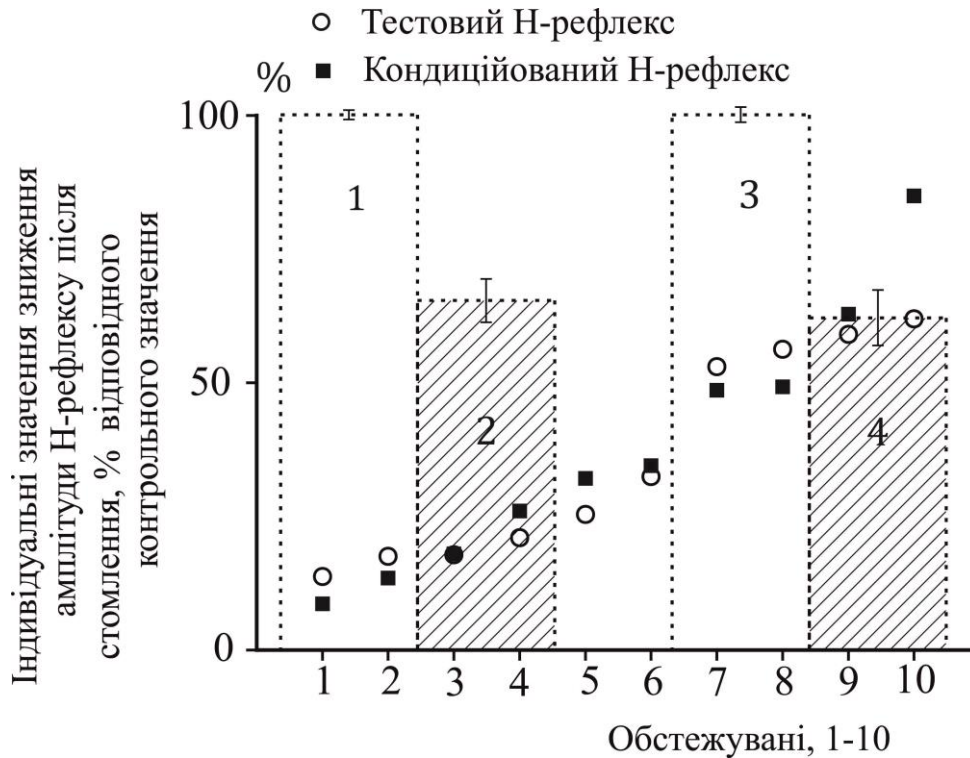


Рис. 3.8. Пригнічення тестового та кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після довготривалого зусилля, що стомлювало м'яз. Індивідуальні (кружки та квадрати) та середні по групі (стовпчики) показники (амплітуди Н-рефлексу, нормовані, %, щодо відповідного контрольного показника). 1, 2 – тестовий Н-рефлекс, 3, 4 – кондиційований Н-рефлекс. 1, 3 – контроль, 2, 4 – безпосередньо після стомлення.

Для оцінки інтенсивності гальмування Н-рефлексу, викликаного стимуляцією *n. peroneus communis*, обчислювався коефіцієнт інтенсивності гальмування, $K_i = (N_t - N_k) / N_t$, де N_t і N_k – значення амплітуд тестового і кондиційованого Н-рефлексів, відповідно ($K_i = 0$ означає відсутність гальмування, а $K_i = 1$ – повне пригнічення Н-рефлексу). На рис. 3.9 представлені сукупності точок, що відображають зміни нормованих величин коефіцієнту гальмування в процесі відновлення після стомлюючого зусилля (за 100 % прийняте значення відповідного індивідуального K_i у контрольному стані спокою) [26].

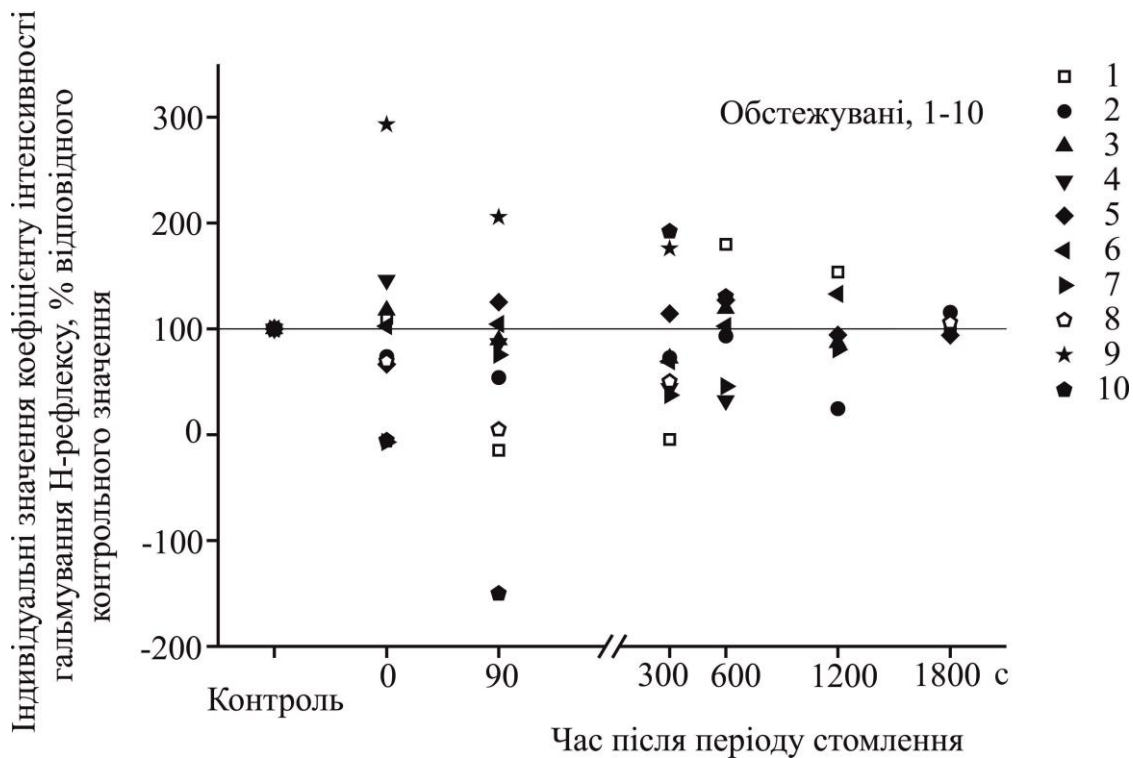


Рис. 3.9. Зміни інтенсивності гальмування Н-рефлексу *m. soleus*, викликаного стимуляцією *n. peroneus*, протягом періоду відновлення після зусилля, що стомлювало м'яз. Індивідуальні показники.

Динаміка інтенсивності гальмування Н-рефлексу, кондиційованого стимуляцією *n. peroneus communis*, в умовах відновлення після стомлення, мала індивідуальний характер для кожної тестованої особи. Так, у різних обстежуваних інтенсивність збільшувалась або зменшувалась в різні часові проміжки протягом періоду відновлення Н-рефлексу. У деяких осіб коефіцієнт інтенсивності гальмування тільки зростав, у інших – тільки знижувався відносно значень у стані спокою, але у більшості були в наявності як фаза підвищення інтенсивності гальмування, так і її зниження. Через 30 хв після закінчення періоду стомлення, тобто наприкінці тесту, інтенсивність гальмування поверталася до вихідних значень практично у всіх обстежуваних. Слід зазначити, що варіативність коефіцієнту інтенсивності гальмування у групі (коефіцієнт варіації) підвищувалась після періоду стомлення у порівнянні з показниками у стані спокою. Надалі коефіцієнт варіації інтенсивності

гальмування зменшувався, наближаючись до нульових значень через 30 хв після закінчення періоду стомлення, тобто до початкового, контрольного рівня (рис.3.10) [26].

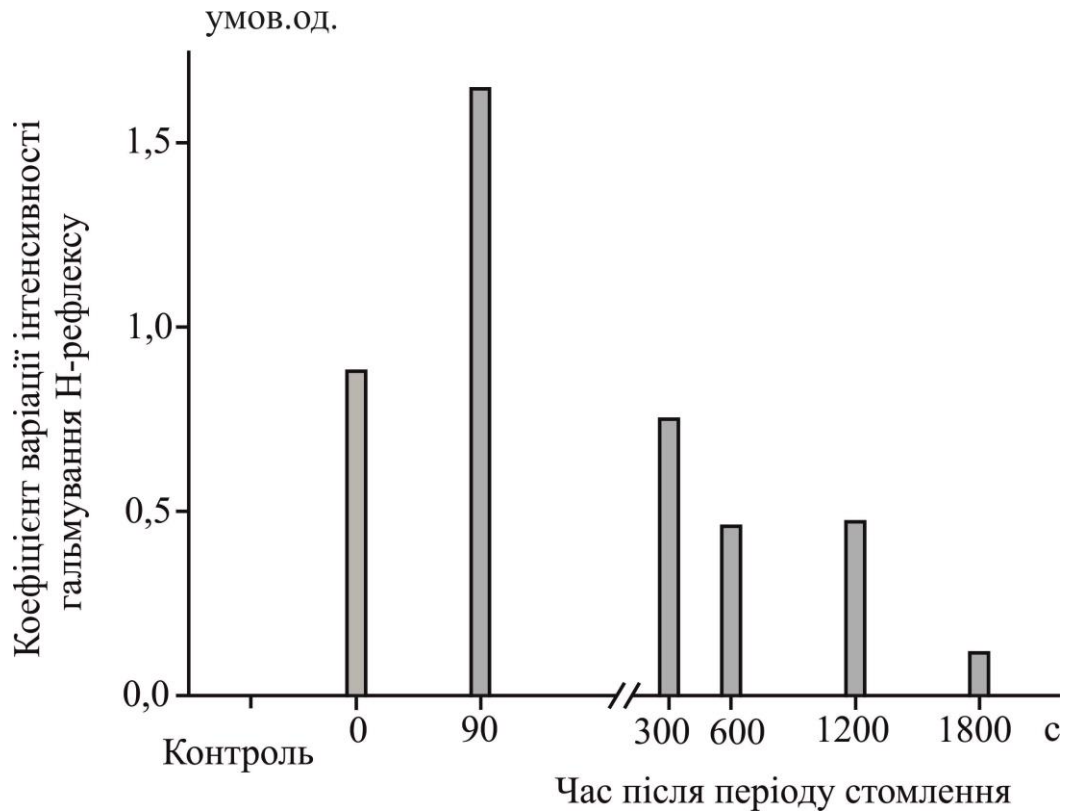


Рис. 3.10. Зміни варіативності інтенсивності гальмування Н-рефлексу *m.soleus*, викликаного стимуляцією *n. peroneus*, у групі досліджуваних протягом періоду відновлення після зусилля, що стомлювало м'яз.

Для порівняльного аналізу шляхів гальмування, пов'язаного зі стомленням та гальмування, обумовленого стимуляцією Ia-аферентів нерва до м'яза-антагоніста (*n. peroneus communis*), використовували значення амплітуд як тестового, так і кондиційованого Н-рефлексу, виражені у відсотках відносно контрольної амплітуди тестового Н-рефлексу до періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз. Обраховували гальмівний вплив м'язового стомлення на Н-рефлекс як різницю між амплітудами тестового Н-рефлексу у стані спокою та безпосередньо після закінчення періоду стомлення, середнє значення такої

різниці складало 34,6 %. Вплив сегментарного гальмування, обумовленого стимуляцією Ia-аферентів *n. peroneus communis*, обраховували як різницю між амплітудами тестового та кондиційованого Н-рефлексу в стані спокою; середнє значення такої різниці становило 24,4 %. Отже, розрахунковий сумарний гальмівний вплив м'язового стомлення та стимуляції *n. peroneus communis* на Н-рефлекс мав би дорівнювати 59,0 % (рис.3.11) [26].



Рис. 3.11. Зміни амплітуд тестового Н-рефлексу *m. soleus* та Н-рефлексу, кондиційованого стимуляцією *n. peroneus communis*, одразу після м'язового стомлення.

Обчислювали також сумарний гальмівний вплив вищевказаних факторів, як різницю між амплітудами тестового Н-рефлексу у стані спокою та кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду стомлення, середнє значення такої різниці дорівнювало 51,8 %. Отже, можна припустити, що гальмування, пов'язане зі стомленням та гальмування, обумовлене стимуляцією Ia-аферентів нерва до м'яза-антагоніста (*n. peroneus*

communis), реалізуються переважно по різних нервових шляхах, хоча можливою є часткова конвергенція різних гальмівних впливів (рис.3.11) [26].

Висновки до підрозділу 3.3

Таким чином, згідно з результатами проведених досліджень можна сформулювати наступні висновки:

1. Середня амплітуда як тестового, так і кондиційованого стимуляцією нерва до м'язів-антагоністів (*n. peroneus communis*) Н-рефлексу *m. soleus* після періоду розвитку стомлюючого м'язового зусилля знижувалася у порівнянні з відповідним показником у вихідному стані, а надалі поступово поверталася до початкового рівня.

2. Пригнічення Н-рефлексу, кондиційованого стимуляцією *n. peroneus communis*, під впливом м'язового стомлення пропорційне пригніченню тестового Н-рефлексу; середні амплітуди тестового і кондиційованого Н-рефлексів зменшуються на 35%.

3. Нервові шляхи сегментарного гальмування Н-рефлексу від Ia-аферентів нерва до м'язів-антагоністів переважно не перекриваються зі шляхами впливу м'язового стомлення.

4. Зміни інтенсивності сегментарного гальмування Н-рефлексу від Ia-аферентів нерва до м'язів-антагоністів в межах періоду відновлення після стомлення мають індивідуальний характер.

5. Варіативність коефіцієнту інтенсивності гальмування у групі підвищується після періоду стомлення у порівнянні з показниками у стані спокою; надалі вона зменшується, наближуючись до початкового рівня через 30 хв після закінчення періоду стомлення.

Основні результати підрозділу 3.3. опубліковано в таких працях:

1. Колосова, О. В. (2016). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням, за умов кондиціонування стимуляції

іпсілатерального загального малогомілкового нерва. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки*, 2, 33-41 [26].

2. Kolosova, E. V. (2019). Fatigue-induced modulation of human soleus Hoffmann reflex in conditions of ipsilateral common peroneal nerve stimulation. *Program No. 585.15. 2019 Neuroscience Meeting Planner. Chicago, IL: Society for Neuroscience. Online* [149].

3.4. Статеві та вікові особливості параметрів Н-рефлексометрії камбалоподібного м'яза (*m. soleus*) та антропометричних показників у тренуваних осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження.

У групі здорових тренуваних людей (44 особи, кваліфіковані спортсмени-біатлоністи) досліджували залежні від віку та статі особливості параметрів Н-рефлексометрії *m. soleus*. Аналізували наступні електроміографічні параметри: пороги виникнення Н- та М-відповідей (ПН та ПМ), амплітуди максимальних Н- та М-відповідей (АН та АМ), АН/АМ (співвідношення значень амплітуд максимальних Н- та М-відповідей), ПН/ПМ (співвідношення порогових значень Н- та М-відповідей) [28; 99; 147; 148]. Отримували показники для правої та лівої кінцівок. Аналіз отриманих даних показав, що загалом в групі обстежуваних осіб ЕМГ-параметри знаходилися в межах норми, що корелювало з суб'єктивними відчуттями – відсутністю болю та рухових обмежень. Для порівняльного аналізу спортсмени були розділені на чотири групи по 11 осіб: група 1 (ЮЖ) – жінки-юніори (вік 16-19 років), група 2 (ДЖ) – жінки дорослі (вік 20-28 років), група 3 (ЮЧ) – чоловіки-юніори (вік 16-19 років), група 4 (ДЧ) – чоловіки дорослі (вік 20-30 років). Для оцінки залежності досліджуваних величин від статі та віку учасників з урахуванням сторони тіла, на якій відводили ЕМГ-сигнали, використовували трифакторний дисперсійний аналіз. При цьому міжгруповими факторами виступали стать (дві категорії – жінки та чоловіки) і вік (дві категорії – юніори та дорослі). Фактор сторони відведення був внутрішньогруповим і мав два рівні – ліва та права кінцівка відповідно. За рівень статистичної значущості при міжгрупових

порівняннях приймали $p < 0,05$. Трифакторний дисперсійний аналіз не виявив значущої залежності величин усіх вимірюваних показників від сторони відведення Н-рефлексу. Отже, нижче наведені результати двофакторного дисперсійного аналізу, в якому факторами виступають лише стать і вік (табл. 3.3) [99].

Таблиця 3.3.

Таблиця статистичних оцінок за параметрами Н-рефлексу та М-хвилі.

| Параметр | Фактори | | | | | |
|----------|---------------|----------------|---------------|----------------|--------------|---------------|
| | Стать | | Вік | | Стать × Вік | |
| | <i>F</i> | <i>p</i> | <i>F</i> | <i>p</i> | <i>F</i> | <i>p</i> |
| ПН | 33,320 | 0,000** | 0,225 | 0,637 | 0,510 | 0,477 |
| АН | 14,298 | 0,000** | 0,887 | 0,349 | 2,220 | 0,140 |
| ПМ | 27,244 | 0,000** | 1,518 | 0,221 | 0,835 | 0,363 |
| АМ | 25,083 | 0,000** | 15,412 | 0,000** | 5,587 | 0,021* |
| ПН/ПМ | 0,235 | 0,629 | 3,949 | 0,050 | 1,004 | 0,319 |
| АН/АМ | 0,099 | 0,754 | 4,344 | 0,041* | 0,008 | 0,927 |

Примітка: статистична значущість впливу факторів * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

На величини порогів виникнення Н- та М- відповідей статистично значущо впливав лише фактор статі; у жінок середні значення даного параметра були більшими. Вплив фактору віку в даному разі не був статистично значущим; не була значущою і взаємодія факторів статі та віку (табл. 3.3). Попарне порівняння показників (post-hoc аналіз) на основі тесту Bonferroni показало, що існують статистично значущі відмінності порогових значень Н- та М- відповідей в групах жінок-юніорів та чоловіків-юніорів, а також в групах дорослих жінок і чоловіків (рис. 3.12, А, Б). Так, у жінок-юніорів середні порогові значення Н-відповідей вищі, ніж такі показники у чоловіків-юніорів, на 28,0 %, а у дорослих жінок – на 35,5 % вищі, ніж у дорослих чоловіків. Порогові значення М-відповідей вищі на 25,1% у жінок-

юніорів в порівнянні з аналогічними показниками у чоловіків-юніорів, а у дорослих жінок – на 36,4 % вищі, ніж у дорослих чоловіків. [99].

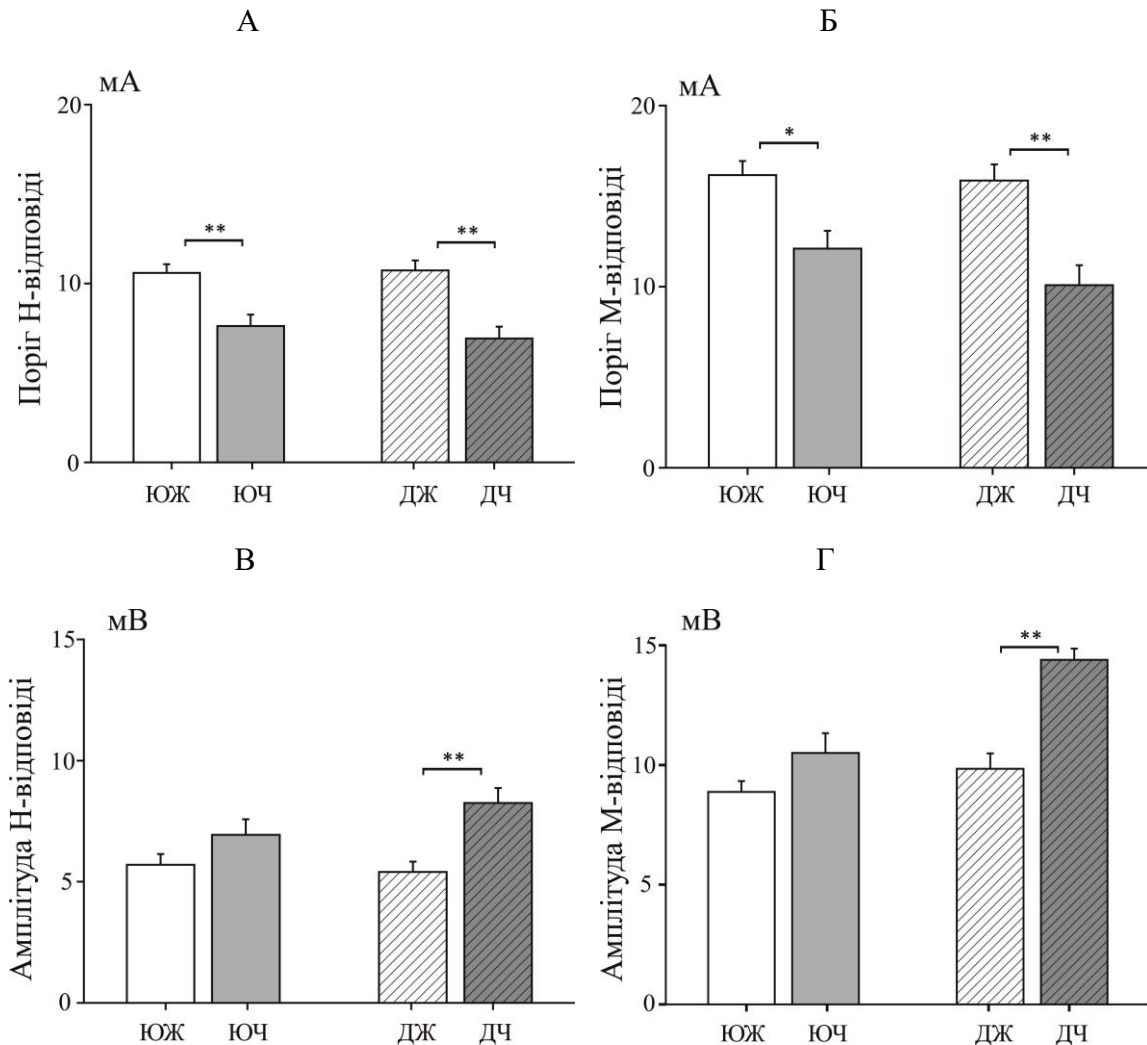


Рис. 3.12. Залежність параметрів Н-рефлексометрії (порогів та амплітуд максимальних Н- та М-відповідей) від статі тестованих.

А – поріг Н-відповіді, Б – поріг М-відповіді, В – амплітуда Н-відповіді, Г – амплітуда М-відповіді.

По вертикалі: А, Б – мА; В, Г – мВ. Групи: білі стовпчики – жінки-юніори, ЮЖ; сірі стовпчики – чоловіки-юніори, ЮЧ; білі заштриховані стовпчики – дорослі жінки, ДЖ; сірі заштриховані стовпчики – дорослі чоловіки, ДЧ. Статистична значущість різниць: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ при порівнянні поточних значень показників в різних групах тестованих осіб.

За результатами оцінки максимальної амплітуди Н-рефлексу, на даний параметр статистично значущо впливав лише фактор статі: у жінок середні значення даного параметра були меншими. Фактор віку, а також взаємодія факторів статі та віку не були статистично значущими (табл. 3.3). Показано, що амплітуди максимальних Н-відповідей у чоловіків-юніорів вищі, ніж аналогічні показники у жінок-юніорів, на 17,8%, а у дорослих чоловіків – на 34,5% вищі у порівнянні з такими показниками у дорослих жінок (рис. 3.12) [99].

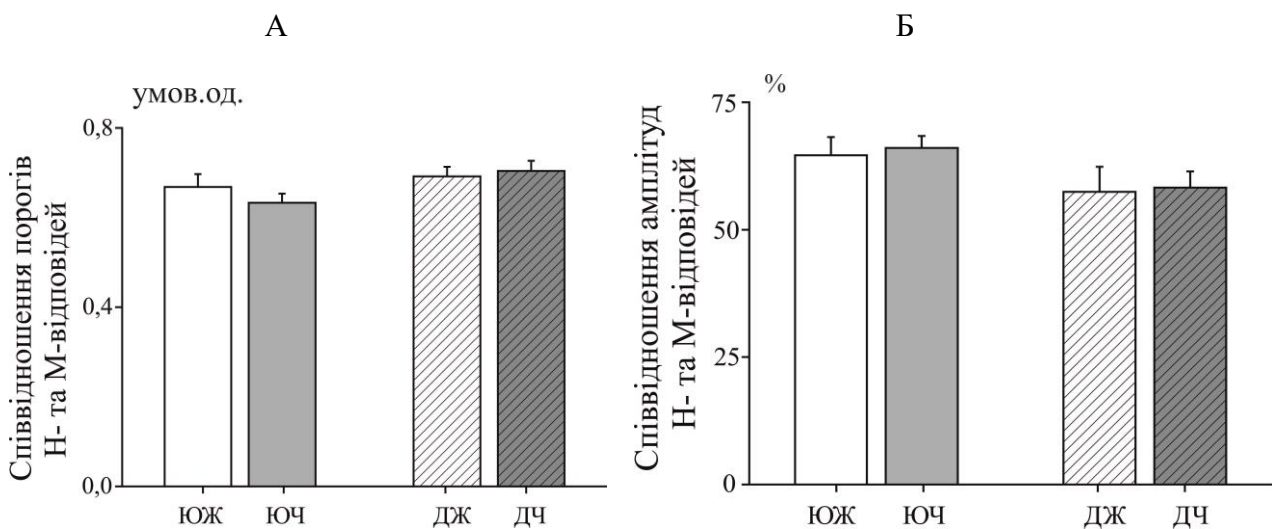


Рис. 3.13. Залежність параметрів Н-рефлексометрії (співвідношень порогів та амплітуд максимальних Н- та М-відповідей) від статі тестованих.

А – співвідношення порогів Н- та М-відповідей, Б – співвідношення амплітуд максимальних Н- та М-відповідей.

По вертикалі: А – умов.од., Б – %.

Решта позначок аналогічна таким на рис. 3.12.

Оцінки максимальної амплітуди М-відповіді засвідчили, що загалом статистично даний показник був вищим у чоловіків, ніж у жінок, а також у дорослих спортсменів, ніж у юніорів (табл. 3.3). Щодо амплітуди М-відповіді, взаємодія факторів статі та віку була також статистично значущою. Так, статеві

відмінності були більш виразними у дорослих спортсменів, а вікові відмінності – у чоловіків.

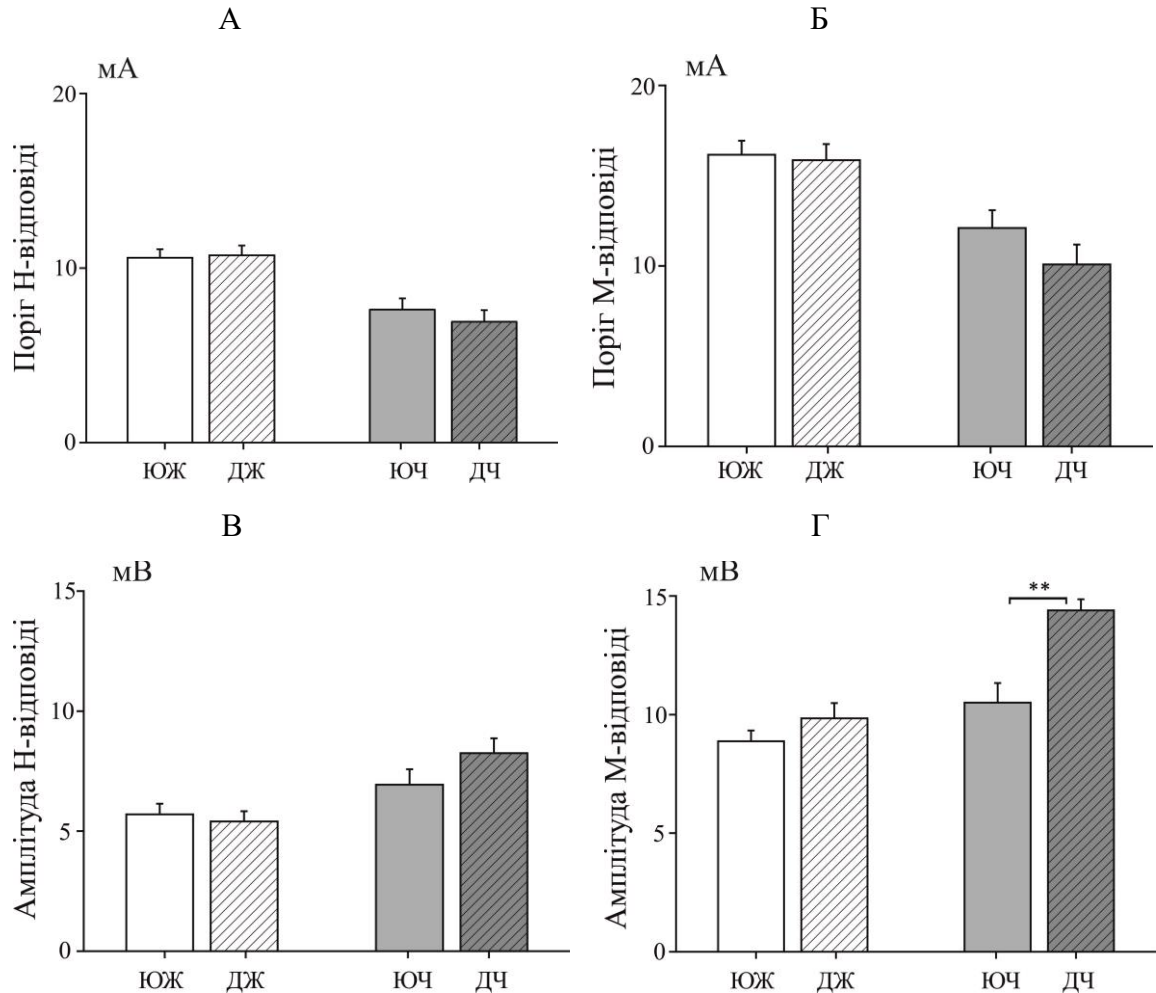


Рис. 3.14. Залежність параметрів Н-рефлексометрії (порогів та амплітуд максимальних Н- та М-відповідей) від віку тестованих.

А – поріг Н-відповіді, Б – поріг М-відповіді, В – амплітуда Н-відповіді, Г – амплітуда М-відповіді. Решта позначок аналогічна таким на рис. 3.12. Статистична значущість різниць: ** $p < 0,01$ при порівнянні поточних значень показників в різних групах тестованих осіб.

Попарне порівняння показників (post-hoc аналіз) на основі тесту Bonferroni показало, що існують статистично значущі відмінності середніх амплітуд максимальних Н- та М-відповідей в групах дорослих жінок і дорослих

чоловіків, а в групах жінок-юніорів та чоловіків-юніорів можна відмітити тенденцію до різниці цих показників (рис. 3.12, В, Г). Так, середні амплітуди максимальних М-відповідей у чоловіків вищі, ніж такі показники у жінок, на 15,6% у групах юніорів та на 31,6% у групах дорослих осіб. Попарне порівняння показників виявило також статистично значущі відмінності середніх амплітуд максимальних М-відповідей в групах чоловіків-юніорів і дорослих чоловіків (рис. 3.14, Г): середні амплітуди максимальних М-відповідей у дорослих осіб вищі у порівнянні з такими показниками у юніорів на 9,8 % (у групах жінок) та 27,0% (у групах чоловіків) [99].

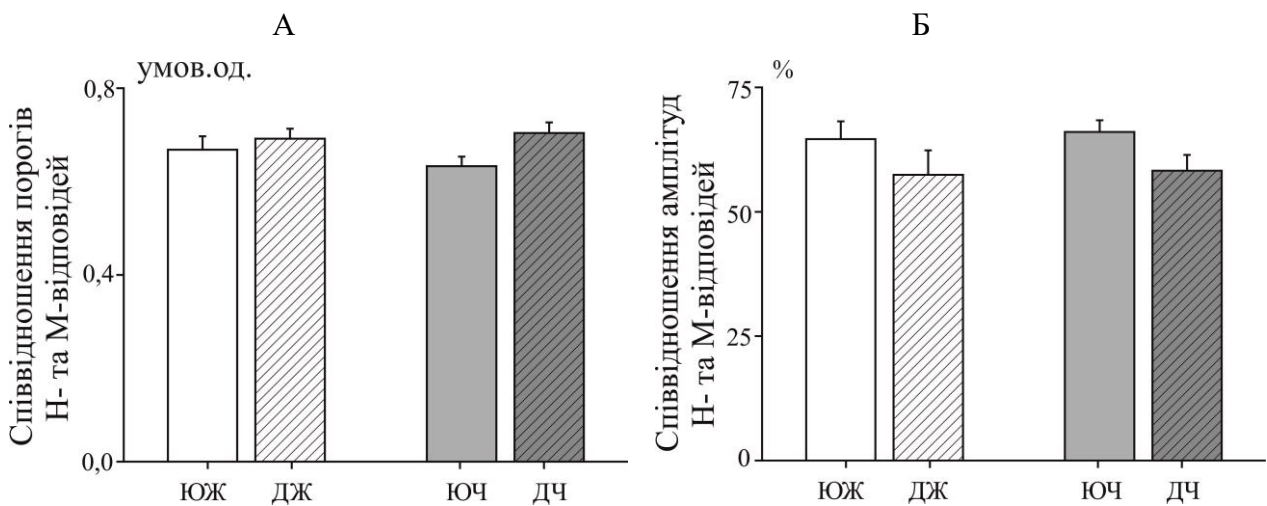


Рис. 3.15. Залежність параметрів Н-рефлексометрії (співвідношень порогів та амплітуд максимальних Н- та М-відповідей) від віку тестованих.

По вертикалі: А – умов.од., Б – %. Решта позначок аналогічна таким на рис. 3.12.

За результатами оцінки величини співвідношення порогів Н- та М-відповідей, значення факторів статі та віку та їхня взаємодія не мала статистично значущого впливу на величину цього показника, хоча вплив фактору віку в даному випадку був на межі статистично значущого (рис. 3.13, А; 3.15, А). Щодо величини співвідношення амплітуд максимальних Н- та М-відповідей (рис.3.13, Б; 3.15, Б), статистично значущим був лише фактор віку,

тобто у молодих учасників величина показника в середньому була вища. При попарному порівнянні показників можна відмітити тенденцію до зниження співвідношення амплітуд максимальних Н- та М- відповідей цього показника у групі дорослих жінок відносно групи жінок-юніорів та у групі дорослих чоловіків у порівнянні з цим показником у групі чоловіків-юніорів (рис.3.15, Б) [99].

У тестованих спортсменів були отримані також антропометричні показники: зріст (м), маса тіла (кг) та індекс маси тіла, який розраховувався як відношення маси тіла до квадрата зросту ($\text{кг}/\text{м}^2$) [99]. Для оцінки залежності досліджуваних антропометричних показників від статі та віку учасників використовували двофакторний дисперсійний аналіз. При цьому міжгруповими факторами виступали стать (дві категорії – жінки та чоловіки) і вік (дві категорії – юніори та дорослі). За рівень статистичної значущості при міжгрупових порівняннях приймали $p < 0,05$ (табл. 3.4) [99].

Таблиця 3.4.

Таблиця статистичних оцінок за антропометричними параметрами.

| Параметр | Фактори | | | | | |
|------------------|---------------|----------------|---------------|----------------|-------------|----------|
| | Стать | | Вік | | Стать × Вік | |
| | <i>F</i> | <i>p</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>p</i> |
| Зріст | 86,713 | 0,000** | 0,439 | 0,511 | 2,201 | 0,146 |
| Маса тіла | 75,267 | 0,000** | 10,144 | 0,003** | 1,584 | 0,215 |
| Індекс маси тіла | 2,418 | 0,128 | 6,447 | 0,015* | 0,013 | 0,911 |

Примітка: статистична значущість впливу факторів * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

На величину зросту статистично значущо впливав лише фактор статі: у чоловіків середні значення даного параметра були більшими. Фактор віку в даному випадку не був значущим. На величину маси статистично значущо

впливали фактори статі та віку: у чоловіків середні значення маси були більшими, ніж у жінок, а у дорослих спортсменів більшими, ніж у юніорів [99].

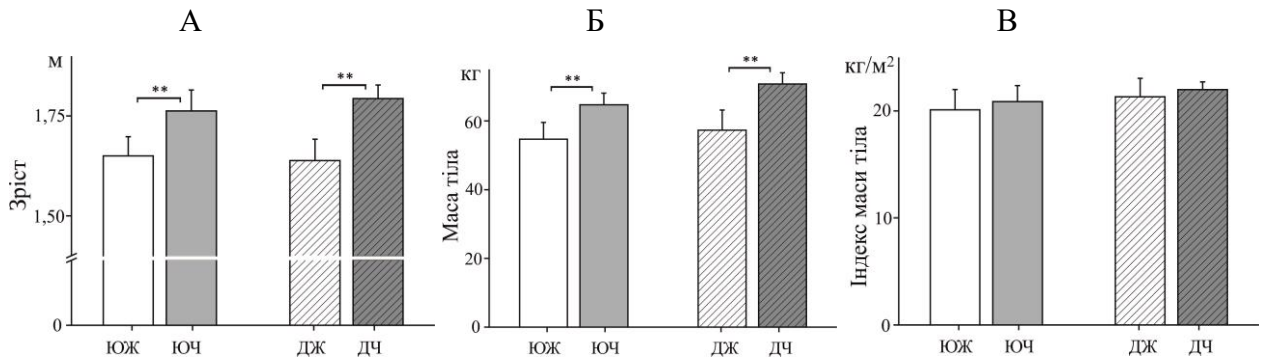


Рис. 3.16. Залежність антропометричних параметрів від статі тестованих.

А – зріст, Б – маса тіла, В – індекс маси тіла.

По вертикалі: А – м, Б – кг; В – кг/м². Решта позначок аналогічна таким на рис. 3.12. Статистична значущість різниць: ** $p < 0,01$ при порівнянні поточних значень показників в різних групах тестованих осіб.

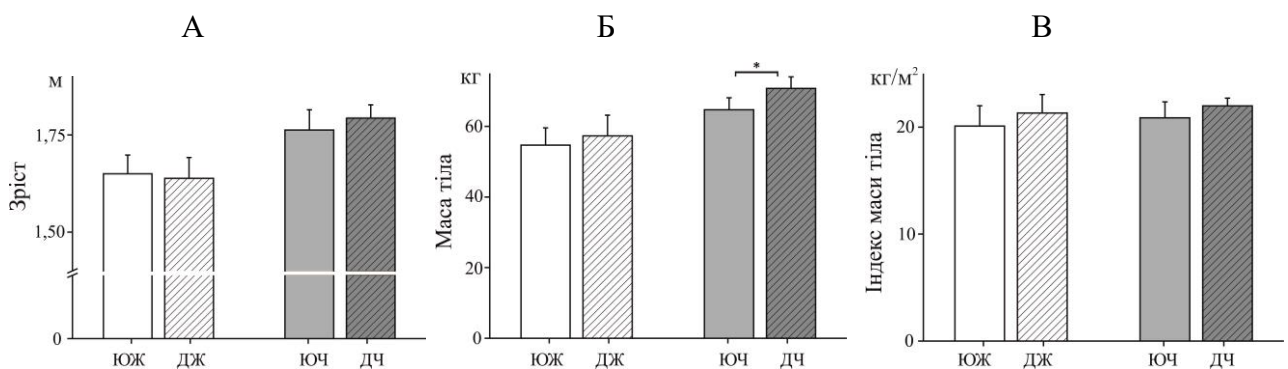


Рис. 3.17. Залежність антропометричних параметрів від віку тестованих.

А – зріст, Б – маса тіла, В – індекс маси тіла.

По вертикалі: А – м, Б – кг; В – кг/м². Решта позначок аналогічна таким на рис. 3.12. Статистична значущість різниць: * $p < 0,05$ при порівнянні поточних значень показників в різних групах тестованих осіб.

Попарне порівняння показників (post-hoc аналіз) на основі тесту Bonferroni показало, що існують статистично значущі відмінності зросту та маси тіла між групами жінок-юніорів та чоловіків-юніорів, а також дорослих жінок та дорослих чоловіків (рис. 3.16, А, Б). Виявлені також статистично значущі відмінності маси тіла між групами чоловіків-юніорів та дорослих чоловіків (рис. 3.17, Б) [99].

На величину індексу маси тіла статистично значущо впливав лише фактор віку: у дорослих середні значення даного параметра були більшими, ніж у юніорів. Взаємодія факторів статі та віку в даному випадку для всіх антропометричних параметрів не була статистично значущою (рис. 3.16, В; 3.17, В) [99].

Таблиця 3.5.

Таблиця статистичних оцінок кореляційного зв'язку між значеннями порогів Н- та М-відповідей та антропометричними параметрами.

| Параметр | Порог Н-відповіді | | Порог М-відповіді | |
|------------------|--|---|---|---|
| | Правий | Лівий | Правий | Лівий |
| Зріст | -,541** ,000 44 | -,304* ,045 44 | -,390* ,011 44 | -,306* ,043 44 |
| Маса тіла | -,461** ,002 44 | -,296 ,051 44 | -,350* ,023 44 | -,305* ,044 44 |
| Індекс маси тіла | -,098 ,538 44 | -,096 ,536 44 | -,083 ,603 44 | -,097 ,530 44 |

Примітка: статистична значущість кореляційного зв'язку * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

Нами було припущено, що вікові та статеві відмінності параметрів Н-рефлексу, виявлені в наших дослідженнях, в деякій мірі можуть бути пов'язані

з віковими та статевими відмінностями антропометричних параметрів. З метою перевірки цієї гіпотези проведено кореляційний аналіз між параметрами Н-рефлексу та М-хвилі та антропометричними параметрами досліджуваних осіб. Його результати представлені у таблицях 3.5, 3.6 та 3.7. В кожному елементі таблиці вказані (у стовпчик, зверху вниз): коефіцієнт кореляції (Pearson), значущість коефіцієнту кореляції, кількість досліджуваних осіб у групі. Жирним шрифтом виділені показники значущої кореляції.

Аналіз отриманих результатів виявив статистично значущу негативну кореляцію зросту з величинами порогів виникнення Н-відповідей та М-відповідей з правого та лівого боків тіла. Маса тіла також негативно корелювала з порогоми Н-відповідей та М-відповідей з правого та лівого боків тіла, в трьох випадках статистично значущо, в одному – близько до значущості. В той же час не відмічається кореляції індексу маси тіла з порогоми Н-відповідей та М-відповідей (табл. 3.5).

Таблиця 3.6.

Таблиця статистичних оцінок кореляційного зв'язку між максимальними амплітудами Н-та М-відповідей та антропометричними параметрами.

| Параметр | Амплітуда Н-відповіді | | Амплітуда М-відповіді | |
|------------------|-----------------------|--------------|-----------------------|---------------|
| | Правий | Лівий | Правий | Лівий |
| Зріст | ,405** | ,288 | ,353* | ,358* |
| | ,008 | ,058 | ,024 | ,020 |
| | 44 | 44 | 44 | 44 |
| Маса тіла | ,370* | ,358* | ,481** | ,501** |
| | ,016 | ,017 | ,001 | ,001 |
| | 44 | 44 | 44 | 44 |
| Індекс маси тіла | ,101 | ,223 | ,323* | ,336* |
| | ,525 | ,146 | ,039 | ,030 |
| | 44 | 44 | 44 | 44 |

Примітка: статистична значущість кореляційного зв'язку * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

Виявлено також, що спостерігається позитивна кореляція зросту з максимальними амплітудами Н- та М-відповідей з правого та лівого боків тіла, в трьох випадках статистично значуща, в одному – близька до значущості. Маса тіла статистично значуще позитивно корелювала з максимальними амплітудами Н- та М-відповідей з обох боків тіла. Індекс маси тіла статистично значуще позитивно корелював з максимальними амплітудами М-відповідей з обох боків тіла, однак кореляції індексу маси тіла з максимальними амплітудами Н-відповідей не відмічалось (табл. 3.6).

Таблиця 3.7.

Таблиця статистичних оцінок кореляційного зв'язку між параметрами Н-рефлексу та М-хвилі (співвідношеннями порогів та максимальних амплітуд) та антропометричними параметрами.

| Параметр | Співвідношення порогів Н- та М-відповідей | | Співвідношення амплітуд Н- та М-відповідей | |
|------------------|---|-------|--|-------|
| | Правий | Лівий | Правий | Лівий |
| Зріст | -,365* | ,023 | ,021 | ,137 |
| | ,019 | ,884 | ,901 | ,382 |
| | 44 | 44 | 44 | 44 |
| Маса тіла | -,176 | ,108 | -,163 | ,086 |
| | ,270 | ,486 | ,322 | ,585 |
| | 44 | 44 | 44 | 44 |
| Індекс маси тіла | ,156 | ,130 | -,328* | -,006 |
| | ,331 | ,400 | ,041 | ,970 |
| | 44 | 44 | 44 | 44 |

Примітка: статистична значущість кореляційного зв'язку * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

Щодо показників співвідношень порогових значень та максимальних амплітуд Н- та М-відповідей з правого та лівого боків тіла, виявлено тільки статистично значущу негативну кореляцію зросту та співвідношення порогових значень Н- та М-відповідей, а також індексу маси тіла та співвідношення

амплітуд Н- та М-відповідей з правого боку тіла, в інших випадках кореляції не було відмічено (табл. 3.7).

Висновки до підрозділу 3.4

Таким чином, згідно з результатами проведених досліджень можна сформулювати наступні висновки:

1. Порівняльний аналіз параметрів Н-рефлексометрії у тренуваних осіб виявив статеві та вікові відмінності в чоловічих та жіночих групах дорослих спортсменів та юніорів.

2. У жінок порогові Н- та М-відповідей у середньому вищі, а амплітуди максимальних Н- та М-відповідей нижчі, ніж у чоловіків.

3. У дорослих спортсменів середні амплітуди М-відповідей вищі, а співвідношення амплітуд максимальних Н- та М-відповідей нижчі у порівнянні з юніорами.

4. Вікові та статеві відмінності параметрів Н-рефлексу та М-хвилі в деякій мірі можуть бути пов'язані з аналогічними відмінностями антропометричних параметрів.

5. У чоловіків середні значення зросту та маси тіла більші, ніж у жінок.

6. У дорослих спортсменів середні значення маси тіла та індексу маси тіла більші, ніж у юніорів.

7. Виявлено статистично значущий кореляційний зв'язок зросту, маси тіла та індексу маси тіла з пороговими значеннями та максимальними амплітудами Н- та М-відповідей. Спостерігається негативна кореляція зросту та маси тіла з величинами порогів виникнення Н-відповідей та М-відповідей з правого та лівого боків тіла; позитивна кореляція зросту та маси тіла з максимальними амплітудами Н- та М-відповідей з обох боків тіла; позитивна кореляція індексу маси тіла з максимальними амплітудами М-відповідей з обох боків тіла.

Основні результати підрозділу 3.4. опубліковано в таких працях:

1. Колосова, О. В. (2017). Гендерні особливості функціонального стану нервово-м'язового апарату у осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія*, 29, 89-93 [28].
2. Dornowski, M., Kolosova, Y. V., & Gorkovenko, A. V. (2017). Gender and Age-Related Peculiarities of the H-Reflex Indices in Sportsmen. *Neurophysiology*, 49(6), 458–461 [99].
3. Kolosova, O. (2018). Gender and age peculiarities of electromyographic indices in qualified biathlon athletes. *Здоров'я, фізичне виховання і спорт: перспективи та кращі практики: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, 15 травня 2018 р.* Київ: Київський університет Бориса Грінченка, 36-38 [147].
4. Kolosova, E. V., & Gorkovenko, A. V. (2018). Gender and age peculiarities of electromyographic indices in qualified rowing athletes. *Program No. 497.04. 2018 Neuroscience Meeting Planner. San Diego, CA: Society for Neuroscience.* Online [148].

РОЗДІЛ 4

АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕННЯ

Ми дослідили особливості модуляції Н-рефлексу *m. soleus* людини, обумовленої стомленням, викликаним довготривалим довільним скороченням *m. triceps surae*, у фізично нетренованих та тренуваних осіб. Істотним результатом проведеного дослідження є встановлення того факту, що стомлення камбалоподібного м'яза людини, викликане тривалим довільним статичним м'язовим скороченням м'язів-розгиначів стопи, приводить до значного падіння амплітуди Н-рефлексу, а процес відновлення амплітуди до початкового рівня складається з двох фаз – швидкої, тривалістю близько 200 с, і повільної, розрахункова тривалість якої складає близько 2 год (в групі нетренованих людей). У нашій роботі, на відміну від робіт інших авторів, проведено детальне вивчення усього процесу повернення амплітуди Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини до початкового рівня після його значного зменшення внаслідок стомлення м'яза. Як видно, повного повернення амплітуди Н-рефлексу до початкового рівня через 30 хвилин не настало, хоча спостерігалася чітка тенденція до цього. За нашими результатами, через 30 хв значення амплітуди Н-рефлексу складало 96,6% контрольної, а тривалість повного відновлення оцінювалась як 2 год. Слід зазначити, що проводити триваліше пряме дослідження на людині представлялося вкрай нелегким через принципові особливості Н-рефлексометрії, такі, як складність підтримання стабільності відведення. Слід згадати, що дослідження моносинаптичного рефлексу, проведені на тваринах, показали, що його амплітуда, зменшуючись після стомлення і потім відновлюючись, наближається до початкового значення лише через 60 хв після закінчення стомлюючої активації [152].

Дані, отримані нами у групах нетренованих та тренуваних людей, показали, що в обох групах випробуваних амплітуда Н-рефлексу знижувалася після періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз, у порівнянні з такою у початковому, контрольному, стані, а надалі поступово поверталася до

початкового рівня. Іншими авторами було показано, що через 5 хв після закінчення періоду активності, що призводила до м'язового стомлення, амплітуда Н-рефлексу, що відводиться від м'язів верхньої кінцівки людини, була дещо нижчою початкової, але близькою до неї [103]. За нашими результатами, через 5 хв величина Н-рефлексу у групі нетренованих осіб досягала 93,3% вихідного значення. За даними вищезгаданих авторів, у порівнянні з контрольним значенням величина нормованого Н-рефлексу м'яза, що відводить великий палець руки (*m. abductor pollicis brevis*) зменшилася на 30 % після стомлюючого максимального довільного скорочення [103]. За нашими результатами, після стомлюючого зусилля спостерігалось зниження величина Н-рефлексу у групі НТ на 40 % контрольного значення. Отже, отримані нами дані підтверджують та доповнюють результати попередніх досліджень.

Виникає питання про механізми пригнічення Н-рефлексу, пов'язаного із стомленням. Вже на початку періоду фізичного навантаження механічні та хімічні стимули починають активувати рецептори, розташовані на закінченнях сенсорних нервових волокон груп III та IV [66]. Відомо, що аференти групи III, які називають також А δ волокнами, є слабомієлінізованими та проводять імпульси із швидкістю 2,5-30 м/с; аференти групи IV, або ж С волокна, немієлінізовані та проводять імпульси із швидкістю менше 2,5 м/с (у котів та собак); рецептори аферентів груп III та IV являють собою вільні нервові закінчення (такі, що не мають спеціалізованих рецепторних структур [125]. Щодо сенсорної інформації, яку сприймають аференти груп III та IV, існують різні точки зору. За даними одних дослідників, у триголовому м'язі kota такі рецептори можна класифікувати на чотири типи: низькопорогові механорецептори (відносно нечутливі до розтягнення та скорочення м'яза), ергорецептори, які стимулюються м'язовим розтягненням та скороченням, терморецептори (нечутливі до механічного подразнення), ноціцептори, що реагують на стимул достатньо великої сили [164]. Інші дослідники вважають закінчення тонких аферентів скелетних м'язів полімодальними рецепторами,

які відповідають на механічну, хімічну та температурну стимуляцію, хоча і не заперечують певний ступінь диференціації таких рецепторів [153]. За допомогою електронної мікроскопії були локалізовані вільні нервові закінчення аферентів груп III та IV у Ахіллового сухожилку та триголовому м'язі гомілки kota: закінчення аферентів групи III знаходили у венах та лімфатичних судинах, сполучній тканині оболонки та в ендоневрії сухожилка, а також у артеріях, венах та лімфатичних судинах триголового м'яза гомілки; закінчення аферентів групи IV розташовувалися у сполучній тканині сухожилка, поруч з його кровоносними та лімфатичними судинами, а також в артеріолах, прекапілярних сегментах, венах та лімфатичних судинах триголового м'яза гомілки [67; 105].

Відомо, що м'язове стомлення супроводжується хімічними і фізичними змінами в м'язі. Насамперед це накопичення метаболітів (молочної кислоти (лактату), неорганічних фосфатів) та, як наслідок, зниження рівня рН [74; 118; 203]. Так, рівень лактату в крові людини може підвищуватися від 1-2 ммоль*л⁻¹ у стані спокою до 5-17 ммоль*л⁻¹ в умовах фізичного навантаження різної інтенсивності [129; 142]; рН скелетного м'яза людини, що становить близько 7,0 у стані спокою, в умовах високоінтенсивного навантаження знижується до 6,2-6,8 [129; 138; 190; 191; 209]. Протягом фізичного навантаження з великою потребою в енергії рівень АТФ залишається майже постійним, в тому числі завдяки проходженню реакції утворення АТФ з АДФ та креатинфосфату, каталізованою креатинкіназою, що призводить до появи вільних іонів фосфату [64]. Суттєво зростаюча в умовах стомлення концентрація неорганічних фосфатів в міоплазмі негативно впливає як на міофібрилярні білки, викликаючи зниження продукції сили міофібриллами, так і на процес м'язової активації, а також призводить до зниження вивільнення іонів Ca²⁺ у саркоплазматичному ретикулумі. Дослідники вважають, що такий механізм є характерним для стомлення в умовах фізичної активності великої інтенсивності, що відбувається протягом кількох хвилин [63; 207]. Виявлено також, що після іммобілізації, пов'язаною з травмою стопи, спостерігалось

значуще зниження сили м'язів-згиначів стопи (плантарних флексорів) з одночасним значущим підвищенням концентрації неорганічних фосфатів та співвідношення концентрацій фосфатів та креатинфосфату; у перебігу реабілітації як концентрація фосфатів, так і співвідношення концентрацій фосфатів та креатинфосфату зменшилися, тоді як сила плантарних флексорів збільшилася – регресійний аналіз показав обернено пропорційну залежність між концентрацією неорганічних фосфатів *in vivo* та м'язовою силою [177].

Показано, що фізичне навантаження супроводжується також внутрішньом'язовим накопиченням вільних радикалів: з використанням методу електронної парамагнітної резонансної спектроскопії виявлено збільшення вмісту мітохондріального убісеміхінона та внутрішньом'язових гідропероксидів ліпідів після дво- та трьоххвилинного виконання вправ на розгинання коліна з навантаженням 50% та 100% максимального [72]. Крім цього, є дані про збільшення вмісту первинних антиоксидантних ферментів в серцевому та скелетних м'язах як наслідок фізичних тренувань; зазначається, що ступінь такої адаптації антиоксидантних систем залежить від інтенсивності та тривалості фізичних навантажень [183].

В умовах фізичного навантаження та стомлення відбувається також збільшення внутрішньом'язового тиску, що у сукупності з хімічними змінами призводить до активації високопорогових механорецепторів та метаборецепторів, які представлені у м'язі вільними нервовими закінченнями аферентів груп III та IV [98]. Amapn зазначає, що аференти цих груп відіграють ключову роль у перебігу фізичного навантаження на витривалість. По-перше, постійний зворотний зв'язок від працюючого скелетного м'язу є важливим для адекватного реагування кардіореспіраторної системи організму, що суттєво для оптимальної роботи та попередження передчасного стомлення. По-друге, аференти груп III та IV здійснюють гальмівний зворотний зв'язок до ЦНС, таким чином впливаючи на регуляцію центральних моторних команд та обмежуючи розвиток периферичного стомлення до критичної межі, щоб захистити організм від виснаження або травмування [66].

За даними експериментів на тваринах, скорочення м'яза викликало збільшення інтенсивності розрядів в аферентних волокнах груп III і IV. Крім того, автори цього дослідження припустили, що аференти групи III стимулюються механічними ефектами м'язового скорочення, а групи IV – метаболічними продуктами [144]. Показано, що збільшення концентрації молочної кислоти у м'язі під час його скорочення призводило до збільшення розрядів в аферентних волокнах групи III [197], молочна кислота, що накопичувалася у м'язі протягом стомлення, викликаного низькочастотною стимуляцією, викликала активацію м'язових аферентів групи IV [95], ін'єкції молочної кислоти у м'яз були причиною помітної активації аферентів груп III і IV [97]. За результатами Decherchi, м'язове стомлення, що було викликане прямою електричною стимуляцією м'яза, зумовлювало значну активацію аферентів груп III та IV, і ця активація зберігалася впродовж 3 хв після періоду стомлення [97]. Приблизно такий час був потрібний у наших експериментах для достатньо швидкого відновлення амплітуди Н-рефлексу до рівня, близького до контрольного (перша фаза), що дозволяє припустити існування зв'язку між активацією аферентів груп III і IV і пригніченням Н-рефлексу. Що ж до другої фази (тривалістю більше 30 хв), можна припустити, що вона пов'язана з поступовим вимиванням і нейтралізацією метаболітів, які накопичилися в м'язі в результаті стомлюючого скорочення. За літературними даними, після короткого фізичного навантаження великої інтенсивності зазвичай спостерігається швидке відновлення рівня максимального довільного м'язового скорочення внаслідок зменшення впливів центрального стомлення (протягом двох хвилин) та периферичного стомлення, пов'язаного з узгодженням збудження-скорочення у м'язі (протягом трьох-п'яти хвилин). Повного відновлення м'язової функції, однак, може не відбутися протягом кількох годин, що, на думку авторів, пов'язано з тривалим порушенням вивільнення внутрішньоклітинного Ca^{2+} [88]. За даними досліджень інших авторів, концентрація лактату та рівень рН у м'язі (*m. quadriceps femoris*) та у крові людини через 20 хвилин після м'язового стомлення, яке виникало внаслідок

динамічного навантаження на ергометрі протягом 6-11 хвилин, наближалися до контрольних значень, але не дорівнювали їм [191]. Ймовірно, в наших дослідженнях ми спостерігаємо два паралельно йдучих у м'язі процеси, впливаючих на амплітуду Н-рефлексу: перший – активація аферентів груп III і IV, викликана метаболічними і механічними змінами, яка зберігається на достатньо високому рівні протягом кількох хвилин після м'язового стомлення та є причиною вираженого пригнічення Н-рефлексу в першій фазі його відновлення після стомлюючого навантаження, та другий – накопичення та подальше повільне вимивання метаболітів із стомленого м'яза, яке є причиною того, що амплітуда Н-рефлексу не досягає вихідної величини і через 30 хв.

Результати експериментів з реєстрацією моносинаптичного рефлексу на тваринах показали, що протягом стомлення, обумовленого електричною стимуляцією нерва, гальмування МСР викликано активацією аферентів груп III та IV, чутливими до капсаїцину, та передається на Ia аференти пресинаптичним шляхом [156; 179]. Гальмівний ефект може передаватися за допомогою інтернейронів або прямим впливом капсаїцин-чутливих аферентів на товсті аференти – дослідниками було показано анатомічне існування прямого синаптичного контакту між зазначеними тонкими волокнами і товстими аферентними аксонами [96]. На думку Duchateau, стомлення м'язів верхньої кінцівки не впливає на поріг активації мотонейронів, але в умовах такого стомлення спостерігаються зміни периферичної імпульсації, які, можливо, викликають пресинаптичне гальмування Ia аферентів та/або гальмування інтернейронів у олігосинаптичних мережах. За спостереженнями авторів, доволі повільний перебіг зниження Н-рефлексу підтримує точку зору, що такі шляхи гальмування активуються метаболічними та/або хімічними змінами в м'язі, що стомлюється [103]. Результати дослідження моносинаптичного рефлексу камбалоподібного м'яза, проведені на децереброваних котах, показали загалом подібну нашим результатам динаміку пригнічення та відновлення цього рефлексу після активації м'яза, що викликала його стомлення. Так, одразу після проведення стомлюючої стимуляції амплітуда МСР-

відповіді зменшувалась до $0,63 \pm 0,04$ (63 %) від контрольного значення, відновлення розпочиналося приблизно через 20 хвилин, і амплітуда МСР становила $0,90 \pm 0,02$ (90 %) від початкового рівня через 50 хвилин [152]. За нашими результатами, у групі нетренованих людей середня амплітуда Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду кондиціюючого стомлення зменшувалась до $59,4 \pm 3,9$ % початкової, а через 30 хв значення амплітуди Н-рефлексу становило 96,6 % контрольного значення.

На відміну від групи нетренованих людей, у групи осіб, тренуваних до фізичного навантаження, пригнічення Н-рефлексу під впливом стомлення було меншим і за амплітудою, і за часом, за результатами наших досліджень. За даними літератури, тренування призводить до меншої вираженості таких проявів стомлення, як зростання концентрації лактату та зниження рН протягом фізичного навантаження високої інтенсивності; при цьому менша концентрація вільних іонів H^+ може бути пов'язана як із зниженням їх продукції, так і зі збільшенням клітинної буферної здатності [192; 202]. Показано також, що при виконанні стандартного фізичного навантаження нижча концентрація молочної кислоти в крові свідчить про більш високий рівень тренуваності спортсмена [16]. Гліколітичний механізм енергозабезпечення, який є анаеробним механізмом ресинтезу АТФ, є суттєвим для фізичного навантаження субмаксимальної інтенсивності, що триває від 20-30 с до 2-3 хв. Гліколітичні (або лактатні) можливості організму залежать від запасів вуглеводів, що знаходяться у вигляді глікогену в м'язах, печінці і у вигляді вільної глюкози в крові і в позаклітинній рідині. Накопичення молочної кислоти (лактату) в організмі під час тренувань і змагань – один з основних чинників, лімітуючих підвищення працездатності і результативності спортивних досягнень (особливо в циклічних видах спорту) [10]. Чим вище рівень тренуваності спортсмена, тим досконаліше механізм компенсації метаболічних порушень. Показано, що у стані спокою рН артеріальної крові у спортсменів практично така ж, як і у нетренованих людей (близько 7,40). Однак при виконанні однакового по потужності навантаження у тренуваного спортсмена рН крові може

зменшуватися до 7,15, а у нетренованих осіб – до 7,01. Вважається також, що у жінок ацидоз при однаковому навантаженні виражений більше, ніж у чоловіків, а у юних спортсменів – більше, ніж у спортсменів старшого віку [45]. Нейтралізація лактату здійснюється буферними системами крові (бікарбонатною, фосфатною, білковою) і залежить від їх місткості. Деякі дослідники вважають, що буферні системи крові мало змінюються під впливом тренувань [38; 111]. Разом з цим, за результатами досліджень виявлено, що фізичне тренування протягом 7 днів (по 2 год навантаження на велоергометрі на рівні 60 % від VO_2 макс) призводило до меншої продукції лактату, а також до меншої концентрації слабких кислот у плазмі артеріальної та венозної крові в умовах тестового навантаження [184]. Показано також, що фізичне тренування протягом п'яти тижнів (вправи на тренажерах) призводило до значущого у порівнянні з контрольною групою зменшення накопичення іонів водню та лактату у м'язах та у крові в умовах тестового фізичного навантаження: одразу після його закінчення та через 5 хв [111]. Слід зазначити, що в групі тренованих людей в наших дослідженнях брали участь спортсмени-легкоатлети, бігуни на середні дистанції. Дослідниками раніше було виявлено значуще нижчий рівень лактату крові (який відображає рівень активності анаеробних гліколітичних процесів) у групах бігунів-стайєрів та бігунів на середні дистанції, ніж у групі бігунів-спринтерів, на третій хвилині відновлювального періоду після виконання навантажувального тесту ступенеподібно зростаючої потужності (на тредмілі); тобто тренування на витривалість призводить до меншого накопичення молочної кислоти в умовах стандартизованого фізичного навантаження [40]. Таким чином, можна припустити, що менш виражене пригнічення Н-рефлексу в групі тренованих осіб пов'язане з меншим накопиченням метаболітів та їх швидшою нейтралізацією в умовах стомлення у людей, більш тренованих до фізичного навантаження.

Як вже було відмічено, апроксимація залежності амплітуди Н-рефлексу від часу в інтервалі від 0 до 1800 с (30 хв) після закінчення періоду стомлюючого зусилля надала можливість представити таку залежність у групі

нетренованих осіб двофазною експоненціальною функцією. Це дозволило припустити наявність двох фаз відновлення амплітуди до початкового рівня - швидкої та повільної. Так, для групи нетренованих осіб можна виділити дві фази відновлення амплітуди до початкового рівня: першу, «швидку» фазу (постійна часу: 67 с), тривалістю близько 200 с, і другу, «повільну» фазу (постійна часу: 2325 с), тривалість якої, оцінена методом екстраполяції, складає близько 2 год. Іншими словами, період повного відновлення величини Н-рефлексу перевищував тривалість швидкої фази більше, ніж в 30 разів. У групі тренуваних осіб залежність амплітуди Н-рефлексу від часу в інтервалі від 0 до 1800 с апроксимувалася двома експоненціальними функціями в двох послідовних часових інтервалах: 0-135 с та 135-1800 с. Слід зауважити, що амплітуда Н-рефлексу досягала відмітки 100% вихідної вже в межах першої фази (постійна часу: 104 с), приблизно через 100 с, після чого спостерігалось невелике перевищення вихідного рівня і поступове повернення до початкового стану; тобто у групі тренуваних осіб відмічалась практична відсутність другої фази, і відновлення відбувалося значно швидше. Вважається, що у здорової людини Н-рефлекс зазвичай знаходиться у пригніченому стані, що можна пояснити дією інтрасегментарних гальмівних механізмів та супрасегментарними гальмівними впливами. При функціональних або органічних патологічних змінах у структурах ЦНС, що призводять до зменшення низхідних гальмівних впливів, спостерігається полегшення реалізації Н-рефлексу в м'язах гомілки, крім того, Н-рефлекс може з'явитися і інших м'язах, в яких він зазвичай відсутній [4]; у пацієнтів з хронічним паралічем внаслідок травми верхніх відділів спинного мозку зменшується пригнічення Н-рефлексу при стимуляції з частотою 1, 5 та 10 Гц та відсутня його депресія при стимуляції з частотою 0,2 Гц у порівнянні з показниками здорових осіб [195]. Можна припустити, що перевищення контрольного рівня Н-рефлексу у кваліфікованих спортсменів («овершут») в наших дослідженнях пов'язане з адаптаційними реакціями нервової системи до тривалого фізичного навантаження, серед яких – зниження інтенсивності аутогенного та

супрасегментарного гальмування, що призводить до розгальмування мотонейронів активних м'язів [208]. До того ж, показано, що стомлення м'язів верхньої кінцівки викликає полегшення низхідного супраспінального потоку, який компенсує нестачу збудження з периферичних аферентів на мотонейрони [103]. Тобто, в умовах відновлення після м'язового стомлення зниження інтенсивності супрасегментарного гальмування у сукупності з полегшенням низхідного супраспінального потоку може призводити до ефекту перевищення контрольного рівня Н-рефлексу («овершуту») у кваліфікованих спортсменів.

Парна стимуляція *n. tibialis* (міжстимульний інтервал 500 мс) в стані спокою та після тривалого довільного скорочення цього м'яза, що викликає її стомлення, дозволила виявити вплив гомосинаптичної постактиваційної депресії на динаміку Н-рефлексу *m. soleus* у фізично нетренованих та тренуваних осіб. Реєстрація у наших дослідженнях кондиційованого Н-рефлексу, викликаного подразненням *n. tibialis* (а саме стимуляцією другим імпульсом в парі), показала, що Н-рефлекс камбалоподібного м'яза у стані спокою в таких умовах пригнічується приблизно на 56% у нетренованих та на 51% у тренуваних осіб. Після періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз, амплітуда як тестового, так і кондиційованого (другого в парі) Н-рефлексу була зниженою у порівнянні з відповідним показником у вихідному стані, а надалі поступово поверталася до початкового рівня. Можна зауважити, що динаміка амплітуд тестового і кондиційованого Н-рефлексів в межах періоду відновлення в групах нетренованих і тренуваних осіб виявилася загалом подібною. Це узгоджується з результатами Racinais et al., що досліджували температурозалежні зміни відновлення Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини при збільшенні міжстимульних інтервалів в умовах розвитку ГПАД; автори виявили, що хоча амплітуда Н-рефлексу знижувалася під впливом підвищення температури середовища, час відновлення Н-рефлексу та співвідношення кондиційованого та тестового Н-рефлексу залишалися незмінними [185].

Амплітуда тестового Н-рефлексу у групі нетренованих осіб навіть через 10 хв після закінчення періоду стомлюючого зусилля ще не відновлювалася і була значуще меншою, ніж контрольне значення. Можна припустити, що це пов'язано з виснаженням запасів трансмітера нервово-м'язової передачі внаслідок повторної тривалої стимуляції під час тестування. Слід, проте, підкреслити, що у групі тренуваних осіб амплітуда тестового Н-рефлексу вже через 135 с після закінчення періоду стомлюючого зусилля не демонструвала значущої різниці у порівнянні з контрольним показником, тобто у тренуваних осіб відновлення Н-рефлексу відбувалося швидше.

Коефіцієнт інтенсивності гальмування Н-рефлексу (K_i) під впливом ГПАД щодо контрольного показника був статистично значущо більшим у групі нетренованих осіб та близько до значущості більшим у групі тренуваних осіб через 90 с після періоду стомлення. Окрім цього, безпосередньо після закінчення періоду стомлюючого зусилля величина K_i у нетренованих осіб була значущо більшою, ніж у тренуваних. Подібні зміни вказують на те, що збільшення інтенсивності ГПАД після періоду розвитку стомлюючого зусилля більш виражене у нетренованих осіб порівняно із тренуваними.

Дослідження динаміки величини Н-рефлексу камбалоподібного м'яза після закінчення періоду розвитку стомлюючого зусилля в умовах розвитку сегментарного гальмування від Ia-аферентів нерва до м'язів-антагоністів (при стимуляції іпсилатерального *n. peroneus communis*, що передувала стимуляції *n. tibialis* з міжстимульним інтервалом 15 мс) показало, що після згаданого зусилля амплітуда як тестового, так і кондиційованого Н-рефлексу знижувалася в порівнянні з відповідним показником у вихідному стані, а надалі поступово поверталася до початкового рівня. За літературними даними, міжстимульний інтервал між стимуляцією *n. peroneus communis* та *n. tibialis* 2-3 мс відповідає дисинаптичному реципрокному гальмуванню від Ia-аферентів нерва до м'язів-антагоністів [92], тоді як більш тривалі інтервали, 15-20 мс пов'язані із пресинаптичним гальмуванням (D1-пригнічення), що діє на Ia-аференти *n. tibialis* через олігосинаптичні ланцюги від Ia-аферентів нерва до м'язів-

антагоністів, *n. peroneus communis* [86; 112; 116; 145; 168]. Динаміка середніх амплітуд кондиційованого і некондиційованого Н-рефлексу в межах періоду відновлення після стомлення була дуже подібною в середньому по групі, а зменшення амплітуди кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після періоду розвитку зусилля, що стомлювало м'яз, було пропорційним зменшенню тестового Н-рефлексу як для середніх по групі, так і для індивідуальних показників. Отримані дані дають можливість припустити, що безпосередньо після стандартизованого зусилля, що стомлює м'яз, пригніченню, пов'язаному зі стомленням, підлягає певна частина (за нашими даними в середньому по групі близько 35%) мотонейронів, що рефлекторно збуджуються; ця частка не залежить від вихідної амплітуди Н-рефлексу.

За результатами наших досліджень, гальмівний вплив м'язового стомлення на Н-рефлекс складав у середньому по групі 34,6% (різниця між амплітудою тестового Н-рефлексу у стані спокою та безпосередньо після закінчення періоду стомлення), у той час як вплив сегментарних гальмівних процесів, що виникали у результаті стимуляції *n. peroneus communis*, становив 24,4% (різниця між амплітудами тестового та кондиційованого Н-рефлексу в стані спокою). З цього випливає, що розрахунковий сумарний гальмівний вплив м'язового стомлення та стимуляції *n. peroneus communis* на Н-рефлекс мав би дорівнювати порядку 59%. З іншого боку, якщо оцінити такий сумарний гальмівний вплив як різницю між амплітудами тестового Н-рефлексу у стані спокою та кондиційованого Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду стомлення, він становитиме майже 52%. З цього можна зробити висновок, що гальмування, пов'язане зі стомленням та гальмування, зумовлене сегментарними гальмівними процесами, реалізуються переважно по різних нервових шляхах (хоча можливою є часткова конвергенція різних гальмівних впливів).

Результати дослідження пресинаптичного гальмування моносинаптичного рефлексу камбалоподібного м'яза, проведені на тваринах (децереброваних котах), показали аналогічну нашим результатам динаміку

пригнічення та відновлення тестового та кондиційованого рефлексу після активації м'яза, що викликала його стомлення. При цьому середня по групі інтенсивність пресинаптичного гальмування моносинаптичного рефлексу камбалоподібного м'яза, яке викликалося стимуляцією нерва до м'яза-антагоніста, підвищувалась приблизно вдвічі через 12 хв після періоду стомлення і потім поверталася до вихідних значень через 53 хв після закінчення активації, що викликала м'язове стомлення [152]. В нашому дослідженні, однак, відмічався індивідуальний характер динаміки інтенсивності гальмування Н-рефлексу, кондиційованого стимуляцією *n. peroneus communis*, в умовах відновлення після стомлення. У різних обстежуваних інтенсивність зростала або знижувалась в різні часові проміжки періоду відновлення Н-рефлексу. У деяких K_i (коефіцієнт інтенсивності гальмування) тільки зростав, у інших – тільки знижувався відносно значень у стані спокою, але у більшості були в наявності обидві фази. Через 30 хв після закінчення періоду стомлення, тобто наприкінці тесту, інтенсивність гальмування поверталася до вихідних значень практично у всіх обстежуваних. При цьому варіативність коефіцієнту інтенсивності гальмування у групі (коефіцієнт варіації) підвищувалась після періоду стомлення у порівнянні з показниками у стані спокою; надалі коефіцієнт варіації інтенсивності гальмування зменшувався, наближуючись до початкового, контрольного рівня через 30 хв після закінчення періоду стомлення. Отримані результати можуть свідчити про складний (такий, що відповідає функційному стану нервово-м'язової системи на даний момент часу) характер процесів, що відбуваються у м'язі, сегменті спинного мозку та супрасегментарних структурах людини при стомленні та відновленні після зусилля, що стомлює м'яз. Слід також зазначити, що навряд чи правомірно проводити прямі аналогії між результатами, отриманими в експериментах на спрощеному препараті спинного мозку у тварин, та результатами досліджень м'язового стомлення у людини із застосуванням неінвазивних методик.

Потрібно відмітити, що дані стосовно змін тестового Н-рефлексу після періоду розвитку стомлюючого зусилля в умовах парної стимуляції *n. tibialis*, а

також в умовах стимуляції *n. peroneus communis* узгоджуються з аналогічними результатами наших досліджень змін Н-рефлексу без кондиціонування, що свідчить про високу повторюваність результатів за аналогічних умов дослідження.

Разом з достатньою стійкістю морфологічної і функціональної організації нервової системи пластичність є її найважливішою властивістю. Без здатності нервової системи до формування нових функціональних взаємодій, до змін ефективності або спрямованості зв'язків між нервовими клітинами навчання було б взагалі неможливе [9]. Нині проблема рухового навчання привертає широку увагу в зв'язку з великою кількістю нових фактів про пластичність центральних моторних структур [198; 212]. Дослідники зазначають, що низхідні нервові системи здійснюють постійний контроль спінальних ланцюгів впродовж набування нових візуально-моторних навичок [180]. Для оцінки фізичного розвитку людини в процесі адаптації до фізичного навантаження широко використовують антропометричний метод дослідження, який дозволяє отримати об'єктивні дані про важливі морфологічні параметри тіла, такі, як зріст та маса [208]. Однак, поняття фізичного розвитку включає як сукупність антропометричних показників, так і параметри функційного стану систем організму, які забезпечують рухову активність [39; 52]. Результати нашого дослідження статевих та вікових особливостей електроміографічних показників за допомогою методу Н-рефлексометрії показали, що в цілому у жінок значення порогів виникнення Н- та М-відповідей є дещо вищими, а максимальні амплітуди обох даних електроміографічних відповідей – нижчими, ніж у чоловіків. Відомо, що жирові прошарки на кінцівках в організмі жінок є звичайно відносно більшими, ніж у чоловіків [208]. Логічно вважати, що вищі пороги генерації Н- та М-відповідей у жінок можуть бути пов'язані з дещо більшою товщиною підшкірної жирової клітковини в місцях черезшкірної стимуляції нерва і, відповідно, більшим електричним опором щодо подразнюючого струму. Це узгоджується з результатами досліджень спортсменів різних видів спорту, за якими вищі пороги генерації Н- та М-

відповідей (і значущо більший вміст жиру в усьому тілі, а також у нижніх кінцівках) спостерігалися у стрибунів у воду у порівнянні з велосипедистами [30].

Більші амплітуди максимальних Н- та М-відповідей камбалоподібного м'яза у чоловіків у порівнянні з аналогічними показниками у жінок, скоріш за все, обумовлені проявами статевого диморфізму, а саме – відчутно більшим об'ємом м'язових волокон у м'язах нижніх кінцівок у чоловіків, ніж у жінок, в першу чергу за рахунок більшої площі їх поперечного перерізу, а також внаслідок їх більшої довжини [208]. Слід зазначити, що величину амплітуди М-відповіді можна розглядати як корелят сили м'язового скорочення. Ще Ухтомский писав, що сила м'язів, при інших рівних умовах, пропорційна її поперечному перерізу [58]. Саме більший об'єм м'язових волокон (і більша загальна м'язова маса, як наслідок) дозволяє чоловічому організму розвивати більшу силу, ніж жіночому. Статевий диморфізм, проявом якого є більша м'язова маса та більші за розміром м'язові клітини у чоловіків, зазвичай пояснюється відмінностями у роботі ендокринної системи: відомо, що концентрація тестостерону у крові чоловіків більше, ніж у жінок, приблизно у 10 разів [213]. Виявлено, що у групі людей, які не займаються фізичними вправами, площа поперечного перерізу м'яза чоловіків більше, ніж у жінок. Так, площа поперечного перерізу двоголового м'яза плеча у нетренованих чоловіків дорівнює $14,1 \pm 2,9 \text{ см}^2$ [159], а у нетренованих жінок $8,9 \pm 0,9 \text{ см}^2$ [65].

За результатами наших досліджень, середні амплітуди максимальних М-відповідей у чоловіків вищі, ніж аналогічні показники у жінок, на 15,6% у групах юніорів та на 31,6% ($p < 0,01$) у групах дорослих осіб. Відомо, що фізичні тренування однакової спрямованості у жінок призводять до меншої функційної гіпертрофії м'язів, ніж у чоловіків [208]. Так, за даними Drinkwater, площа поперечного перерізу м'язових волокон II типу (швидких, за класифікацією Burke) на 40% більша у тренованих чоловіків у порівнянні з нетренованими, в той же час у тренованих жінок – лише на 15% [82; 100]. За даними інших дослідників, площа поперечного перерізу м'язів бодібілдерів-чоловіків на 40-

50% більше, ніж такий показник чоловіків, що не тренуються [159]; у жінок-бодибілдерів різниця цього показника з таким у нетренованих жінок становить 35% [65]. Це загалом узгоджується з отриманими нами результатами, за якими відмінності середніх амплітуд максимальних М-відповідей у дорослих осіб та юніорів різняться в залежності від статі: показники вищі у групах чоловіків на 27,0% ($p < 0,01$), але тільки на 9,8 % у групах жінок. Однак, хоча абсолютні силові показники у чоловіків в середньому більше, ніж у жінок, при розрахуванні сили відносно одиниці площі поперечного перерізу м'яза різниці не спостерігається. За даними досліджень, гістологічні та біохімічні якості у м'язів чоловіків та жінок не мають відмінностей [193]. Відомо, що м'язова маса та розмір м'язових клітин визначається балансом між синтезом та розпадом м'язового білка [186]. За результатами досліджень, показники м'язової внутрішньоклітинної кінетики амінокислот, а саме продукції, утилізації та внутрішньоклітинної доступності фенілаланіну та аланіну, нормалізовані відносно об'єму нижньої кінцівки, значуще більші у чоловіків у порівнянні з показниками у жінок. Однак, такі показники кінетики амінокислот, нормалізовані відносно розрахованої сухої (м'язової) маси нижньої кінцівки, не відрізняються у групах чоловіків та жінок; тобто автори наголошують, що статевих відмінностей у базовому м'язовому внутрішньоклітинному обміні амінокислот немає, якщо дані нормалізовані відносно сухої маси [121].

Більші амплітуди максимальних М-відповідей у чоловіків можуть свідчити також про адаптаційні реакції нервової системи, що призводять до залучення додаткових рухових одиниць, які діють синхронно та збільшують силу м'яза. Відомо, що сила, яку здатен розвинути м'яз протягом довільного скорочення, залежить від кількості активованих мотонейронів (а отже, і рухових одиниць), а також частоти їх імпульсації [73; 115; 170]. Ці властивості відомі як рекрутування та частотне кодування, відповідно; майже у всьому діапазоні дії м'яза сила, яку він генерує, контролюється змінами рекрутування МО та частотного кодування, що відбуваються паралельно [115].

Слід відмітити, що в наших дослідженнях показник співвідношення максимальних Н- та М-відповідей, що відображає рівень сегментарної рефлекторної збудливості альфа-мотонейронів [36], не мав значущих статевих відмінностей, що може свідчити про подібність спінальних регуляторних механізмів у чоловіків і жінок, що займаються однаково спрямованою фізичною діяльністю, оскільки камбалоподібний м'яз, який в основному складається з повільних моторних одиниць, здебільшого контролюється на рівні спинного мозку [36].

Вищі амплітуди М-відповідей у дорослих спортсменів у порівнянні з юніорами можуть бути наслідком певної вікової специфіки адаптаційних реакцій нервової системи до фізичного навантаження. Нервові механізми, активність яких визначає силу скорочення м'яза (корелятом якої може бути величина амплітуди М-відповіді), при тривалих фізичних тренуваннях забезпечують рекрутування більшого числа рухових одиниць, діючих синхронно, а також деяке зниження інтенсивностей аутогенного і супрасегментарного гальмування. Останній феномен зумовлює розгальмування мотонейронів активних м'язів [208]. Вважається, що нервова система використовує такі механізми керування активністю моторних одиниць для зміни сили та швидкості м'язового скорочення: частота та паттерн міжімпульсних інтервалів; число активних моторних одиниць; їх синхронізація [57]. Встановлено, що у нетренованих людей при м'язовому скороченні синхронізується не більше 20% МО, а тренування силової спрямованості підвищує ступінь синхронізації роботи МО [17; 165]. Показано, що тренування протягом шести тижнів, спрямоване на збільшення сили або на збільшення витривалості, по-різному змінювало рівень частотного кодування МО в умовах стандартизованого ізометричного навантаження м'язів стегна-розгиначів коліна (30 % максимального довільного скорочення – МДС). Так, в групі осіб, що тренували м'язову силу (одне повторення навантаження, 60-70% максимального), частота імпульсації МО зростає від $11,4 \pm 1,2$ до $12,7 \pm 1,3$ Гц, а в групі осіб, що тренували витривалість (20-50 хв педалювання на рівні ЧСС

50-75% максимальної), цей показник зменшився з $11,3 \pm 1,5$ до $10,1 \pm 1,1$ Гц; $\text{mean} \pm \text{s.e.m}$) [204]. Aagard et al. виявили значуще збільшення нахилу кривої залежності сили м'язів передньої поверхні стегна від часу їх скорочення (тобто швидкості м'язового скорочення), а також збільшення м'язового імпульсу (інтегрального показника сили, що розвиває м'яз, за стандартний інтервал часу) після 14-ти тижнів тренувань силової спрямованості в групі здорових молодих чоловіків. Такі зміни у параметрах вибухової м'язової сили автори пов'язують із збільшенням рівня еферентної нервової імпульсації внаслідок адаптації до фізичних навантажень, проявом чого є підвищення амплітуди електроміограми, а також потужності електроміограми, нормованої відносно часу, в межах початкової фази м'язового скорочення (0-200 мс) [62]. З іншого боку, тривале зниження рівня фізичної активності може призводити як до зменшення м'язової маси, так і до зниження рівня м'язової активації [101]. Так, показано зниження сили м'язів руки (*m. interosseus dorsalis* та *m. adductor pollicis*), без змін у порядку рекрутування МО, після 6-8 тижнів їхньої іммобілізації; при цьому максимальні рівні імпульсації МО знижувались від $31,0 \pm 8,9$ до $19,0 \pm 4,9$ Гц ($\text{mean} \pm \text{SD}$) [102].

Різниця параметрів Н-рефлексометрії у дорослих спортсменів та юніорів може бути також пов'язана з різним рівнем гіпертрофії м'язів. Взагалі у дорослих площа поперечного перерізу м'язів більше, ніж у дітей. Перший етап збільшення м'язової маси відбувається у віці 6-7 років, другий – у 14-17 років в умовах активізації статевих гормонів. У віці 18-20 років у юнаків, а у віці 20-22 роки у дівчат досягається максимум значень обхвату кінцівок, що залишається на такому рівні до 45 років, після чого м'язова маса поступово зменшується з віком [22]. Потрібно відмітити, що збільшення віку з 18 до 30 років у кваліфікованих спортсменів супроводжується підвищенням рівня адаптації до фізичного навантаження. Під впливом силового та швидко-силового тренування об'єм і маса м'язів збільшуються за рахунок прискорення процесів синтезу скоротливих та структурних білків, збільшення вмісту яких у м'язових

волокнах (переважно швидкого типу) веде до збільшення товщини міофібрил, що є проявом м'язової гіпертрофії; тренування на витривалість призводить до саркоплазматичної гіпертрофії (збільшення вмісту саркоплазми у м'язових волокнах), збільшення кількості мітохондрій, підвищеної капіляризації м'язових волокон (переважно повільного типу) [49; 90]. За даними експериментів на тваринах, тривале фізичне тренування (3-тижневе щоденне плавання щурів протягом 30 хв з додатковим навантаженням) супроводжувалося адаптивними змінами у тканині литкового м'яза, такими, як збільшення кількості функціуючих капілярів на одиницю площі м'язової тканини, що дає змогу припустити наявність формування компенсаторних механізмів у системі мікроциркуляції, спрямованих на покращення метаболічних процесів в умовах експериментальних фізичних навантажень. Автори спостерігали також збільшення загальної кількості мітохондрій субсарколемальної та інтраміофібрилярної субпопуляцій та збільшення лінійних розмірів мітохондрій і загальної площі мітохондрій в одиниці об'єму м'язової тканини, тобто відбувалась активація морфогенезу мітохондрій у відповідь на тривале навантаження [51]. Крім вищевказаного збільшення площі поперечного перерізу м'язів як наслідку тренувальних навантажень, показано також, що під впливом силового тренування (у динамічному режимі) в м'язах відбувається видовження м'язової частини та скорочення сухожильної, тобто довжина м'язових волокон збільшується [22]. Слід зауважити, що кількість м'язових волокон, яка теж могла б обумовити величину сили м'яза (та, як наслідок, М-відповіді), генетично визначена, вона залежить від конституції людини; факт збільшення кількості м'язових волокон у людини під впливом тренування на сьогодні не доведений [41]. За даними досліджень, площа поперечного перерізу м'язових волокон на 40-50 % більша у тренуваних чоловіків та на 15-35 % у тренуваних жінок у порівнянні з показниками нетренуваних осіб [65; 82; 100; 159]. Це загалом узгоджується з отриманими нами результатами, за якими середні амплітуди максимальних М-відповідей у дорослих осіб з більшим спортивним стажем вищі у порівнянні з такими показниками у юніорів з

меншим стажем тренувань: у групах чоловіків на 27,0 % ($p < 0,01$), у групах жінок на 9,8 %. Показник співвідношення максимальних Н- та М-відповідей, за результатами наших досліджень, був значуще більше у дорослих спортсменів у порівнянні з юніорами, що може бути пов'язаним з відносно вищими значеннями амплітуд М-відповідей в групі дорослих осіб.

Вікові та статеві відмінності параметрів Н-рефлексу, виявлені в наших дослідженнях, в деякій мірі можуть бути пов'язані з віковими та статевими відмінностями антропометричних параметрів. Для оцінки фізичного розвитку людини в процесі адаптації до фізичного навантаження широко використовують антропометричний метод дослідження, який дозволяє отримати об'єктивні дані про важливі морфологічні параметри тіла, такі, як зріст та маса [19; 208]. Встановлено, що на результат змагань спортсменів-легкоатлетів впливають їх антропометричні показники [47]. Однак основна частина робіт, присвячених дослідженню взаємозв'язку антропометричних та електроміографічних параметрів, стосується здорових нетренованих осіб. Так, показано, що для старших осіб характерні менші значення швидкостей нервового імпульсу по серединному нерву (*n. medianus*) та амплітуд м'язових відповідей на його стимуляцію [70; 134; 196], а особи з меншою масою мають вищі амплітуди відповідей на стимуляцію сенсорних волокон *n. medianus* [134]. Інші автори вказують на зниження з віком швидкостей нервового імпульсу по моторних та сенсорних волокнах *n. medianus* та *n. tibialis*, а також підвищення у старших осіб амплітуди Н-рефлексу *m. soleus* [175]. Показана негативна кореляція між зростом та амплітудою сенсорних відповідей для *n. medianus* [196] та позитивна між зростом та амплітудою Н-рефлексу [134]. Однак, в переважній більшості робіт ефект впливу віку на електроміографічні параметри виявляється в старших вікових групах (більше 60 років), до того ж, дослідження в основному проводяться на нетренованих особах. Виходячи з цього, доцільним є визначення антропометричних та електроміографічних параметрів та виявлення кореляції між ними у дорослих осіб, тренуваних до фізичного навантаження, що не досягли старшої вікової категорії.

Кореляційний аналіз, проведений за отриманими нами результатами, виявив статистично значущий кореляційний зв'язок зросту, маси тіла та індексу маси тіла з пороговими значеннями та максимальними амплітудами Н- та М-відповідей. Так, спостерігалася негативна кореляція зросту та маси тіла з величинами порогів виникнення Н- та М-відповідей з правого та лівого боків тіла. В той же час, при аналізі параметрів Н-рефлексу та М-хвилі ми виявили значущо менші середні пороги Н- та М-відповідей у чоловіків, у яких зріст та маса тіла значуще більша, ніж у жінок. Показана також позитивна кореляція зросту та маси тіла з максимальними амплітудами Н- та М-відповідей з обох боків тіла. Разом з цим, більші середні амплітуди максимальних М-відповідей виявлено у дорослих осіб, у яких маса тіла значуще більша у порівнянні з показниками юніорів. Крім того, більші середні амплітуди максимальних Н- та М-відповідей спостерігалися у чоловіків, у яких зріст та маса тіла значуще більша, ніж аналогічні показники у жінок. Показаний також позитивний кореляційний зв'язок індексу маси тіла з максимальними амплітудами М-відповідей з обох боків тіла, що може бути пов'язано з більшими амплітудами максимальних М-відповідей у дорослих, індекс маси тіла у яких більше, ніж цей показник у юніорів. Очевидно, що статеві та вікові особливості антропометричних показників, а також електроміографічних показників, зареєстрованих у перебігу Н-рефлексометрії, мають певною мірою братися до уваги при використанні даної методики.

Висновки до розділу 4

Отже, узагальнюючи результати дослідження, можна припустити, що пригнічення Н-рефлексу, викликане стомленням, відбувається внаслідок хімічних і фізичних змін у м'язі, таких, як накопичення метаболітів, збільшення внутрішньом'язового тиску, що призводить до відповідної стимуляції метаборецепторів та механорецепторів, результатом чого є активація аферентних волокон малого діаметра – груп III і IV, що, в свою чергу, здійснює гальмівний вплив на Ia аферентні нервові волокна, що входять у склад

рефлекторної дуги Н-рефлексу, тобто є всі підстави вважати, що в наших дослідженнях основним механізмом пригнічення Н-рефлексу є пресинаптичне гальмування, яке забезпечує ефективний контроль над ступенем чутливості сенсомоторної передачі.

Наявність двох фаз відновлення пов'язано, ймовірно, с двома процесами, що відбуваються паралельно у м'язі після розвитку стомлюючого зусилля – активацією аферентів груп III і IV протягом кількох хвилин (наслідок – зниження амплітуди Н-рефлексу в першій фазі) та вимиванням та нейтралізацією метаболитів протягом кількох годин (наслідок – повільне підвищення амплітуди Н-рефлексу у другій фазі).

Розглядаючи першу з двох класичних особливостей пресинаптичного гальмування в сенсомоторних синапсах – деполяризацію первинних аферентів, за нашими результатами можна сказати, що пресинаптичне гальмування, зумовлене стомленням та пресинаптичне гальмування, пов'язане з сегментарними гальмівними процесами внаслідок стимуляції нерва до м'язів-антагоністів, реалізуються переважно по різних нервових шляхах (хоча можливою є часткова конвергенція різних гальмівних впливів). До того ж, отримані дані дають можливість припустити, що безпосередньо після стандартизованого зусилля, що стомлює м'яз, пригніченню, пов'язаному зі стомленням, підлягає певна частина мотонейронів, що рефлекторно збуджуються; ця частка не залежить від вихідної амплітуди Н-рефлексу. Наші результати підтримують думку інших дослідників, що механізми пресинаптичного гальмування, зокрема за рахунок деполяризації первинних аферентів, можуть бути доволі різноманітні, і для кожної окремої популяції аферентних нервових волокон може існувати свій механізм.

Що ж до другої класичної особливості пресинаптичного гальмування в сенсомоторних синапсах – зниження ймовірності викиду сенсорного нейротрансміттера, з наших даних випливає, що пресинаптичне гальмування, зумовлене стомленням та пресинаптичне гальмування, пов'язане зі зменшенням ймовірності викиду сенсорного нейротрансміттера внаслідок гомосинаптичної

постактиваційної депресії в умовах парної стимуляції великогомілкового нерва, «підсилюють» один одного, що призводить до сумації їх гальмуючих ефектів.

У тренованих осіб спостерігається менший прояв пресинаптичного гальмування внаслідок впливу стомлення та впливу гомосинаптичної постактиваційної депресії, що пов'язане з адаптаційними змінами, які відбуваються в організмі спортсменів протягом тривалого фізичного навантаження, такими, як меншим накопиченням і швидшою нейтралізацією метаболітів, зниженням інтенсивності аутогенного і супрасегментарного гальмування.

Пластичність нервової та м'язової систем організму людини задіяна у виникненні та закріпленні біологічно корисних морфофункційних змін під впливом тривалого фізичного навантаження, таких, як збільшення працездатності. Зміни параметрів Н-рефлексу під впливом адаптації до фізичного навантаження, а також статеві та вікові відмінності показників Н-рефлексометрії, що відображають особливості функційного стану нервово-м'язового апарата, можуть слугувати моделлю для дослідження механізмів пластичності нервової та м'язової систем.

Результати нашого дослідження показали наявність відмінностей параметрів Н-рефлексу та М-хвилі між групами тренованих жінок та чоловіків, що обумовлені, ймовірно, проявами статевого диморфізму. Виявлені також відмінності параметрів Н-рефлексу та М-хвилі між групами тренованих дорослих осіб та юніорів, які можуть свідчити про адаптаційні реакції нервової системи до тривалого фізичного навантаження. Результати кореляційного аналізу виявили зв'язок між значеннями порогів та максимальних амплітуд Н-рефлексу та М-хвилі у досліджуваних тренованих осіб різного віку і статі, з одного боку, та їх зростом та масою тіла, з іншого боку. Це підтверджує наше припущення про можливий зв'язок вікових та статевих відмінностей електроміографічних показників з аналогічними відмінностями антропометричних параметрів та підкреслює необхідність урахування статевих та вікових особливостей при проведенні електроміографічного дослідження.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі представлено дослідження актуальної проблеми фізіології – особливостей модуляції спінальних рефлексів в умовах розвитку стомлення, диференціації дії факторів, що можуть зумовлювати зменшення збудливості мотонейронів та зниження інтенсивності моторних команд внаслідок стомлення. Результати такого дослідження нададуть можливість наблизитися до розуміння механізмів, що лежать в основі регуляції м'язової діяльності, що може допомогти запобіганню розвитку патологічних станів нервової та м'язової систем організму при професійних захворюваннях спортсменів та робітників, діяльність яких пов'язана з інтенсивною фізичною працею. Відповідно до мети та завдань дослідження з використанням об'єктивних інструментальних методик відведення Н-рефлексу від *m. soleus* досліджені зміни цього рефлексу в умовах формування стомлення *m. triceps surae* у нетренованих та тренуваних людей. У поєднанні з додатковим аналізом ефектів фізичного тренування, а також вікових та статевих особливостей це дозволило отримати наступні результати:

1. М'язове стомлення, викликане довільним тривалим інтенсивним статичним скороченням *m. triceps surae*, призводить до пригнічення (на 40% у нетренованих та на 15% у тренуваних людей) амплітуди Н-рефлексу *m. soleus*, динаміка відновлення якого має двофазний характер та істотно відрізняється у осіб з різним рівнем тренуваності. У нетренованих триваліша швидка фаза відновлення, а повільна фаза практично відсутня у тренуваних осіб.

2. Пригнічення Н-рефлексу *m. soleus* внаслідок комплексної дії м'язового стомлення та гомосинаптичної постактиваційної депресії більше виражене у людей, нетренованих до тривалого фізичного навантаження, в порівнянні з таким у тренуваних осіб. Інтенсивність гомосинаптичної постактиваційної депресії збільшується після м'язового стомлення у порівнянні з контролем в середньому на 20% у нетренованих та на 15% у тренуваних осіб.

3. Втома-залежне пригнічення Н-рефлексу *m. soleus* в умовах кондиціуючої стимуляції нерва до м'язів-антагоністів (*n. peroneus communis*) пропорційне відповідному пригніченню Н-рефлексу у відсутності кондиціювання; середні амплітуди тестового і кондиційованого Н-рефлексів зменшуються на 35 %. Нервові шляхи сегментарного гальмування Н-рефлексу від Ia-аферентів нерва до м'язів-антагоністів переважно не перекриваються зі шляхами впливу м'язового стомлення. Зміни інтенсивності сегментарного гальмування Н-рефлексу в межах періоду відновлення після стомлення мають індивідуальний характер; варіативність показників інтенсивності такого гальмування в групі поступово зменшується протягом періоду відновлення, інтенсивність гальмування повертається до вихідних значень практично у всіх обстежуваних через 30 хв після закінчення періоду стомлення.

4. Виявлені статеві та вікові відмінності параметрів Н-рефлексу та М-хвилі *m. soleus* у тренуваних осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження. У жінок середні пороги Н- та М-відповідей вищі, а амплітуди максимальних Н- та М-відповідей нижчі, ніж у чоловіків. У дорослих осіб середні амплітуди М-відповідей вищі, а співвідношення амплітуд максимальних Н- та М-відповідей нижчі у порівнянні з юніорами. Такі відмінності в деякій мірі можуть бути пов'язані з відповідними відмінностями антропометричних параметрів досліджуваних осіб.

Врахування виявлених у дисертаційному дослідженні особливостей параметрів Н-рефлексу сприятиме поглибленню уявлень про нейрофізіологічні механізми м'язового стомлення, підвищенню діагностичної цінності методів оцінки функційного стану нервово-м'язового апарата осіб різного віку та статі, а також рівня тренуваності спортсменів. Проведене дослідження не вичерпує всіх аспектів розглянутої проблеми, але разом з цим розкриває нові можливості для її вивчення. Перспективи подальшого дослідження впливу стомлення на стан нервово-м'язової системи організму людини можуть полягати у встановленні ймовірних нейрофізіологічних механізмів супрасегментарних збуджуючих та гальмуючих впливів при стомленні.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Андриянова, Е.Ю., & Городничев, Р.М. (2006). *Электронейромиографические показатели и механизмы развития пояснично-крестцового остеохондроза*. Великие Луки, 119 с.
2. Андриянова, Е. Ю., & Ланская, О. В. (2014). Механизмы двигательной пластичности спинномозговых нервных цепей на фоне долговременной адаптации к спортивной деятельности. *Физиология человека*, 40(3), 73-85.
3. Анохин П. К. (1973). *Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем. Принципы системной организации функций*. Москва: Наука, с. 5-61.
4. Бадалян, Л.О., & Скворцов И.А. (1986). *Клиническая электромиография*. Москва: Медицина, 368 с.
5. Бернштейн Н. А. (1990). *Физиология движений и активность*. О. Г. Газенко, И. М. Фейгенберг, А. А. Баев (Ред.). Москва: Наука, 494 с.
6. Бец В. А. (1950). *Анатомические и гистологические исследования: избр. тр.* Москва: Медгиз, 300 с.
7. Богущкая, Г.А. (2009). Облегчение и торможение Н-рефлекса камбаловидной мышцы человека при произвольных движениях верхней конечности. *Нейрофизиология*, 41(6.), 491– 498.
8. Василенко, Д.А., & Костюк, П.Г. (1983). *Межсегментарные нейронные системы спинного мозга*. Киев: Наукова думка, 208 с.
9. Васильев, Ю. Г., & Берестов, Д.С. (2011). *Гомеостаз и пластичность мозга*. Ижевск: ФГБОУ ВПО Ижевская ГСХА, 216 с.
10. Волков, Н.И., Несен, Э.Н., Осипенко, А.А., & Корсун, С.К. (2000). *Биохимия мышечной деятельности*. Киев: Олимпийская литература, 503 с.
11. Гавердовский Ю.К. (2007). *Обучение спортивным упражнениям. Биомеханика. Методология. Дидактика*. Москва: Физкультура и спорт, 912 с.

12. Голомазов С.В. (2003). *Кинезиология точностных действий человека*. Москва: СпортАкадемПресс, 228 с.
13. Гурфинкель, В.С., Левик, Ю.С. (1985). *Скелетная мышца: структура и функция*. Москва: Наука, 144 с.
14. Дрегваль, И.В., Кофан, И.Н., Ляшенко, В.П., & Мурзин, А.Б. (1999). Динамика реципрокных взаимодействий в мотонейронах мышц при изменении зрительной афферентации. *Вісник Дніпропетровського університету, "Біологія. Екологія"*, 6, 20-23.
15. Дубынин В. А., Сапин, М. Р., Сивоглазов, В. И., & Каменский, А. А. (2010). *Регуляторные системы организма человека*. Москва: Дрофа, 386 с.
16. Запорожанов, В.А. (1988). *Контроль в спортивной тренировке*. Киев: Здоров'я, 139 с.
17. Зациорский, В.М. (1966). *Физические качества спортсмена. Основы теории и методики тренировки*. Москва: Советский спорт, 2009, 200 с.
18. Іванченко О.З., Сливко Е.І, Мельнікова О.З. (2010). Тривале гальмування Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, викликане скороченнями м'язів нижніх кінцівок. *Вісник Запорізького національного університету*, 1, 88-95.
19. Иорданская, Ф.А. (1993). *Оценка специальной работоспособности спортсменов разных видов спорта: диагностика, механизмы адаптации, средства коррекции*. Москва: Спорт, 293 с.
20. Иоффе, М.Е. (2005). Пластичность двигательных структур мозга и двигательное обучение. *Физиология мышц и мышечной деятельности. Материалы III Всероссийской школы-конференции*. Москва:ФФМ МГУ, 48.
21. Кожина, Г.В., Персон, Р.С. (1993). Состояние дуги моносинаптического рефлекса (Н-рефлекса) у человека при произвольном сокращении мышцы. *Нейрофизиология/ Neurophysiology*, 1(5), 365-371.
22. Козлов, В.И., & Гладышева, А.А. (1977). *Основы спортивной морфологии*. Москва: Физкультура и спорт, 103 с.

23. Колосова, Е. В. (2007). Динамика изменений Н-рефлекса камбаловидной мышцы человека в восстановительном периоде после кондиционирующего утомления. *Сучасні питання фізіології та медицини. Матеріали всеукраїнської наукової конференції, 26-28 вересня 2007 р.* Україна, Дніпропетровськ, 45.

24. Колосова, О. В. (2010). Динаміка змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза після кондиціонування стомлення у людей, тренуваних та нетренуваних до фізичного навантаження. *Тези до 18 З'їзду Укр. Фізіол. Товариства, 20-22 травня 2010, Одеса. Фізіологічний журнал, 56(2), 245.*

25. Колосова, О. В. (2016). Взаємозв'язок змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, викликаних стомленням, та рівня адаптації до фізичного навантаження. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки, 1, 59-66.*

26. Колосова, О. В. (2016). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням, за умов кондиціонування стимуляції іпсилатерального загального малогомілкового нерва. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки, 2, 33-41.*

27. Колосова, О. В. (2017). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням, за умов гомосинаптичної постактиваційної депресії при парній стимуляції великогомілкового нерва. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія, 2 (74), 55-59.*

28. Колосова, О. В. (2017). Гендерні особливості функціонального стану нервово-м'язового апарату у осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія, 29, 89-93.*

29. Колосова, О. В. (2017). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням: вплив парної стимуляції великогомілкового нерва та кондиціонування стимуляції малогомілкового нерва.

Матеріали VIII Міжнародної наукової конференції КНУ ім. Тараса Шевченка «Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі і патології», 17-20 жовтня 2017 р. Київ: КНУ ім. Тараса Шевченка, 57.

30. Колосова, Е. В., Халявка, Т. А., & Горенко, З. А. (2017). Сравнение электронейромиографических показателей у спортсменов, специализирующихся в прыжках в воду и велоспорте. *Фізична культура, спорт та здоров'я нації: збірник наукових праць*, 3(22), 319-323.

31. Колосова, О. В. (2020). Модуляційні впливи стомлення на Н-рефлекс камбалоподібного м'яза в умовах парної стимуляції великогомілкового нерва в нетренованих та тренуваних людей. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 2(81), 59-63.

32. Команцев, В.Н. (2006). *Методические основы клинической электронейромиографии. Руководство для врачей*. Санкт-Петербург, 349 с.

33. Костюк, П.Г., Скок, В.И., Лиманский, Ю.П., Преображенский, Н.Н., Серков, Ф.Н. (1969). *Руководство по физиологии. Общая физиология нервной системы. Общая и частная физиология нервной системы*. Ленинград: Наука, 554 с.

34. Костюк, П.Г. (1973). *Структура и функция нисходящих систем спинного мозга*. Ленинград: Наука. 280 с.

35. Костюк, П.Г. (1974). Некоторые общие вопросы нейронной интеграции. В кн.: *Механизмы объединения нейронов в нервном центре*. Ленинград: Наука, 6–12.

36. Коц, Я.М. (1975). Физиология нервно-мышечного аппарата. В кн.: *Физиология человека*. Москва: Физкультура и спорт, 67–108.

37. Крышталь, О.А., Костюк, П.Г., Ройтбак, А.И. (1979). *Руководство по физиологии. Общая физиология нервной системы. Нервные клетки и синапсы*. Ленинград: Наука, 716 с.

38. Кулиненко, О.С. (2003). *Фармакотерапия в спортивной медицине*. М.: Медицина, 256 с.

39. Куртова, Г. Ю. (2011). Дослідження способу життя та стану здоров'я студентів факультету фізичного виховання. *Проблеми фізичного виховання і спорту*, 4, 101–103.
40. Лисенко, О.М., Міщенко, В.С. (2014). Відмінності умов прояву максимальних аеробних можливостей спортсменів, обумовлених спрямованістю процесу довгострокової адаптації. *Вісник Черкаського університету*, 2 (295), 78-85.
41. Мак-Комас, А. Дж. (2001). *Скелетные мышцы. Строение и функции*. Киев: Олимпийская литература, 407 с.
42. Михайлова, Е.А., & Поварещенкова, Ю.А. (2010). Изменение параметров нейромышечного статуса спортсменов в течение соревновательного сезона. *Педагогико-психологические и медико-биологические проблемы физической культуры и спорта*, 2(15), 1-7.
43. Моногаров, В.Д. (1986). *Утомление в спорте*. Киев: Здоров'я. 119 с.
44. Моногаров, В.Д. (2019). Генез утомления при напряженной мышечной деятельности. *Наука в олимпийском спорте*, 4, 5-16.
45. Мохан, Р., Глессон, М., & Гринхафф, П.Л. (2001). *Биохимия мышечной деятельности и физической тренировки*. Киев: Олимпийская литература, 296 с.
46. Николаев, С.Г. (2013). *Практикум по клинической электромиографии*. Иваново: ПресСто. 394 с.
47. Пастухова, В. (2015). Дослідження антропометричних даних спортсменів-легкоатлетів на різних етапах підготовки. *Теорія і методика фізичного виховання і спорту*, 1, 121–125.
48. Персон, Р.С. (1985). *Спинальные механизмы управления мышечным сокращением*. Москва: Наука. 183 с.
49. Платонов, В.Н. (2004). *Система подготовки спортсменов в олимпийском спорте*. Киев: Олимпийская литература, 808 с.

50. Попова, И.Е., & Сысоев, А.В. (2015). Функциональные особенности Н-рефлекса спортсменов различных специализаций в годичном цикле тренировок. *Ученые записки ун-та им. П.Ф. Лесгафта*, 4, 156-159.
51. Розова, К.В., Болгова, Т.В., Тимошенко, К.Р., Вінничук, Ю.Д., Гуніна, Л.М., & Безугла, В.В. (2016). Перебудова тканин скелетних м'язів, легень та серця щурів за умов гіпоксії навантаження в експерименті. *Фізіологічний журнал*, 62(6), 72-80.
52. Рубіс, К. М. (2014). Оцінка рівня фізичного розвитку студенток факультету фізичного виховання ЧНПУ у процесі занять спортивною боротьбою. *Вісник Чернігівського національного педагогічного університету. Сер.: Педагогічні науки. Фізичне виховання та спорт*, 118(2), 200–203.
53. Руднева, В.Н., & Сливко, Э.И. (2000). Длительное торможение Н-рефлекса при стимуляции нерва мышц-антагонистов и вибрационном раздражении мышечных рецепторов у человека. *Нейрофизиология*, 32(1), 42-47.
54. Самсонова, А.В. (2012). *Гипертрофия скелетных мышц человека*. СПб: Национальный гос. ун-т физ. культуры, спорта и здоровья им. П.Ф. Лесгафта, 203 с.
55. Сергеев, И. Ю., Дубынин, В. А., & Каменский, А. А. (2017). *Физиология человека и животных. Том 1. Нервная система: анатомия, физиология, нейрофармакология*. Москва: Юрайт, 393 с.
56. Сливко, Э.И., & Руднева, В.Н. (1998). Постактивационная депрессия в двухнейронной рефлекторной дуге человека. *Архив клинической и экспериментальной медицины*, 7(1), 65 - 67.
57. Солодков, А.С. (2000). Адаптация в спорте: состояние, проблемы, перспективы. *Физиология человека*, 26(6), 87-93.
58. Ухтомский, А.А. (1951). *Физиология двигательного аппарата*. Ленинград: ЛГУ, 3, 165 с.
59. Фельдман, А.Г. (1979). *Центральные и рефлекторные механизмы управления движениями*. Москва: Наука, 184 с.

60. Цветков, М.С. (1998). Н-рефлекс и М-ответ в связи с особенностями свойств мышц и их резервных возможностей у бегунов на короткие и длинные дистанции. *Вестник Новгородского государственного университета. Серия медицинские науки*, 7, 19-21.
61. Энока, Р. (1998). *Основы кинезиологии*. Киев: Олимпийская литература. 399 с.
62. Aagaard, P., Simonsen, E. B., Andersen, J. L., Magnusson, P., & Dyhre-Poulsen, P. (2002). Increased rate of force development and neural drive of human skeletal muscle following resistance training. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 93(4), 1318–1326. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00283.2002>
63. Allen, D. G., & Westerblad, H. (2001). Role of phosphate and calcium stores in muscle fatigue. *The Journal of physiology*, 536(3), 657–665. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2001.t01-1-00657.x>
64. Allen, D. G., Lamb, G. D., & Westerblad, H. (2008). Skeletal muscle fatigue: cellular mechanisms. *Physiological reviews*, 88(1), 287–332. <https://doi.org/10.1152/physrev.00015.2007>
65. Alway, S. E., Grumbt, W.H., Gonyea, W.J., & Stray-Gundersen, J. (1989.) Contrasts in muscle and myofibers of elite male and fe-male bodybuilders. *Journal of Applied Physiology*, 67, 24-31.
66. Amann, M. (2012). Significance of Group III and IV muscle afferents for the endurance exercising human. *Clinical and experimental pharmacology & physiology*, 39(9), 831–835. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1681.2012.05681.x>
67. Andres, K.H., von During, M. & Schmidt, R.F. (1985). Sensory innervation of the Achilles tendon by group III and IV afferent fibers. *Anatomy and Embryology*, 172, 145-156.
68. Arber, S. (2012). Motor circuits in action: specification, connectivity, and function. *Neuron*, 74, 975–989.

69. Avela, J., Kyrolainen, H., & Komi, P.V. (2001). Neuromuscular changes after long-lasting mechanically and electrically elicited fatigue. *European Journal of Applied Physiology*, 85(3-4), 317-325.
70. Awang, M. S., Abdullah, J. M., Abdullah, M. R., Tahir, A., Tharakan J., Prasad, A., & Razak, S. A. (2007). Nerve conduction study of healthy Asian Malays: the influence of age on median, ulnar, and sural nerves. *Medical Science Monitor*, 13(7), CR330-332.
71. Aymard, Claire & Katz, Rose & Lafitte, Catherine & Lo, Elisabeth & Penicaud, Anne & Pradat-Diehl, Pascale & Raoul, Sylvie. (2000). Presynaptic inhibition and homosynaptic depression. A comparison between lower and upper limbs in normal human subjects and patients with hemiplegia. *Brain: a journal of neurology*, 123 (Pt 8), 1688-1702. doi: 10.1093/brain/123.8.1688.
72. Bailey, D. M., Lawrenson, L., McEneny, J., Young, I. S., James, P. E., Jackson, S. K., Henry, R. R., Mathieu-Costello, O., McCord, J. M., & Richardson, R. S. (2007). Electron paramagnetic spectroscopic evidence of exercise-induced free radical accumulation in human skeletal muscle. *Free radical research*, 41(2), 182–190. <https://doi.org/10.1080/10715760601028867>
73. Bazy, A.R., Korten, J.B., & Haddad, G.G. (1986). Increase in electromyogram lowfrequency power in nonfatigued contracting skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology*, 61: 1012-1017.
74. Beliveau, J., Helal, J.N., Beliveau, J., & Gaiillard, E. (1991). EMG spectral shift- and ³¹P-NMR-determined intracellular pH in fatigued human biceps brachii muscle. *Neurology*, 41, 1998-2001.
75. Betley, J.N., et al. (2009). Stringent specificity in the construction of a GABAergic presynaptic inhibitory circuit. *Cell*, 139, 161–174.
76. Bigland-Ritchie, B., & Woods, J.J. (1984). Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue, *Muscle Nerve*, 7, 691 - 699.

77. Bigland-Ritchie, B., Dawson, N.J., Johansson, R.S., & Lippold, O.C.J. (1986). Reflex origin for the slowing of motoneurone firing rates in fatigue of human voluntary contractions. *Journal of Physiology (London)*, 379,451-459.
78. Brass, J. D. (1953). *Design for decision*. Irwin D. J. Bross (Ed.). New York: The Macmillan Company, 276 p.
79. Budini, F., Christova, M., Gallasch, E., Rafolt, D., & Tilp, M. (2018). Soleus H-Reflex Inhibition Decreases During 30 s Static Stretching of Plantar Flexors, Showing Two Recovery Steps. *Frontiers in Physiology*, 9, 935. doi: 10.3389/fphys.2018.00935.
80. Bullock, T. H. (1958). Parameters of integrative action of the nervous system at the neuronal level. In: *The submicroscopic organization and function of nervous cells*. Humberto F. M. Villalobos (Ed.). Caracas (Venezuela): Academic Press, 644 p.
81. Buneo, C.A., Jarvis, M.R., Batista, A.P., & Andersen RA (2002). Direct visuomotor transformations for reaching. *Nature*, 416, 632–636.
82. Burke, R.E. (1973). On the central nervous system control of fast and slow twitch motor units. In: *New developments in electromyography and clinical neurophysiology*. Ed. E.J. Desmedt. Basel: Karger, 3, 69-94.
83. Burke, D., Hallett, M., & Pierrot-Deseilligny E. (1999). H reflexes from the tibial and median nerves. In: Recommendations for the practice of clinical neurophysiology: guidelines of the International Federation of Clinical Neurophysiology. Ed. by G.Deuschl and A.Eisen. *Electroencephalography and clinical neurophysiology. Supplement*, 52, 1–304.
84. Burke, D. (2016). Clinical uses of H reflexes of upper and lower limb muscles. *Clinical Neurophysiology Practice*, 1, 9–17.
85. Capaday, C., & Stein, R.B. (1986). Amplitude modulation of the soleus H-reflex in the human during walking and standing. *Journal of Neuroscience*, 6(5): 1308-1313.
86. Capaday, C., Lavoie, B. A., & Comeau, F. (1995). Differential effects of a flexor nerve input on the human soleus H-reflex during standing versus walking.

Canadian journal of physiology and pharmacology, 73(4), 436–449.
<https://doi.org/10.1139/y95-056>

87. Capaday, C. (2002). A re-examination of the possibility of controlling the firing rate gain of neurons by balancing excitatory and inhibitory conductances. *Experimental Brain Research*, 143, 67–77.

88. Carroll, J., Taylor, J. L., & Gandevia, S. C. (2017). Recovery of central and peripheral neuromuscular fatigue after exercise. *Journal of Applied Physiology*, 122, 1068–1076. doi:10.1152/jappphysiol.00775.2016.

89. Ceballos-Villegas, M. E., Saldana Mena, J.J., Gutierrez Lozano, A.L., Sepúlveda-Cañamar, F.J., Huidobro, N., Manjarrez, E., & Lomeli, J. (2017). Complexity of H-wave Amplitude Fluctuations and Their Bilateral Cross-Covariance Are Modified According to the Previous Fitness History of Young Subjects under Track Training. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11, 530.

90. Cheng, A. J., Jude, B., & Lanner, J. T. (2020). Intramuscular mechanisms of overtraining. *Redox Biology*, 35, 101480. <https://doi.org/10.1016/j.redox.2020.101480>

91. Clements, J. D., Forsythe, I. D., & Redman, S. J. (1987). Presynaptic inhibition of synaptic potentials evoked in cat spinal motoneurons by impulses in single group Ia axons. *The Journal of physiology*, 383, 153–169. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1987.sp016402>

92. Crone, C., Hultborn, H., Jespersen, B., Nielsen, J. (1987). Reciprocal Ia inhibition between ankle flexors and extensors in man. *The Journal of Physiology*, 389, 163–185.

93. Crone, C., & Nielsen, J. (1989). Methodological implications of the post activation depression of the soleus H-reflex in man. *Experimental Brain Research*, 78, 28-32.

94. Crone, C., Hultborn, H., Mazières, L., Morin, C., Nielsen, J., & Pierrot-Deseilligny, E. (1990). Sensitivity of monosynaptic test reflexes to facilitation and inhibition as a function of the test reflex size: a study in man and the cat. *Experimental brain research*, 81(1), 35–45. <https://doi.org/10.1007/BF00230098>

95. Darques, J.L., Decherchi, P., & Jammes, Y. (1998). Mechanisms of fatigue-induced activation of group IV muscle afferents: the roles played by lactic acid and inflammatory mediators. *Neuroscience Letters*, 27 (257 (2)), 109–112.
96. Della Torre, G., Lucchi, M.N., Brunetti, O., Pettorossi, V.E., Clavenzani, P., & Bortolami, R. (1996). Central projections and entries of capsaicin-sensitive muscle afferents. *Brain Research*, 713, 223-231.
97. Decherchi, P., Darques, J.L., & Jammes, Y.J. (1998). Modifications of afferent activities from Tibialis anterior muscle in rat by tendon vibrations, increase of interstitial potassium or lactate concentration and electrically-induced fatigue. *Journal of the Peripheral Nervous System*, 3(4), 267-276.
98. Decherchi, P., & Dousset, E. (2003). Role of metabosensitive afferent fibers in neuromuscular adaptive mechanisms. *Canadian Journal of Neurological Sciences*, 30(2), 91-97.
99. Dornowski, M., Kolosova, Y. V., & Gorkovenko, A. V. (2017). Gender and Age-Related Peculiarities of the H-Reflex Indices in Sportsmen. *Neurophysiology*, 49(6), 458–461.
100. Drinkwater, B. (1988). Training of female athletes. In: Dirix A., Knuttgen H.G., Tittel K. (ed.) *The Olympic book of sport medicine. V. I. of the Encyclopedia of Sports Medicine*. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 309-327.
101. Duchateau, J., & Hainaut, K. (1987). Electrical and mechanical changes in immobilized human muscle. *Journal of Applied Physiology*, 62, 2168–2173.
102. Duchateau, J., & Hainaut, K. (1990). Effects of immobilization on contractile properties, recruitment and firing rates of human motor units. *The Journal of Physiology*, 422, 55–65.
103. Duchateau, J., & Hainaut, K. (1993). Behaviour of short and long latency reflexes in fatigued human muscles. *The Journal of Physiology*, 471, 787-799.
104. Duchateau, J., Balestra, C., Carpentier, A., & Hainaut, K. (2002). Reflex regulation during sustained and intermittent submaximal contractions in humans. *The Journal of Physiology*, 541(3), 959-967.

105. von Düring M., Andres K.H. (1990). Topography and ultrastructure of group III and IV nerve terminals of cat's gastrocnemius-soleus muscle. In: Zenker W., Neuhuber W.L. (eds). *The Primary Afferent Neuron*. Springer, Boston, MA, 35-41. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0579-8_3
106. Eccles, J.C., & Rall, W. (1951). Repetitive monosynaptic activation of motoneurons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 138, 475-498.
107. Eccles, J.C, Fatt, P., & Koketsu, K. (1954). Cholinergic and inhibitory synapses in a pathway from motor-axon collaterals to motoneurons. *The Journal of Physiology*, 126, 524-562.
108. Eccles, J.C, Eccles, R.M, & Magni, F. (1961). Central inhibitory action attributable to presynaptic depolarization produced by muscle afferent volleys. *The Journal of Physiology*, 159, 147–166.
109. Eccles, J.C., Kostyuk, P.G., & Schmidt, R.F. (1962). Central pathways responsible for depolarization of primary afferent fibres. *The Journal of physiology*, 161(2), 237-257.
110. Eccles, J.C. (1964). Presynaptic inhibition in the spinal cord. *Progress in Brain Research*, 12, 65–91.
111. Edge, J., Hill-Haas, S., Goodman, C., & Bishop, D. (2006). Effects of resistance training on H⁺ regulation, buffer capacity, and repeated sprints. *Medicine and science in sports and exercise*, 38(11), 2004–2011. <https://doi.org/10.1249/01.mss.0000233793.31659.a3>
112. El-Tohamy, A., Sedgwick, E.M. (1983). Spinal inhibition in man: depression of the soleus H reflex by stimulation of the nerve to the antagonist muscle. *The Journal of physiology*, 337, 497–508.
113. Enoka, R.M., & Duchateau J. (2008). Muscle fatigue: what, why and how it influences muscle function. *The Journal of physiology*, 586(1), 11–23.
114. Enoka, R.M., & Duchateau, J. (2016). Translating Fatigue to Human Performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 48(11), 2228–2238.

115. Enoka, R. M., & Duchateau, J. (2017). Rate Coding and the Control of Muscle Force. *Cold Spring Harbor perspectives in medicine*, 7(10), a029702. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a029702>
116. Fahn, S., Jankovic, J., & Hallett, M. (2011). *Motor control: Physiology of voluntary and involuntary movements*, Editor(s): Stanley Fahn, Joseph Jankovic, Mark Hallett, Principles and Practice of Movement Disorders, W.B. Saunders, 36-54. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4377-2369-4.00002-0>
117. Fink, A., Croce, K., Huang, Z. Abbott, L. F., Jessell, T. M., & Azim, E. (2014). Presynaptic inhibition of spinal sensory feedback ensures smooth movement. *Nature*, 509, 43–48. <https://doi.org/10.1038/nature13276>
118. Fitts, R.H. (1994). Cellular mechanisms of muscle fatigue. *Physiological Reviews. American Physiological Society*, 74(1), 49-94. <https://doi.org/10.1152/physrev.1994.74.1.49>
119. Frank K, Fuortes M. (1957). Presynaptic and postsynaptic inhibition of monosynaptic reflexes. *Federation Proceedings*;16:49–50.
120. Frank K (1959). Basic mechanisms of synaptic transmission in the central nervous system. *IEEE Transactions on Medical Electronics*, 6:85–88.
121. Fujita, S., Rasmussen, B. B., Bell, J. A., Cadenas, J. G., & Volpi, E. (2007). Basal muscle intracellular amino acid kinetics in women and men. *American journal of physiology. Endocrinology and metabolism*, 292(1), E77–E83. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.00173.2006>
122. Gandevia, S.C., Enoka, R.M, McComas, A.J., Stuart, D.G., & Thomas, C.K. (1995). Neurobiology of muscle fatigue. Advances and issues. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 384, 515-25.
123. Gandevia, S.C. (2001). Spinal and Supraspinal Factors in Human Muscle Fatigue. *Physiological Reviews*, 81(4), 1725-1789.
124. Garland, S.J., & McComas, A.J. (1990). Reflex inhibition of human soleus muscle during fatigue. *The Journal of physiology*, 429, 17-27.

125. Garland, S. J., & Kaufman, M. P. (1995). Role of muscle afferents in the inhibition of motoneurons during fatigue. *Advances in experimental medicine and biology*, 384, 271–278. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-1016-5_21
126. Geiman, E. J., Zheng, W., Fritschy, J. M., & Alvarez, F. J. (2002). Glycine and GABA(A) receptor subunits on Renshaw cells: relationship with presynaptic neurotransmitters and postsynaptic gephyrin clusters. *The Journal of comparative neurology*, 444(3), 275–289. <https://doi.org/10.1002/cne.10148>
127. Gibson, A., Baden, D., Lambert, M., Lambert, E., Harley, Y., Hampson, D., Russell, V., & Noakes, T. (2003). The Conscious Perception of the Sensation of Fatigue. *Sports medicine* (Auckland, N.Z.), 33, 167-76. 10.2165/00007256-200333030-00001.
128. Goodall, S., Howatson, G., & Thomas, K. (2018). Modulation of specific inhibitory networks in fatigued locomotor muscles of healthy males. *Experimental brain research*, 236(2), 463–473. <https://doi.org/10.1007/s00221-017-5142-x>
129. Gorostiaga, E. M., Navarro-Amézqueta, I., Cusso, R., Hellsten, Y., Calbet, J. A., Guerrero, M., Granados, C., González-Izal, M., Ibáñez, J., & Izquierdo, M. (2010). Anaerobic energy expenditure and mechanical efficiency during exhaustive leg press exercise. *PloS one*, 5(10), e13486. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013486>
130. Hennemann, E., & Mendell, L.M. (1981). *Functional organization of motoneuron pool and its inputs*. In: Brooks VB (ed) *Handbook of physiology, Section 1. The nervous system, Vol 2. Motor control*. American Physiological Society, Bethesda, 423–507.
131. Hochman, S., Shreckengost, J., Kimura, H., & Quevedo, J. (2010). Presynaptic inhibition of primary afferents by depolarization: observations supporting nontraditional mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1198, 140–152. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05436.x>
132. Hoffmann P. (1910). Beitrag zur Kenntnis der menschlichen Reflexe mit besonderer Berücksichtigung der elektrischen Erscheinungen. *Archives of Anatomy and Physiology*, 1, 223–246.

133. Hoffmann, P. (1918). Über die Beziehungen der Sehnenreflexe zur willkürlichen Bewegung und zum Tonus. *Z Biol*, 68, 351–370.
134. Huang, C.-R., Chang, W.-N., Chang, H.-W., Tsai, N.-W., & Lu, C.-H. (2009). Effects of Age, Gender, Height, and Weight on Late Responses and Nerve Conduction Study Parameters. *Acta Neurology Taiwanica*, 18, 242–249.
135. Hughes, DI, et al. (2005). P boutons in lamina IX of the rodent spinal cord express high levels of glutamic acid decarboxylase-65 and originate from cells in deep medial dorsal horn. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 9038–9043.
136. Hugon, M., 1973. Methodology of the Hoffmann reflex in man. In: Desmedt, J.E. (Ed.), *Human Reflexes, Pathophysiology of Motor Systems, Methodology of Human Reflexes*. Karger, Basel, 3, 277-293. <https://doi.org/10.1159/000394143>
137. Hultborn, H., Illert, M., Nielsen, J., Paul, A., Ballegaard, M., & Wiese H. (1996.) On the mechanism of the post-activation depression of the H-reflex in human subjects. *Experimental Brain Research*, 108, 450-462.
138. Hultman, E., Spriet, L. L., & Soderlund, K. (1986). Biochemistry of muscle fatigue. *Biomedica Biochimica Acta*, 45, 97-106.
139. Jankowska, E., & Roberts, W. J. (1972). Synaptic actions of single interneurons mediating reciprocal Ia inhibition of motoneurons. *The Journal of physiology*, 222(3), 623–642. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1972.sp009818>
140. Johansson, R.S. (2002). Dynamic use of tactile afferent signals in control of dexterous manipulation. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 508, 397–410.
141. Kandel, E.R., Schwartz, J.H. & Jessel, T.M. (2000). *Principles of neural science*. In: 4th edn. Chapter 63, pp. 1247–1279. The Mcgraw-Hill Companies, Inc. USA.
142. Karlsson, J., & Saltin, B. (1970). Lactate, ATP, and CP in working muscles during exhaustive exercise in man. *Journal of applied physiology*, 29(5), 596–602. <https://doi.org/10.1152/jappl.1970.29.5.598>

143. Katz, R, & Pierrot-Deseilligny, E. (1999). Recurrent inhibition in humans. *Progress in Neurobiology*, 57, 325–355.
144. Kaufman, M.P., Longhurst, J.C., Rybicki, K.J. et al. (1983). Effect of static muscular contraction on impulse activity of groups III and IV afferents in cats. *Journal of Applied Physiology*, 55, 105-112.
145. Knikou M., (2008). The H-reflex as a probe: pathways and pitfalls. *Journal of neuroscience methods*, 171(1), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2008.02.012>
146. Kolosova E.V. Slivko É.I. (2006). Fatigue-induced modulation of the H-reflex of soleus muscle in humans. *Neurophysiology*, 38(5), 360-364.
147. Kolosova, O. (2018). Gender and age peculiarities of electromyographic indices in qualified biathlon athletes. *Здоров'я, фізичне виховання і спорт: перспективи та кращі практики : матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, 15 травня 2018 р.* Київ: Київський університет Бориса Грінченка, 36-38.
148. Kolosova, E. V., & Gorkovenko, A. V. (2018). Gender and age peculiarities of electromyographic indices in qualified rowing athletes. *Program No. 497.04. 2018 Neuroscience Meeting Planner. San Diego, CA: Society for Neuroscience. Online.*
149. Kolosova, E. V. (2019). Fatigue-induced modulation of human soleus Hoffmann reflex in conditions of ipsilateral common peroneal nerve stimulation. *Program No. 585.15. 2019 Neuroscience Meeting Planner. Chicago, IL: Society for Neuroscience. Online.*
150. Kolosova, E., & Lysenko, E. (2019). The diagnosis of the lumbar spine neuromuscular disorders in qualified athletes with use of H-reflex study. *Abstracts from the Conference Neuropathology. Neurogenetics. Folia Neuropathologica*, 57(4), 383. DOI: <https://doi.org/10.5114/fn.2019.90820>
151. Kolta, A. (2018). Astrocyte-mediated primary afferent depolarization: a new twist to a complicated tale? *The Journal of Physiology*, 596(20), 4809–4810. doi: 10.1113/JP276949

152. Kostyukov, A.I., Bugaychenko, L.A., Kalezic, I., Pilyavskii, A.I., Windhorst, U., & Djupsjobacka, M. (2005). Effects in feline gastrocnemius-soleus motoneurons induced by muscle fatigue. *Experimental Brain Research*, 163(3), 284-294.
153. Kumazawa, T., & Mizumura, K. (1977). Thin-fibre receptors responding to mechanical, chemical, and thermal stimulation in the skeletal muscle of the dog. *The Journal of physiology*, 273(1), 179–194. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1977.sp012088>
154. Kuno, M. (1964). Mechanism of facilitation and depression of the excitatory synaptic potential in spinal motoneurons. *The Journal of physiology*, 175(1), 100–112. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1964.sp007505>
155. Lamotte d'Incamps, B., & Ascher, P. (2008). Four excitatory postsynaptic ionotropic receptors coactivated at the motoneuron-Renshaw cell synapse. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 28(52), 14121–14131. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3311-08.2008>
156. Laurin J., Dousset, E., & Decherchi, P. (2010). Modulation of the Spinal Excitability by Muscle Metabosensitive Afferent Fibers. *Journal of Neuroscience Research*, 88(12), 2755-2764. doi: 10.1002/jnr.22432
157. Lee-Kubli, C., Marshall, A. G., Malik, R. A., & Calcutt, N. A. (2018). The H-Reflex as a Biomarker for Spinal Disinhibition in Painful Diabetic Neuropathy. *Current diabetes reports*, 18(1), 1. <https://doi.org/10.1007/s11892-018-0969-5>
158. Lundberg, A. (1964). Supraspinal control of transmission in reflex paths to motoneurons and primary afferents. *Progress in Brain Research*, 12, 197–221.
159. MacDougall, J.D. Muscle fiber number in biceps brachii in bodybuilders and control subjects / J.D. MacDougal, D.G. Sale, S.E. Alway, J.R. Sutton // *Journal of Applied Physiology*, 1984. – V 57. – № 5. – P. 1399-1403.

160. Macefield, G., Hagbarth, K.-E., Gorman, R., Gandevia, S.C., & Burke, D. (1991). Decline in spindle support to alpha-motoneurons during sustained voluntary contractions. *Journal of Physiology (London)*, 440, 497-512.
161. Magladery, J.W., & McDougal, D.B. (1950). Electrophysiological studies of nerve and reflex activity in normal man, I: identification of certain reflexes in the electromyogram and the conduction velocity of peripheral nerve fibers. *Bulletin of the Johns Hopkins Hospital*, 86, 265–289.
162. Magladery, J.W., Porter, W.E., Park, A.M., Teasdall, R.D. (1951). Electrophysiological studies of nerve and reflex activity in normal man. IV. The two-neurone reflex and identification of certain action potentials from spinal roots and cord. *Bulletin of the Johns Hopkins Hospital*, 88, 499–519.
163. Magladery, J.W., Teasdall, R.D., & Park, A.M. (1952). Some mechanisms in man suppressing spinal motoneurone excitability. *Transactions of the American Neurological Association*, 56, 100-105.
164. Mense, S., & Meyer, H. (1985). Different types of slowly conducting afferent units in cat skeletal muscle and tendon. *The Journal of physiology*, 363, 403–417. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1985.sp015718>
165. Milner-Brown, H.S., Stein, R.B., & Lee, R.G. (1975). Synchronization of human motor units: Possible roles of exercise and supraspinal reflexes. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 38, 245-254.
166. Misiaszek, J. E. (2003). The H-reflex as a tool in neurophysiology: its limitations and uses in understanding nervous system function. *Muscle & nerve*, 28(2), 144–160. <https://doi.org/10.1002/mus.10372>
167. Mitchell, S.J, & Silver, R.A. (2000). GABA spillover from single inhibitory axons suppresses low-frequency excitatory transmission at the cerebellar glomerulus. *Journal of Neuroscience*, 20, 8651–8658.
168. Mizuno, Y., Tanaka, R. & Yanagisawa, N. (1971). Reciprocal group I inhibition on triceps surae motoneurons in man. *Journal of Neurophysiology*, 34, 1010–1017.

169. Morin C., Pierrot-Deseilligny E. & Hultborn H. (1984). Evidence for presynaptic inhibition of muscle spindle Ia afferents in man. *Neuroscience Letters*, 44: 137-142.
170. Moritani T., Muramatsu S. & Muro M. (1988). Activity of motor units during concentric and eccentric contractions. *American Journal of Physical Medicine & Rehabilitation*, 66: 338-350.
171. Nielsen, J., & Petersen, N. (1994). Is presynaptic inhibition distributed to corticospinal fibers in man? *The Journal of Physiology*, 477(1), 47-58.
172. Ozmerdivenli, R., Bulut, S., Urat, T., & Ayar, A. (2002). The H- and T-reflex response parameters of long- and short-distance athletes. *Physiological Research*, 51, 4, 395-400.
173. Paillard, J. (1955). Réflexes et régulations d'origine proprioceptive chez l'homme: étude neurophysiologique et psychophysologique (*Thèse de Doctorat ès Sciences*). Librairie Arnette, Paris.
174. Palmieri, R. M., Ingersoll, C. D., & Hoffman, M. A. (2004). The hoffmann reflex: methodologic considerations and applications for use in sports medicine and athletic training research. *Journal of athletic training*, 39(3), 268–277.
175. Palve, S. S., & Palve, S. B. (2018). Impact of Aging on Nerve Conduction Velocities and Late Responses in Healthy Individuals. *Journal of Neurosciences in Rural Practice*, 9(1), 112– 116.
176. Pascoe, M. A., Holmes, M. R., Stuart, D. G., & Enoka, R. M. (2014). Discharge characteristics of motor units during long-duration contractions. *Experimental physiology*, 99(10), 1387–1398. <https://doi.org/10.1113/expphysiol.2014.078584>
177. Pathare, N., Walter, G. A., Stevens, J. E., Yang, Z., Okerke, E., Gibbs, J. D., Esterhai, J. L., Scarborough, M. T., Gibbs, C. P., Sweeney, H. L., & Vandenborne, K. (2005). Changes in inorganic phosphate and force production in human skeletal muscle after cast immobilization. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 98(1), 307–314. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00612.2004>

178. Patikas, D. A., Kotzamanidis, C., Robertson, C. T., & Koceja, D. M. (2004). The effect of the ankle joint angle in the level of soleus Ia afferent presynaptic inhibition. *Electromyography and clinical neurophysiology*, 44(8), 503–511.
179. Pettorossi, V.E., Della Torre, G., Bortolami, R., & Brunetti, O. (1999). The role of capsaicin-sensitive muscle afferents in fatigue-induced modulation of the monosynaptic reflex in the rat. *The Journal of Physiology*, 515(2), 599-607.
180. Perez, M. A., Lungholt, B. K., & Nielsen, J. B. (2005). Presynaptic control of group Ia afferents in relation to acquisition of a visuo-motor skill in healthy humans. *The Journal of physiology*, 568 (Pt 1), 343-354. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2005.089904>
181. Pierrot-Deseilligny, E., & Mazevet, D. (2000). The monosynaptic reflex: a tool to investigate motor control in humans. Interest and limits. *Neurophysiologie Clinique = Clinical neurophysiology*, 30(2), 67–80. [https://doi.org/10.1016/s0987-7053\(00\)00062-9](https://doi.org/10.1016/s0987-7053(00)00062-9)
182. Pierrot-Deseilligny, E., & Burke, D. (2012). *The Circuitry of the Human Spinal Cord: Spinal and Corticospinal Mechanisms of Movement*. New York: Cambridge University Press, 606 p.
183. Powers, S. K., Radak, Z., & Ji, L. L. (2016). Exercise-induced oxidative stress: past, present and future. *The Journal of physiology*, 594(18), 5081–5092. <https://doi.org/10.1113/JP270646>
184. Putman, C. T., Jones, N. L., & Heigenhauser, G. J. (2003). Effects of short-term training on plasma acid-base balance during incremental exercise in man. *The Journal of physiology*, 550(2), 585–603.
185. Racinais, S., & Cresswell, A.G. (2013). Temperature affects maximum H-reflex amplitude but not homosynaptic postactivation depression. *Physiological Reports*, 1(2), 1-7. doi:10.1002/phy2.19
186. Rasmussen, B.B, & Phillips, S.M. (2003). Contractile and nutritional regulation of human muscle growth. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 31, 127–131.

187. Renshaw B. (1941). Influence of discharge of motoneurons upon excitation of neighboring motoneurons. *Journal of Neurophysiology*, 4, 167–183.
188. Rossignol, S., Dubuc, R., & Gossard, J-P. (2006). Dynamic sensorimotor interactions in locomotion. *Physiological Reviews*, 86, 89–154.
189. Rudomin, P. & R.F. Schmidt. (1999). Presynaptic inhibition in the vertebrate spinal cord revisited. *Experimental Brain Research*, 129, 1–37.
190. Sahlin, K., Harris, R. C., & Hultman, E. (1975). Creatine kinase equilibrium and lactate content compared with muscle pH in tissue samples obtained after isometric exercise. *The Biochemical journal*, 152(2), 173–180. <https://doi.org/10.1042/bj1520173>
191. Sahlin, K., Harris, R. C., Ny Lind, B., & Hultman, E. (1976). Lactate content and pH in muscle obtained after dynamic exercise. *Pflugers Archiv: European journal of physiology*, 367(2), 143–149. <https://doi.org/10.1007/BF00585150>
192. Saltin, B., & Karlsson, J. (1985). Muscle ATP, CP, and lactate and circulatory limitations to muscular performance at the organ level. *Journal of Experimental Biology*, 115, 307-318.
193. Schantz, P., Randall-Fox, E., Hutchison, W. et al. (1983). Muscle fibre type distribution, muscle cross-sectional area and maximal voluntary strength in humans. *Acta Physiologica Scandinavica*, 117, 219–226.
194. Schieppati, M. (1987). The Hoffmann reflex: a means of assessing spinal reflex excitability and its descending control in man. *Progress in Neurobiology*, 28, 345-376.
195. Schindler-Ivens, S., & Shields, R. K. (2000). Low frequency depression of H-reflexes in humans with acute and chronic spinal-cord injury. *Experimental brain research*, 133(2), 233–241. <https://doi.org/10.1007/s002210000377>
196. Senthilkumari, K. R., Umamaheswari, K., & Bhaskaran, M. (2015). A study on median nerve conduction velocity in different age groups. *International Journal of Research in Medical Sciences*, 3, 3313–3327.

197. Sinoway, L.I., Hill, J.M., Pickar, J.G. et al. (1993). Effects of contraction and lactic acid on the discharge of group III muscle afferents in cats. *Journal of Neurophysiology*, 69, 1053-1059.
198. Tahayori, B., & Koceja, D. M. (2012). Activity-dependent plasticity of spinal circuits in the developing and mature spinal cord. *Neural Plasticity*, 964843. Online journal: <http://www.hindawi.com/journals/np/2012/964843/>
199. Taylor, J. L., Amann, M., Duchateau, J., Meeusen, R., & Rice, C. L. (2016). Neural Contributions to Muscle Fatigue: From the Brain to the Muscle and Back Again. *Medicine and science in sports and exercise*, 48(11), 2294–2306. DOI: 10.1249/MSS.0000000000000923
200. Thomas, K., Brownstein, C. G., Dent, J., Parker, P., Goodall, S., & Howatson, G. (2018). Neuromuscular fatigue and recovery after heavy resistance, jump, and sprint training. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 50(12), 2526–2535. <https://doi.org/10.1249/MSS.00000000000017332016>
201. Thomson, A.M, Deuchars, J., & West, D.C. (1993). Large, deep layer pyramid-pyramid single axon EPSPs in slices of rat motor cortex display paired pulse and frequency-dependent depression, mediated presynaptically and self-facilitation, mediated postsynaptically. *Journal of Neurophysiology*, 70, 2354–2369.
202. Troup, J.P., Metzger, J.M., & Fitts, R.H. (1986). Effect of high intensity exercise training on functional capacity of limb skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology*, 60, 1743-1751.
203. Vestergaard-Poulsen, P., Thomsen, C., Sinkjaer, T. (1992). Simultaneous electromyography and ³¹P nuclear magnetic resonance spectroscopy with application to muscle fatigue. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 85, 402-411.
204. Vila-Cha, C., Falla, D., & Farina, D. (2010). Motor unit behavior during submaximal contractions following six weeks of either endurance or strength training. *Journal of Applied Physiology*, 109, 1455–1466.
205. Walton, D.M., Kuchinad, R.A., Ivanova, T.D., & Garland, S.J. (2002). Reflex inhibition during muscle fatigue in endurance-trained and sedentary

individuals. *European Journal of Applied Physiology*, 87, 462-468. doi: 10.1007/s00421-002-0670-9

206. Wang, L.Y., & Kaczmarek, L.K. (1998). Highfrequency firing helps replenish the readily releasable pool of synaptic vesicles. *Nature*, 394, 384-388.

207. Westerblad, H., Allen, D. G., & Lännergren, J. (2002). Muscle fatigue: lactic acid or inorganic phosphate the major cause? *News in physiological sciences : an international journal of physiology produced jointly by the International Union of Physiological Sciences and the American Physiological Society*, 17, 17–21. <https://doi.org/10.1152/physiologyonline.2002.17.1.17>

208. Wilmore, J.H., & Costill, D.L. (1994). *Physiology of Sport and Exercise*. Champaign: Human Kinetics, 549 p.

209. Wilson, J. R., McCully, K. K., Mancini, D. M., Boden, B., & Chance, B. (1988). Relationship of muscular fatigue to pH and diprotonated Pi in humans: a ³¹P-NMR study. *Journal of Applied Physiology*, 64, 2333-2339.

210. Windhorst, U. (2007). Muscle proprioceptive feedback and spinal networks. *Brain Research Bulletin*, 73, 155–202.

211. Wolpaw J. R. (1997). The complex structure of a simple memory. *Trends in neurosciences*, 20(12), 588–594. [https://doi.org/10.1016/s0166-2236\(97\)01133-8](https://doi.org/10.1016/s0166-2236(97)01133-8)

212. Wolpaw, J. R., & Tennissen, A. M. (2001). Activity-dependent spinal cord plasticity in health and disease. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 807–843.

213. Yasuda, N., Glover, E.I., Phillips, S.M., Isfort, R.J., & Tarnopolsky, M.A. (2005). Sex-based differences in skeletal muscle function and morphology with short-term limb immobilization. *Journal of Applied Physiology*, 99, 1085–1092.

214. Zehr E. P. (2002). Considerations for use of the Hoffmann reflex in exercise studies. *European journal of applied physiology*, 86(6), 455–468.

215. Zucker, R. S., & Regehr, W. G. (2002). Short-term synaptic plasticity. *Annual Review of Physiology*, 64, 355-405.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА

Статті у наукових фахових виданнях України:

1. Kolosova E.V. Slivko É.I. (2006). Fatigue-induced modulation of the H-reflex of soleus muscle in humans. *Neurophysiology*, 38(5), 360-364. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, інтерпретація отриманих експериментальних даних, статистична обробка результатів, оформлення результатів у вигляді статті).
2. Колосова, О. В. (2016). Взаємозв'язок змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, викликаних стомленням, та рівня адаптації до фізичного навантаження. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки*, 1, 59-66. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, інтерпретація отриманих експериментальних даних, статистична обробка результатів, оформлення результатів у вигляді статті).
3. Колосова, О. В. (2016). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням, за умов кондиціонуючої стимуляції іпсілатерального загального малогомілкового нерва. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки*, 2, 33-41. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, інтерпретація отриманих експериментальних даних, статистична обробка результатів, оформлення результатів у вигляді статті).
4. Колосова, О. В. (2017). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням, за умов гомосинаптичної постактиваційної депресії при парній стимуляції великогомілкового нерва. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 2 (74), 55-59. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, інтерпретація отриманих експериментальних

даних, статистична обробка результатів, оформлення результатів у вигляді статті).

5. Колосова, О. В. (2017). Гендерні особливості функціонального стану нервово-м'язового апарату у осіб з високим рівнем адаптації до фізичного навантаження. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія*, 29, 89-93. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, інтерпретація отриманих експериментальних даних, статистична обробка результатів, оформлення результатів у вигляді статті).

6. Dornowski, M., Kolosova, Y. V., & Gorkovenko, A. V. (2017). Gender and Age-Related Peculiarities of the H-Reflex Indices in Sportsmen. *Neurophysiology*, 49(6), 458–461. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, інтерпретація отриманих експериментальних даних, статистична обробка результатів, оформлення результатів у вигляді статті).

7. Колосова, О. В. (2020). Модуляційні впливи стомлення на Н-рефлекс камбалоподібного м'яза в умовах парної стимуляції великогомілкового нерва в нетренованих та тренуваних людей. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 2(81), 59-63. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, інтерпретація отриманих експериментальних даних, статистична обробка результатів, оформлення результатів у вигляді статті).

Тези наукових доповідей:

1. Колосова, Е. В. (2007). Динамика изменений Н-рефлекса камбаловидной мышцы человека в восстановительном периоде после кондиционирующего утомления. *Сучасні питання фізіології та медицини. Матеріали всеукраїнської наукової конференції, 26-28 вересня 2007 р., Дніпропетровськ*, 45.

2. Колосова, О. В. (2010). Динаміка змін Н-рефлексу камбалоподібного м'яза після кондиціонуючого стомлення у людей,

тренованих та нетренованих до фізичного навантаження. *Тези до 18 З'їзду Українського фізіологічного товариства, 20-22 травня 2010, Одеса. Фізіологічний журнал, 56(2), 245.*

3. Колосова, О. В. (2017). Модуляція Н-рефлексу камбалоподібного м'яза людини, пов'язана зі стомленням: вплив парної стимуляції великогомілкового нерва та кондиціонуючої стимуляції малогомілкового нерва. *Матеріали VIII Міжнародної наукової конференції КНУ ім. Тараса Шевченка «Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі і патології», 17-20 жовтня 2017 р. Київ: КНУ ім. Тараса Шевченка, 57.*

4. Kolosova, O. (2018). Gender and age peculiarities of electromyographic indices in qualified biathlon athletes. *Здоров'я, фізичне виховання і спорт: перспективи та кращі практики: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, 15 травня 2018 р. Київ: Київський університет Бориса Грінченка, 36-38.*

5. Kolosova, E. V., & Gorkovenko, A. V. (2018). Gender and age peculiarities of electromyographic indices in qualified rowing athletes. *Program No. 497.04. 2018 Neuroscience Meeting Planner. San Diego, CA: Society for Neuroscience. Online.*

6. Kolosova, E. V. (2019). Fatigue-induced modulation of human soleus Hoffmann reflex in conditions of ipsilateral common peroneal nerve stimulation. *Program No. 585.15. 2019 Neuroscience Meeting Planner. Chicago, IL: Society for Neuroscience. Online.*

Праці, які додатково відображають наукові результати дисертації:

1. Колосова, О. В. (2009). Електронеуроміографія. О. А. Шинкарук (Ред), *Медико-біологічне забезпечення підготовки спортсменів збірних команд України з олімпійських видів спорту.* Київ: Олімпійська література, 115-119.

2. Колосова, О. В., Халявка, Т. О., & Лисенко, О. М. (2013). Використання методів електронеуроміографії у діагностиці порушень функціонального стану поперекового відділу спинного мозку спортсменів. *Науковий часопис НПУ ред. М.П. Драгоманова. Серія №15. Науково-педагогічні*

проблеми фізичної культури (фізична культура і спорт). Збірник наукових праць, 4(29), 472-476.

3. Kolosova, E. V., Khalyavka, T. A., & Lysenko, E. N. (2013). The early diagnosis of the lumbar spine functional disorders in athletes with use of electromyographic methods. *17th International Scientific Congress: Olympic Sport and Sport for All. (China, Beijing)*, 422-423.

4. Колосова, О. В., Халявка, Т. О., & Лисенко, О. М. (2014). Травматизм хребта у кваліфікованих спортсменів: методи діагностики. *Інтегративна антропологія*, 1(23), 52-56.

5. Лисенко, О. М., Колосова, & О. В., Халявка, Т. О. (2015). Оцінка функціонального стану нервово-м'язової системи за допомогою методу стимуляційної електроміографії. *Матеріали ХІХ з'їзду Українського фізіологічного товариства, присвяченого 90-річчю від дня народження академіка П.Г. Костюка. Фізіологічний журнал*, 61(3), 169-170.

6. Колосова, Е. В., & Халявка, Т. А. (2015). Электронейромиографическая характеристика высококвалифицированных спортсменов-биатлонистов различных гендерных групп. *Спортивный вестник Придніпров'я*, 3, 225-229.

7. Колосова, Е. В., Гатилова, Г. Д., & Халявка, Т. А. (2015). Показатели стимуляционной миографии и их взаимосвязь с биохимическими параметрами у квалифицированных спортсменов циклических видов спорта в подготовительном периоде. *Наука и спорт: современные тенденции*, 6(1), 24-28.

8. Колосова, Е. В., & Халявка, Т. А. (2015). Электронейромиографическая характеристика квалифицированных спортсменов, специализирующихся в циклических и сложнокоординационных видах спорта. *Știința Culturii Fizice*, 4(24), 74-79.

9. Колосова, Е. В., Халявка, Т. А., & Лысенко, Е. М. (2016). Электронейромиографические корреляты синдрома мышечной блокады

межпозвоночных дисков у квалифицированных спортсменов. *Спортивная медицина*, 1, 51-56.

10. Колосова, Е. В., Халявка, Т. А., & Горенко, З. А. (2017). Сравнение электронейромиографических показателей у спортсменов, специализирующихся в прыжках в воду и велоспорте. *Фізична культура, спорт та здоров'я нації: збірник наукових праць*, 3(22), 319-323.

11. Колосова, Е. В., & Халявка, Т. А. (2017). Электронейромиографические показатели у высококвалифицированных спортсменов-биатлонистов с разным уровнем адаптации нервно-мышечного аппарата к длительной физической нагрузке. *XXV Международная научная конференция «Актуальные научные исследования в современном мире», Переяслав-Хмельницкий*, 65-68.

12. Колосова, О. В., & Халявка, Т. О. (2018). Гендерні та вікові відмінності швидкості проведення нервового імпульсу у висококваліфікованих спортсменів-біатлоністів. *Збірник статей XXVI Міжнародної наукової конференції «Актуальні наукові дослідження в сучасному світі», Переяслав-Хмельницький*, 1 (33), 65-69.

13. Колосова, О. В., Лисенко, О. М., Гасанова, С. Ф., & Берінчик, Д. Ю. (2019). Електронейроміографічні критерії ризику травматизму у різних гендерних групах спортсменів, що спеціалізуються у боксі. *Спортивна медицина*, 1, 55-62.

14. Колосова, О. В., Федорчук, С. В., & Лисенко, О. М. (2019). Кореляція електронейроміографічних та психофізіологічних показників у осіб, тренуваних до фізичного навантаження. *XX з'їзд Українського фізіологічного товариства з міжнародною участю, присвячений 95-річчю від дня народження академіка П.Г.Костюка. Фізіологічний журнал*, 65(3S), 148-149.

15. Kolosova, Elena, & Lysenko, Elena. (2019). The diagnosis of the lumbar spine neuromuscular disorders in qualified athletes with use of H-reflex study. *Abstracts from the Conference Neuropathology. Neurogenetics. Folia Neuropathologica*, 57(4), 383. DOI: <https://doi.org/10.5114/fn.2019.90820>

АКТ
впровадження результатів наукових досліджень у навчальний процес
Центру підвищення кваліфікації та післядипломної освіти Національного
університету фізичного виховання і спорту України

Ми, ті, що підписалися нижче: представники Національного університету фізичного виховання і спорту України, перший проректор М.В.Дутчак та директор Центру підвищення кваліфікації та післядипломної освіти В.В.Томашевський склали цей акт про те, що представник НУФВСУ О.В.Колосова - виконавець наукової теми 2.35 "Критерії оцінки функціонального потенціалу спортсменів високого класу" (номер державної реєстрації теми №0114U001482), за період 2014 року, внесла такі рекомендації та пропозиції:

| Назва пропозиції, форма впровадження і порівняльна характеристика | Наукова новизна та її значення, рекомендації з подальшого використання | Ефект від впровадження |
|---|--|--|
| Впровадження матеріалів досліджень «Підхід до комплексного контролю адаптаційних реакцій функціональних систем організму спортсменів до інтенсивних фізичних навантажень різної спрямованості» в лекційний та практичний матеріал за темами «Використання електронейрографічних методів для оцінки функціонального стану нервово-м'язової системи спортсменів» (курси підвищення кваліфікації тренерів та післядипломної освіти). Аналогів у світовій практиці немає. | Вперше представлено спосіб комплексної оцінки функціонального стану нервово-м'язової системи спортсменів із використанням електронейрографічних методів. Розроблені критерії функціонального стану нервово-м'язової системи спортсменів у річному циклі підготовки дозволять своєчасно вносити корекцію у тренувальний процес та спосіб життя спортсменів, а також своєчасно вживати профілактичні заходи для запобігання травматизму хребта спортсменів. Результати досліджень можуть використовуватися в процесі підготовки спортсменів різних видів спорту. | Матеріали досліджень було використано при викладанні лекційних і практичних занять протягом 2014 р. для тренерів з різних видів спорту, слухачів Центру підвищення кваліфікації та післядипломної освіти. Впровадження результатів досліджень в лекційний та практичний матеріал сприяло розширенню кола знань тренерів, підвищенню якості роботи щодо заходів з комплексного контролю спортсменів, що мало економічний та соціальний ефект. Накопичені знання були застосовані тренерами для оцінки функціонального стану нервово-м'язової системи спортсменів та оптимізації процесу підготовки з урахуванням індивідуальних особливостей організму спортсменів різних видів спорту. |

Автор, розробники:

Представник НУФВСУ:
Перший проректор, проф., д.н.фіз.вих.

Представник установи, де виконувалось впровадження:
Директор Центру підвищення кваліфікації та післядипломної освіти, доцент, к.н.фіз.вих.

О.В.Колосова, молодший науковий співробітник лабораторії ТМСРМС НДІ НУФВСУ, виконавець теми

М.В. Дутчак

В.В. Томашевський

7 листопада 2014 року

АКТ
впровадження результатів наукових досліджень у практику підготовки збірної команди України з веслування на байдарках і каное

Ми, ті, що підписали нижче: представники Міністерства молоді і спорту України, директор департаменту олімпійського спорту **Р.Я.Вірастюк**, головний тренер з веслування на байдарках і каное **Ю.В.Чебан** та представник НУФВСУ, директор науково-дослідного інституту **І.О.Когут**, склали цей акт про те, що за результатами роботи, виконаної за темою «Технологія прогнозування емоційного стресу в умовах напруженої діяльності» (№ держреєстрації №0117U002385), виконавці теми Колосова Олена Вікторівна, Халявка Тетяна Олександрівна, та за темою «Технологія індивідуалізації тренувального процесу на основі фізіологічних критеріїв» (№ держреєстрації 0117U002388), виконавець теми Ковельська Антоніна Василівна, за період 2017 р., внесли такі рекомендації та пропозиції:

| Назва пропозиції, форма впровадження і порівняльна характеристика | Наукова новизна та її значення, рекомендації з подальшого використання | Ефект від впровадження |
|---|---|---|
| «Методика оцінки адаптації нервово-м'язової системи спортсменів до фізичних навантажень». Форма – практика підготовки кваліфікованих спортсменів, які займаються веслуванням на байдарках і каное. Обґрунтовано спосіб оцінки адаптації нервово-м'язової системи до фізичних навантажень різної спрямованості на підставі електронейроміографічного методу та розроблено критерії оцінки змін функціонального стану нервово-м'язової системи спортсменів-веслувальників у річному циклі підготовки. Аналогів у світовій практиці немає. | Вперше представлена методика комплексної оцінки функціонального стану нервово-м'язової системи кваліфікованих спортсменів, які спеціалізуються у веслуванні на байдарках і каное із використанням електронейроміографічних методів діагностики. Розроблено критерії функціонального стану нервово-м'язової системи кваліфікованих спортсменів у річному циклі підготовки, що дозволять своєчасно вносити корекцію у тренувальний процес та спосіб життя спортсменів, а також своєчасно вживати профілактичні заходи для запобігання травматизму хребта спортсменів у веслуванні на байдарках і каное. Результати досліджень можуть використовуватися в процесі професійного відбору та підготовки спортсменів циклічних видів спорту. | Застосування комплексної методики оцінки адаптації нервово-м'язової системи спортсменів до фізичних навантажень дозволило скорегувати підготовку спортсменів збірної команди України з веслування на байдарках і каное і сприяло успішному виступу спортсменів на чемпіонаті Європи U23 (червень, Сербія, Белград): Лузан Л. (С-1 500 м, 1 м.), Вандюк Ю., Рибачок А. (С-2 500м, 2 м.), Алтухов П. (С-1 500 м, 1 м.), Кухарик О. (К-1 500 м, 1 м.) Європи (липень, Болгарія, Пловдив): Кічасовій М., Горлова А.(К-2 200 м, 1м.) Янчук Д., Міщук Т. (С-2 500 м, 3 м.), та світу (серпень, Чехія, Рачиця) : Кухарик О. (К-1 500 м, 3 м.), що є соціально значущим для країни та мало економічний ефект. |

Автори, розробники:

Колосова **О.В.Колосова**, молодший науковий співробітник лабораторії ТМСПРМС НДІ НУФВСУ, виконавець теми
Халявка **Т.О.Халявка**, к.хім.н., старший науковий співробітник лабораторії ТМСПРМС НДІ НУФВСУ, виконавець теми
Ковельська **А.В.Ковельська**, к.б.н., старший науковий співробітник лабораторії ТМСПРМС НДІ НУФВСУ, виконавець теми

Представник НУФВСУ:

Директор науково-дослідного інституту, д.фіз.вих.

І.О.Когут

Представники Міністерства молоді і спорту України

Директор департаменту олімпійського спорту

Р.Я.Вірастюк

Головний тренер з веслування на байдарках і каное

Ю.В.Чебан

14 листопада 2017 р.



АКТ
впровадження результатів наукових досліджень у навчальний процес
кафедри інноваційних та інформаційних технологій у фізичній культурі і спорті
Національного університету фізичного виховання і спорту України

Ми, ті, що підписалися нижче: представники НУФВСУ, перший проректор М.В. Дутчак та завідувач кафедри інноваційних та інформаційних технологій у фізичній культурі і спорті НУФВСУ О.А. Шинкарук склали цей акт про те, що за результатами роботи, виконаної за темою «Технологія оцінки ризику травматизму спортсменів за електронейроміографічними і психофізіологічними показниками» (№ держреєстрації: 0119U000307), за період 2019 року, виконавці теми О.В. Колосова та Т.О. Халявка внесли такі рекомендації та пропозиції:

| Назва пропозиції, форма впровадження і порівняльна характеристика | Наукова новизна та її значення, рекомендації з подальшого використання | Ефект від впровадження |
|---|--|---|
| <p>«Критерії оцінки функціонального стану нервово-м'язової системи спортсменів для запобігання травматизму опорно-рухового апарату»</p> <p>Форма – практичні заняття, практичний матеріал з дисципліни «Інноваційні технології у практиці фізичного виховання і спорту». Запропоновано систему оцінки електронейроміографічних показників у спортсменів різних видів спорту для визначення особливостей функціонального стану нервово-м'язової системи. Відповідає сучасним аналогам.</p> | <p>Систематизовано групу показників, що характеризують функціональний стан нервово-м'язової системи спортсменів, з використанням електронейроміографічних методів.</p> <p>Впроваджено систему оцінки електронейроміографічних показників у спортсменів різних видів спорту.</p> <p>Розроблено критерії оцінки функціонального стану нервово-м'язової системи спортсменів для корекції тренувального процесу з метою запобігання травматизму опорно-рухового апарату спортсменів.</p> <p>Результати досліджень можуть бути рекомендовані студентам при викладанні дисциплін з основ науково-дослідної роботи, спортивної медицини тощо.</p> | <p>Матеріали досліджень було використано при проведенні практичних занять зі студентами 4 курсу з дисципліни «Інноваційні технології у практиці фізичного виховання і спорту» протягом 2019 р.</p> <p>Впровадження результатів досліджень сприяло розширенню кола знань студентів щодо застосування методу електроміографії для визначення особливостей функціонального стану нервово-м'язової системи та запобігання травматизму опорно-рухового апарату спортсменів, що мало економічний та соціальний ефект.</p> <p>Накопичені знання були застосовані студентами при оцінюванні знань та проведенні досліджень.</p> |

Автори, розробники:

О.В. Колосова, молодший науковий співробітник лабораторії ТМСРМС НДІ НУФВСУ

Т.О. Халявка, к.хім.н., старший науковий співробітник лабораторії ТМСРМС НДІ НУФВСУ

Представник НУФВСУ:

Перший проректор, професор, д.фіз.вих.

Представник установи, де виконувалось впровадження:

Завідувач кафедри, професор, д. фіз.вих.



М.В. Дутчак

О.А. Шинкарук

15 листопада 2019 року

АКТ
впровадження результатів наукових досліджень у практику підготовки збірної команди України зі стрибків у воду

«18» *листопада* 2020 р.

м. Київ

Ми, ті, що підписали нижче: представники ГО «Федерація України зі стрибків у воду» – виконавчий директор ГО «Федерація України зі стрибків у воду» Н. Д. Уманець, головний тренер штатної збірної команди України зі стрибків у воду Т. В. Токмачова та представники НУФВСУ – проректор з науково-педагогічної роботи Борисова О. В., директор НДІ НУФВСУ Когут І. О., склали цей акт про те, що за результатами роботи, виконаної за темою «Технологія оцінки ризику травматизму спортсменів за електронейроміографічними та психофізіологічними показниками» (номер державної реєстрації теми № 0119U000307), виконавці теми Колосова Олена Вікторівна, Федорчук Світлана Володимирівна за період 2020 р., внесли такі рекомендації та пропозиції:

| Назва пропозиції, форма впровадження і порівняльна характеристика | Наукова новизна та її значення, рекомендації з подальшого використання | Ефект від впровадження |
|---|--|---|
| «Методика оцінки адаптації нервово-м'язової системи спортсменів до фізичних навантажень». Форма – науково-методичні рекомендації для практики підготовки кваліфікованих спортсменів. Обґрунтовано спосіб оцінки адаптації нервово-м'язової системи до фізичних навантажень різної спрямованості на підставі електронейроміографічного методу та розроблено критерії оцінки змін функціонального стану нервово-м'язової системи спортсменів у річному циклі підготовки. Відповідає сучасним аналогам. | Представлена методика комплексної оцінки функціонального стану нервово-м'язової системи кваліфікованих спортсменів, які спеціалізуються у стрибках у воду із використанням електронейроміографічних методів діагностики. Розроблено критерії функціонального стану нервово-м'язової системи кваліфікованих спортсменів у річному циклі підготовки, що дозволить своєчасно вносити корекцію у тренувальний процес та спосіб життя спортсменів, а також своєчасно вживати профілактичні заходи для запобігання травматизму хребта спортсменів у стрибках у воду. Результати досліджень можуть використовуватися в процесі відбору та підготовки спортсменів та у сфері фізичної культури і спорту. | Застосування комплексної методики оцінки адаптації нервово-м'язової системи спортсменів до фізичних навантажень дозволило скорегувати підготовку спортсменів збірної команди України зі стрибків у воду і сприяло завоюванню призових місць на чемпіонаті Європи (Київ, 2019 р): Серета, Лискун (1 місце, платформа 10 м), Кесар, Оліферчик (1 місце – синхрон, трамплін 3 м); Колодій, Федорова (2 місце, трамплін 1 м), Серета, Сербін (2 місце, синхрон, платформа 10 м), Кесар, Письменська (3 місце, синхрон, трамплін 3 м), що має соціально-економічний ефект. |

Автори розробки:

Старший науковий співробітник НДІ НУФВСУ

Науковий співробітник НДІ НУФВСУ

Представники НУФВСУ:

Проректор з науково-педагогічної роботи

Директор НДІ НУФВСУ

Представники установи, де виконувалось впровадження:

Виконавчий директор ГО «Федерація України зі стрибків у воду»

Головний тренер штатної збірної команди України зі стрибків у воду

С. В. Федорчук

О. В. Колосова

О. В. Борисова

І. О. Когут

Н. Д. Уманець

Т. В. Токмачова



АКТ
впровадження результатів наукових досліджень в освітній процес
кафедри інноваційних та інформаційних технологій у фізичній культурі і спорті
Національного університету фізичного виховання і спорту України

Ми, ті, що підписали нижче: представники НУФВСУ, перший проректор НУФВСУ **М.В. Дутчак**, директор науково-дослідного інституту НУФВСУ **І.О. Когут** та завідувач кафедри інноваційних та інформаційних технологій у фізичній культурі і спорті НУФВСУ **О.А. Шинкарук** склали цей акт про те, що за результатами роботи, виконаної за темою «Технологія оцінки ризику травматизму спортсменів за електронейроміографічними та психофізіологічними показниками» (номер державної реєстрації теми № 0119U000307), виконавці теми Колосова Олена Вікторівна, Федорчук Світлана Володимирівна за період 2020 р. внесли такі рекомендації та пропозиції:

| Назва пропозиції, форма впровадження і порівняльна характеристика | Наукова новизна та її значення, рекомендації з подальшого використання | Ефект від впровадження |
|--|---|--|
| <p>«Методика оцінки адаптації нервово-м'язової системи спортсменів до фізичних навантажень».</p> <p>Форма впровадження – розробка матеріалів для практичних занять з дисципліни «Основи науково-дослідної роботи у сфері фізичної культури і спорту». Переваги над аналогами розроблених матеріалів для практичних занять полягають у обґрунтуванні системи оцінки електронейроміографічних показників у спортсменів різних видів спорту для визначення особливостей адаптації нервово-м'язової системи спортсменів до фізичних навантажень.</p> | <p>Систематизовано групу показників для комплексної оцінки адаптації нервово-м'язової системи спортсменів до фізичних навантажень. Впроваджена оцінка електронейроміографічних показників спортсменів різних видів спорту з метою визначення особливостей адаптації нервово-м'язової системи спортсменів до фізичних навантажень може бути використана для корекції тренувального процесу і профілактики травматизму майбутніми фахівцями сфери фізичного виховання і спорту. Рекомендується для використання в освітньому процесі під час викладання дисциплін з основ науково-дослідної роботи, спортивної медицини тощо.</p> | <p>Матеріали досліджень було використано при проведенні практичних занять зі студентами 3 курсу з дисципліни «Основи науково-дослідної роботи у сфері фізичної культури і спорту» впродовж 2019-2020 років. Впровадження результатів досліджень сприяло розширенню кола наукових знань студентів щодо застосування електронейроміографічних методів з метою профілактики травматизму у спорті, оптимізації функціонального стану, збереження здоров'я спортсменів, що передбачає економічний і соціальний ефект.</p> |

Автори розробки:

Колос н.с. Колосова О. В.
Федорчук с.н.с. Федорчук С. В.

Представники НУФВСУ:

Перший проректор з науково-педагогічної роботи

Дутчак Дутчак М. В.

Директор НДІ

Когут Когут І. О.

Представник установи, де виконувалось впровадження:

Завідувач кафедри

Шинкарук Шинкарук О. А.

«18» листопада 2020 р.