

НАУЧНО-ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА ФИЗИЧЕСКОЙ КУЛЬТУРЫ



зак. № 28 № 38

Зер. 2012г. № 1-3

НЕ ОБРЕЗАТЬ!



**От спортсмена
– к ученому**

1-2012

КОНТРОЛЬ

за функциональным состоянием нервно-мышечной системы

Доктор медицинских наук, профессор **Ю.В. Высочин**

Санкт-Петербургский государственный технологический университет растительных полимеров
Санкт-Петербург

Доктор биологических наук, профессор **Ю.П. Денисенко**

Набережночелнинский филиал Поволжской государственной академии физической культуры, спорта и туризма, Набережные Челны

Кандидат педагогических наук, профессор **Л.Г. Яценко**

Санкт-Петербургский государственный технологический университет растительных полимеров
Санкт-Петербург

Abstract

MONITORING OF FUNCTIONAL STATUS OF NEUROMUSCULAR SYSTEM

Yu.V. Vysochin, professor, Dr.Med.
Saint-Petersburg state technological university of plant polymers, Saint-Petersburg

Yu.P. Denisenko, professor, Dr.Biol.
Naberezhnye Chelny branch of Volga state academy of physical culture, sport and tourism, Naberezhnye Chelny

L.G. Yatsenko, professor, Ph.D.
Saint-Petersburg state technological university of plant polymers, Saint-Petersburg

Key words: neuromuscular system, central nervous system, polmyography, relaxation, contraction, functional status.

Human motor activity laying the basis of life and individual development within adaptation and interaction with environment is a complicated combination of delicate coordinating relations in work of different organs and body systems.

The research was aimed at complex studies of elite athletes using physiological, biochemical, cardiological, psychological, ergometric and biomechanical means. Special attention was paid to monitoring of functional status of neuromuscular system and its dynamics in the course of adaptation to different environmental factors, correlations of neuromuscular system with other body systems and overall study of its role in acute manifestations of body vital activity such as adaptation, exercise performance, resistance to diseases and injuries.



Ключевые слова:

нервно-мышечная система, центральная нервная система, полимиография, расслабление, сокращение, функциональное состояние.

Двигательная деятельность человека, составляющая основу жизни и индивидуального развития в процессе адаптации и взаимодействия с окружающей средой, представляет собой сложное сочетание тончайших координационных соотношений в работе различных органов и систем организма. В современной физиологии регуляция движений исследуется с разных точек зрения. Многообразие подходов

связано с чрезвычайной сложностью двигательной системы и тем положением, которое занимает движение в жизнедеятельности организма. Этим же причинами объясняется и наличие разных системных представлений и концепций об управлении движениями.

Управление целенаправленными движениями — одна из главных функций центральной нервной системы (ЦНС), и в той или иной мере большинство структур мозга участвует в координационной деятельности.

Однако детали механизмов мышечного сокращения и расслабления еще далеко не ясны. Крайне недостаточно изучены динамика сократительных и релаксационных характеристик мышц при срочной и долговременной адаптации организма к физическим нагрузкам и другим адаптогенным факторам, а также влияние функционального состояния нервно-мышечной системы (НМС) на процессы адаптации. Одна из при-

отставания в этой области, вероятно, была связана и с отсутствием достаточно информативных методов исследований функционального состояния НМС, позволяющих одновременно оценить такие важнейшие характеристики, как скорость сокращения, максимальная сила и скорость расслабления мышц.

Нами в течение длительного времени проводились комплексные исследования спортсменов высокой квалификации с использованием физиологических, биохимических, кардиологических, психологических, эргометрических, биомеханических методов.

Особое значение придавалось контролю за функциональным состоянием НМС и его динамикой в процессе адаптации к различным факторам среды, взаимосвязям НМС с другими системами организма и всестороннему изучению ее роли в важнейших проявлениях жизнедеятельности организма, таких как адаптация, работоспособность, устойчивость к заболеваниям и повреждениям.

Для изучения механизмов регуляции и координации произвольных движений, контроля за сократительными и релаксационными характеристиками скелетных мышц, функциональным состоянием ЦНС и НМС нами использовался метод компьютерной полимиографии, разработанный Ю.В. Высочиныным [2], который применялся при подготовке спортсменов сборных команд СССР, России и показал высокую информативность и надежность.

Метод полимиографии основан на синхронной графической регистрации биоэлектрической активности (электромиограммы – ЭМГ), силы (динамограммы – ДГ), поперечной твердости или тонуса (тонусограммы – ТГ) различных групп мышц при их произвольном напряжении и расслаблении в изометрическом режиме. В процессе разработки, апробации и совершенствования метода большое значение придавалось повышению его информативности, надежности, точности, мобильности, упрощению конструкции устройств и способов расшифровки полимиограмм, а также снижению затрат на обследование. В последнем варианте методики разработана автоматизированная система регистрации, расшифровки, анализа, статистической обработки полимиограмм на базе современного персонального компьютера.

Установка для полимиографии включает в себя комплект приборов, датчиков и приспособлений: 1. Специальное портативное разборное «кресло», позволяющее быстро создавать стандартные положения при исследованиях различных групп мышц. 2. Усилитель биопотенциалов и тензоусилитель. 3. Датчики: а) тензодинамоме-

тры для графической регистрации усилий и их изменений во времени; б) электроды для регистрации ЭМГ.

Процедура измерений предусматривает полное соблюдение всех регламентирующих требований (максимальное усилие, постоянство длины мышцы и угла в суставе, постоянство расстояния между центром сустава и местом крепления тяги, идущей к динамометру), принятых в физиологии труда [11]. Однако в этой методике не только создаются необходимые условия для работы мышц в изометрическом режиме, но и обеспечивается их спокойное, расслабленное состояние перед началом и в конце работы, что особенно важно при тестировании скорости напряжения и скорости расслабления мышц.

Изометрический режим работы мышц при тестировании выбран, с одной стороны, из-за своей сравнительно небольшой энергоемкости [9], легкой моделируемости, а следовательно, и более точной воспроизводимости, а с другой стороны – как один из наиболее часто встречающихся в спортивной и трудовой деятельности. По мнению А. Хаббарда [24] изометрическое напряжение мышц является переменной точкой любого фазического движения.

Во время тестирования от испытуемого требуется совершить максимально быстрое и сильное «разгибание» ноги в коленном суставе при включении сигнала, наращивать усилие исследуемой мышцы до максимума во время действия сигнала и максимально быстро расслабить работавшие мышцы вслед за прекращением сигнала.

Тестирующее движение, несмотря на элементарность, обладает всеми особенностями, присущими произвольным движениям, для которых характерно участие ЦНС в регуляции и наличие сложных причинно-следственных отношений в протекании отдельных процессов, организация которых и обуславливает движение. Внешний сигнал, воспринимаемый соответствующими анализаторами, поступает в ЦНС, затем команда из нее вызывает активацию мышц, что проявляется в возникновении биоэлектрической активности и развитии мышечного сокращения. В результате последнего развивается напряжение мышечной ткани, влекущее за собой изменение упруго-вязких свойств или поперечной твердости (тонуса) мышц и развитие усилия. Процессы, происходящие в мышце за счет активации различных рецепторов, моделируют афферентный поток, идущий с периферии (от мышц и сухожилий) в сегментарный аппарат нервной системы, что вызывает, в свою очередь, изменение (коррекцию) нервных посылок к сокращающейся мышце. Не менее сложны и интимные механизмы процесса произвольного расслабления мышц, которые

находят отражение в регистрируемых полимиограммах.

Расшифровка полимиограмм. Расшифровка полимиограмм (см. рисунок) позволяет учитывать следующие параметры: 1. ЛВНэ – латентное время напряжения по ЭМГ. Рассчитывается от начала сигнала к напряжению мышц (старт) до начала появления первых осцилляций на ЭМГ (точка 1); 2. ЛВНд – латентное время напряжения по ДГ. Измеряется от начала сигнала к напряжению мышц (старт) до начала подъема кривой ДГ (точка 3); 3. СПд – скрытый период сокращения, или время электромеханической передачи. Отсчитывается от момента появления ЭМГ до начала подъема ДГ (от точки 1 до точки 3); 4. Fпик – величина быстрого, непрерывно нарастающего усилия от 0 (точка 3) до вершины первого «пика» на ДГ (точка 4). Измеряется как амплитуда подъема ДГ; 5. tпик – время нарастания усилия от 0 до Fпик (от точки 3 до точки 4); 6. Fm – максимальная произвольная сила – МПС (точка 5). Определяется по величине наибольшей амплитуды отклонений кривой ДГ от нулевой линии; 7. tm – время достижения МПС (от точки 3 до точки 5); 8. ЛВРд – латентное время расслабления по ДГ. Отсчитывается от момента выключения сигнала (Стоп) до начала расслабления – снижения ДГ (точка 6); 9. Fr – величина усилия, развиваемого мышцей в момент начала расслабления (точка 6); 10. tr – время расслабления, в течение которого происходит снижение напряжения мышц от Fr до 0, т.е. до исходного уровня (от точки 6 до точки 7).

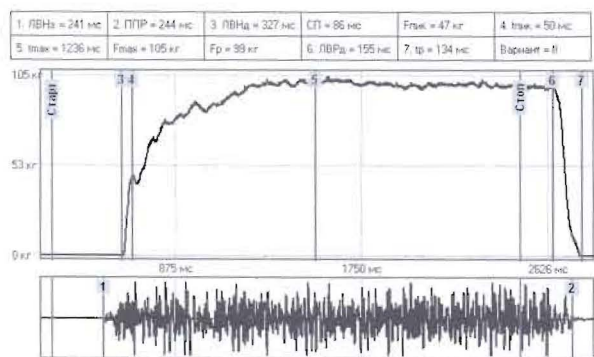
Многие движения, выполняемые с максимальной скоростью, требуют приложения значительных усилий за короткое время. Эффективность таких движений существенно зависит от скорости сокращения (напряжения), силы и скорости расслабления мышц. В многочисленных исследованиях одиночных мышечных сокращений (ОС), выполненных на отдельных мышечных волокнах [20, 23, 25 и др.], установлено, что скорость ОС, измеряемая временем от стимула до момента полурасслабления, зависит от количества последовательно

соединенных саркомеров, т.е. от длины мышечного волокна, АТФ-азной активности актомиозина, АТФ-азной активности ретикулума, а также от времени, в течение которого в саркоплазме в области миофибрилл поддерживается надпороговая концентрация ионов Ca^{++} , что, в свою очередь, определяется объемом саркоплазматического ретикулума и мощностью кальциевого насоса [8, 12, 21, 26]. Причем скорость напряжения мышечного волокна не лимитируется ни диффузией ионов Ca^{++} , ни скоростью выброса Ca^{++} из концевых цистерн, так как последний процесс идет очень быстро. Главным фактором, лимитирующим скорость одиночного цикла сокращения–расслабления, является скорость секвестрации кальция, влияющая на скорость расслабления мышц и тесно связанная со степенью развития саркоплазматического ретикулума. Морфологические исследования подтверждают существенные отличия в строении саркоплазматического ретикулума между быстрыми и медленными мышцами. Таким образом, укорочение времени одиночного мышечного сокращения, т.е. повышение скорости напряжения и расслабления может достигаться путем увеличения объема занимаемого саркоплазматическим ретикулумом за счет снижения объема, приходящегося на собственно сократительный аппарат миофибрилл. Следствием повышения быстродействия может быть падение удельной силы мышечных волокон, которая определяется поперечным сечением входящих в их состав миофибрилл [6]. В исследованиях, выполненных на людях [19], обнаружена положительная корреляция между изометрическим усилием и площадью поперечного сечения мышц.

Процессы произвольного одиночного напряжения–расслабления мышц гораздо сложнее. Помимо перечисленных выше факторов их скорость определяется количеством быстрых и медленных ДЕ в составе мышц, функциональным состоянием высших регуляторных систем и сегментарного аппарата нервной системы, супраспинальным и афферентными влияниями на альфамоторные и т.д., сложное взаимодействие которых и приводит к формированию своеобразной микроструктуры одиночных произвольных движений, описанной выше.

Для количественной оценки скорости сокращения, или так называемых «взрывных качеств» мышц, в спортивной практике обычно используются различные расчетные показатели: градиент силы, градиент максимальной силы, быстрая сила, взрывная сила, градиент взрывной силы, импульс силы [1, 4, 11 и др.].

В отличие от этих способов расчета, не учитывающих микроструктуру произвольного напряжения мышц, а следовательно, и сложные взаимоотношения центральных и периферических влияний, Ю.В. Высочиным [2] были разработаны



Общий вид и схема автоматической расшифровки полимиограммы четырехглавой мышцы бедра

новые методы расчета скорости сокращения (напряжения) мышц по объективным характеристикам, отражающим микроструктуру движений.

Особо важное значение имел выбор наиболее верного способа оценки релаксационных характеристик мышц. Для количественной оценки скорости расслабления обычно используется несколько способов: 1) время полурасслабления; 2) максимальный наклон падения тензограммы; 3) скорость постоянной экспоненциальной части тензограммы; 4) частота стимуляции, необходимая для получения слитного тетануса, поскольку быстрое расслабление для обеспечения слитности требует более высокой частоты. Однако, как справедливо подчеркивает Дж. Гиллис [22], расслабление имеет сложную временную кривую, которая не может быть охарактеризована каким-либо одиночным параметром без сильного упрощения.

Еще более сложен процесс произвольного расслабления мышц. Поэтому при оценке релаксационных характеристик учитывали сам характер процесса расслабления, а также полное время расслабления мышц. С этой целью определялась скорость произвольного расслабления (СПР) мышц. Для оценки СПР мышц рассчитывалось отношение единицы ко времени расслабления (t_p) по формуле: $СПР = 1/t_p$ (1/с).

Поскольку общее функциональное состояние мышц в равной мере определяется скоростью напряжения, максимальной силой и скоростью расслабления, то для его расчета использовалась сумма соответствующих показателей.

Метод полимиографии позволяет также получить объективную, надежную информацию о функциональном состоянии ЦНС, в частности о характеристиках возбудительных и тормозных процессов. Ещё в экспериментальных работах И. М. Сеченова, И. П. Павлова, А. А. Ухтомского и их учеников было показано, что в основе деятельности коры больших полушарий лежит взаимодействие в ней процессов возбуждения и торможения, причём процесс торможения участвует в этом взаимодействии как один из основных нервных процессов. Такие важные в аналитико-синтетической деятельности коры головного мозга явления, как иррадиация и концентрация возбуждения, взаимная индукция, дифференцирование раздражений, образование и угасание условных рефлексов, не могут осуществляться без участия процесса торможения.

Известно, что скорость двигательной реакции является достаточно простым, но информативным методом исследований корковой нейродинамики и основных нервных процессов [15, 16, 18].

Впервые данные о взаимосвязи между временем реакции и типологическими особенностями

ми нервной системы были получены К. М. Гуревичем [5], Н. С. Лейтесом [13] и В. Д. Небылицыным [14]. Было установлено, что при слабой и средней интенсивности раздражителя время реакции, как правило, короче у лиц со слабой нервной системой и длиннее у лиц с сильной нервной системой. Этот факт затем получил подтверждение и в других исследованиях [10], показавших также, что латентное время напряжения мышц дает возможность судить о быстроте развития процесса возбуждения: чем больше развивается возбуждение (до определенного предела) и чем больше при этом повышается лабильность, тем быстрее возникает ответная реакция. Время простой реакции имеет связь и с другими типологическими особенностями ЦНС – с лабильностью, с подвижностью возбуждения (с быстротой исчезновения этого процесса) и с преобладанием возбуждения над торможением как по «внешнему», так и по «внутреннему» балансу [10, 15, 17 и др.]. Латентное время расслабления, характеризующее работу тормозных регулирующих систем, меньше у лиц с преобладанием торможения над возбуждением [17]. По мнению Е. П. Ильина [10], эти исследования дают основание полагать, что расслабление как функция торможения зависит от типологических особенностей, характеризующих не возбудимые системы, а тормозные. Не случайно, очевидно, и то, что степень произвольного расслабления мышц, измеряемая по снижению их тонуса ниже уровня покоя, была выше у лиц с преобладанием торможения по обоим видам баланса. Обобщение серий этих исследований, как подчеркивает Е. П. Ильин [10], позволяет заключить, что способность напрягать и расслаблять мышцы связана с разными типологическими особенностями нервной системы, одни из которых характеризуют возбуждение (или возбудительную систему), а другие – торможение (или тормозящую систему).

Исходя из этих представлений для оценки функционального состояния ЦНС использовался ряд временных параметров, получаемых при расшифровке полимиограмм: 1) скорость двигательной реакции напряжения; 2) скорость двигательной реакции расслабления; 3) скорость развития и сила возбудительного процесса; 4) скорость развития и сила тормозного процесса; 5) баланс нервных процессов «торможение–возбуждение»; 6) общее функциональное состояние ЦНС, которое рассчитывается с учётом всех перечисленных выше параметров.

Использование метода полимиографии позволит более объективно изучить закономерности спортивной ориентации, формирования спортивного амплуа и разработки эффективных методов развития индивидуальных особенностей двигательных действий или индивидуального сти-

ля спортивной деятельности, от которого в значительной мере зависит не только успешность выступлений спортсменов на соревнованиях высшего ранга, но и состояние их здоровья и спортивное долголетие, что является одной из наиболее актуальных и сложных проблем спорта высших достижений [3, 7]. Это связано с тем, что проблема формирования и развития индивидуального стиля двигательной деятельности относится к числу наименее изученных и наиболее дискуссионных.

Литература

1. *Верхошанский Ю.В.* Основы специальной силовой подготовки в спорте / Ю.В. Верхошанский. – М.: Физкультура и спорт, 1977. – 215 с.
2. *Высочин Ю.В.* Полимиография в диагностике функционального состояния нервно-мышечной системы и изучение этиопатогенеза некоторых специфических травм и заболеваний у спортсменов: автореф. дис. ... канд. мед. наук / Ю.В. Высочин. – Тарту, 1974. – 21 с.
3. *Высочин Ю.В.* Влияние сократительных и релаксационных характеристик на рост квалификации спортсменов / Ю.В. Высочин, Ю.П. Денисенко, В.А. Чув и др. // Теория и практика физ. культуры. – 2003. – № 6. – С. 25–27.
4. *Годик М.А.* Методика и первые результаты исследований "взрывной" силы спортсменов / М.А. Годик, В.М. Зациорский // Теория и практика физ. культуры. – 1965. – № 7. – С. 22–24.
5. *Гуревич К.М.* Последствие положительных и тормозных раздражителей в двигательной реакции / К.М. Гуревич // Типологические особенности высшей нервной деятельности у человека. – М.: АПН РСФСР, 1963. – С. 240–247.
6. *Гурфинкель В.С.* Сила одиночного изометрического сокращения и фазы зубчатого тетануса / В.С. Гурфинкель, Ю.С. Левик, Е.Б. Царёв // Биофизика. – 1984. – Т. 29. – С. 139–142.
7. *Денисенко Ю.П.* Релаксационная подготовка в повышении функциональных возможностей организма спортсменов / Ю.П. Денисенко, Ю.В. Высочин, Л.Г. Яценко // ЛФК и массаж. – 2006. – № 6. – С. 3–7.
8. *Дынник В.В.* Внутриклеточные механизмы контроля скорости синтеза и гидролиза АТФ в мышцах / В.В. Дынник // Механизмы контроля мышечной деятельности. – Л.: Наука, 1985. – С. 21–50.
9. *Загрядский В.П.* Физические нагрузки современного человека / В.П. Загрядский, З.К. Сулимо-Самуйло. – Л.: Наука, 1982. – 95 с.
10. *Ильин Е.П.* Дифференциальная психофизиология физического воспитания и спорта / Е.П. Ильин. – Л.: ЛГПИ им. А.И. Герцена, 1979. – 83 с.
11. *Косилов С.А.* Очерки физиологии труда / С.А. Косилов. – М.: Медицина, 1965. – 379 с.
12. *Кроленко С.А.* Начальные этапы электромеханической связи в скелетных мышечных волокнах / С.А. Кроленко // Механизмы контроля мышечной деятельности. – Л.: Наука, 1985. – С. 191–208.
13. *Лейтес Н.С.* Определение уравновешенности основных нервных процессов методикой отсроченных двигательных реакций / Н.С. Лейтес // Типологические особенности высшей нервной деятельности человека. – М.: АПН РСФСР, 1963. – Т.3. – С. 133–143.
14. *Небылицын В.Д.* Основные свойства нервной системы человека / В.Д. Небылицын. – М.: Просвещение, 1966. – 383 с.
15. *Пейсахов Н.М.* Саморегуляция и типологические свойства нервной системы / Н.М. Пейсахов. – Казань: Казанский ун-т, 1974. – 253 с.
16. *Розенблат В.В.* Проблема утомления / В.В. Розенблат. – М.: Медицина, 1975. – 240 с.
17. *Сальников В.А.* Латентное время напряжения и расслабления мышц, и основные свойства нервной системы / В.А. Сальников // Психофизиологические особенности спортивной деятельности. – Л.: ЛГПИ, 1975. – С. 78–79.
18. *Сологуб Е.Б.* Электрическая активность мозга человека в процессе мышечной деятельности / Е.Б. Сологуб. – Л.: Медицина, 1973. – 247 с.

Bibliography

1. *Verkhoshanskiy, Yu.V.* The basics of special power training in sport / Yu.V. Verkhoshanskiy. – Moscow: Fizkultura i sport, 1977. – 215 P. (In Russian)
2. *Vysochin, Yu.V.* Polymyography in diagnostics of functional state

- of neuromuscular system and study of aetiopathogenesis of specific traumas and diseases in athletes: abstract of Ph.D. / Yu.V. Vysochin. – Tartu, 1974. – 21 P. (In Russian)
3. *Vysochin, Yu.V.* The effect of contractive and relaxation characteristics on growth of athletes' qualification / Yu.V. Vysochin, Yu.P. Denisenko, V.A. Chuev et al. // Teoriya i praktika fizicheskoj kultury. – 2003. – № 6. – P. 25–27. (In Russian)
4. *Godik, M.A.* Technique and first results of researches of athletes' "explosive" power / M.A. Godik, V.M. Zatsiorskiy // Teoriya i praktika fizicheskoj kultury. – 1965. – № 7. – P. 22–24. (In Russian)
5. *Gurevich, K.M.* Attenuation of positive and inhibitory excitatory motor response / K.M. Gurevich // Typological features of human higher nervous function. – Moscow: APS RSFSR, 1963. – P. 240–247. (In Russian)
6. *Gurfinkel, V.S.* Power of single isometric contraction and power of dentate tetanus / V.S. Gurfinkel, Yu.S. Levik, E.B. Tsarev. // Biofizika. – 1984. – V. 29. – P. 139–142. (In Russian)
7. *Denisenko, Yu.P.* Relaxation training in increasing of athletes' body functional abilities / Yu.P. Denisenko, Yu.B. Vysochin, L. Yatsenko // LFK i massazh. – 2006. – № 6. – P. 3–7. (In Russian)
8. *Dynnik, V.V.* Intracellular mechanisms of monitoring of ATP synthesis and hydrolysis rates in muscles / V.V. Dynnik // Mechanisms of muscle work monitoring. – Leningrad: Nauka, 1985. – P. 21–50. (In Russian)
9. *Zagryadskiy, V.P.* Physical loads of modern man / V.P. Zagryadskiy, Z.K. Sulimo-Samuylo. – Leningrad: Nauka, 1982. – 95 P. (In Russian)
10. *Il'in, E.P.* Differentiated psychophysiology of physical education and sport / E.P. Il'in. – Leningrad: LSPI named after A.I. Herzen. – 1979. – 83 P. (In Russian)
11. *Kosilov, S.A.* Essays on labour physiology / S.A. Kosilov. – Moscow: Meditsina, 1965. – 379 P. (In Russian)
12. *Krolenko, S.A.* Initial stages of electromechanical correlation in skeleton muscle tissues / S.A. Krolenko // Mechanisms of muscle work monitoring. – Leningrad: Nauka, 1985. – P. 191–208. (In Russian)
13. *Leytes, N.S.* Allocation of balance of basic nervous processes and means of deferred motor responses / N.S. Leytes // Typological features of human higher nervous function. – Moscow: APS RSFSR, 1963. – V.3. – P. 133–143. (In Russian)
14. *Nebylitsyn, V.D.* The basic features of human nervous system / V.D. Nebylitsyn. – Moscow: Prosveschenie, 1966. – 383 P. (In Russian)
15. *Peysakhov, N.M.* Self-regulation and typological features of nervous system / N.M. Peysakhov. – Kazan: Kazan unty, 1974. – 253 P. (In Russian)
16. *Rozenblat, V.V.* Fatigue problem / V.V. Rozenblat. – Moscow: Meditsina, 1975. – 240 P. (In Russian)
17. *Sal'nikov, V.A.* Latent time of muscle tension and relaxation and basic features of nervous system / V.A. Sal'nikov // Psychophysiological features of sports activity. – Leningrad: LSPI. – 1975. – P. 78–79. (In Russian)
18. *Sologub, E.B.* Human cerebral electric activity within muscle work / E.B. Sologub. – Leningrad: Meditsina, 1973. – 247 P. (In Russian)
19. *Bruce S.A., Philips S.K., Woledge R.C.* Isometric force and maximum voluntary contractions related to an estimate of the cross-sectional area of adductor pollicis in the human subjects // J. Physiol. – 1986. – N 327. – P. 31.
20. *Blinks J.R., Rudel R., Taylor S.R.* Calcium transient in isolated amphibian skeletal muscle fibres: detection with aequorin // J. Physiol. – 1978. – V. 277. – P. 291–323.
21. *Dawson M.J., Gadian D.G., Wilkie D.R.* Mechanical relaxation rate and metabolism studied in fatiguing muscle by phosphorus nuclear magnetic resonance // J. Physiol. – 1980. – V. 299. – P. 465–484.
22. *Gillis J.M.* Relaxation of vertebrate skeletal muscle. A synthesis of the biochemical and physiological approaches // Biochim. Biophys. Acta. – 1985. – V. 811. – P. 97–145.
23. *Guthe K.F.* Reptilian muscle: fine structure and physiological parameters // Biology of reptilia. – 1982. – V.11. – P. 265–354.
24. *Hubbard A.W.* Homokinetics muscular function in human movement // Science and Medicine Exercise and Sports. – 1990. – N 5.
25. *Josephson R.K.* Extensive and intensive factors determining the performance of striated muscle // J. Exp. Zool. – 1975. – V. 194. – P. 135–154.
26. *Shigekawa M., Dougherty I.P., Kats A.M.* Reaction mechanism of Ca dependent ATP hydrolysis by skeletal muscle sarcoplasmic reticulum in the absence of added alkali metal salts // J. Biol. Chem. – 1978. – V. 253. – P. 1442–1450.

Информация для связи с автором:
e-mail: yprof@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.10.2011

НАУЧНО-ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА ФИЗИЧЕСКОЙ КУЛЬТУРЫ

зак. № 28 № 38

Зер. 2012г. № 1-3

НЕ ОБРЕЗАТЬ!



**От спортсмена
– к ученому**

1-2012

КОНТРОЛЬ

за функциональным состоянием нервно-мышечной системы

Доктор медицинских наук, профессор **Ю.В. Высочин**

Санкт-Петербургский государственный технологический университет растительных полимеров
Санкт-Петербург

Доктор биологических наук, профессор **Ю.П. Денисенко**

Набережночелнинский филиал Поволжской государственной академии физической культуры, спорта и туризма, Набережные Челны

Кандидат педагогических наук, профессор **Л.Г. Яценко**

Санкт-Петербургский государственный технологический университет растительных полимеров
Санкт-Петербург

Abstract

MONITORING OF FUNCTIONAL STATUS OF NEUROMUSCULAR SYSTEM

Yu.V. Vysochin, professor, Dr.Med.
Saint-Petersburg state technological university of plant polymers, Saint-Petersburg

Yu.P. Denisenko, professor, Dr.Biol.
Naberezhnye Chelny branch of Volga state academy of physical culture, sport and tourism, Naberezhnye Chelny

L.G. Yatsenko, professor, Ph.D.
Saint-Petersburg state technological university of plant polymers, Saint-Petersburg

Key words: neuromuscular system, central nervous system, polmyography, relaxation, contraction, functional status.

Human motor activity laying the basis of life and individual development within adaptation and interaction with environment is a complicated combination of delicate coordinating relations in work of different organs and body systems.

The research was aimed at complex studies of elite athletes using physiological, biochemical, cardiological, psychological, ergometric and biomechanical means. Special attention was paid to monitoring of functional status of neuromuscular system and its dynamics in the course of adaptation to different environmental factors, correlations of neuromuscular system with other body systems and overall study of its role in acute manifestations of body vital activity such as adaptation, exercise performance, resistance to diseases and injuries.



Ключевые слова:

нервно-мышечная система, центральная нервная система, полимиография, расслабление, сокращение, функциональное состояние.

Двигательная деятельность человека, составляющая основу жизни и индивидуального развития в процессе адаптации и взаимодействия с окружающей средой, представляет собой сложное сочетание тончайших координационных соотношений в работе различных органов и систем организма. В современной физиологии регуляция движений исследуется с разных точек зрения. Многообразие подходов

связано с чрезвычайной сложностью двигательной системы и тем положением, которое занимает движение в жизнедеятельности организма. Этим же причинами объясняется и наличие различных системных представлений и концепций об управлении движениями.

Управление целенаправленными движениями — одна из главных функций центральной нервной системы (ЦНС), и в той или иной мере большинство структур мозга участвует в координационной деятельности.

Однако детали механизмов мышечного сокращения и расслабления еще далеко не ясны. Крайне недостаточно изучены динамика сократительных и релаксационных характеристик мышц при срочной и долговременной адаптации организма к физическим нагрузкам и другим адаптогенным факторам, а также влияние функционального состояния нервно-мышечной системы (НМС) на процессы адаптации. Одна из при-

отставания в этой области, вероятно, была связана и с отсутствием достаточно информативных методов исследований функционального состояния НМС, позволяющих одновременно оценить такие важнейшие характеристики, как скорость сокращения, максимальная сила и скорость расслабления мышц.

Нами в течение длительного времени проводились комплексные исследования спортсменов высокой квалификации с использованием физиологических, биохимических, кардиологических, психологических, эргометрических, биомеханических методов.

Особое значение придавалось контролю за функциональным состоянием НМС и его динамикой в процессе адаптации к различным факторам среды, взаимосвязям НМС с другими системами организма и всестороннему изучению ее роли в важнейших проявлениях жизнедеятельности организма, таких как адаптация, работоспособность, устойчивость к заболеваниям и повреждениям.

Для изучения механизмов регуляции и координации произвольных движений, контроля за сократительными и релаксационными характеристиками скелетных мышц, функциональным состоянием ЦНС и НМС нами использовался метод компьютерной полимиографии, разработанный Ю.В.Высочиным [2], который применялся при подготовке спортсменов сборных команд СССР, России и показал высокую информативность и надежность.

Метод полимиографии основан на синхронной графической регистрации биоэлектрической активности (электромиограммы – ЭМГ), силы (динамограммы – ДГ), поперечной твердости или тонуса (тонусограммы – ТГ) различных групп мышц при их произвольном напряжении и расслаблении в изометрическом режиме. В процессе разработки, апробации и совершенствования метода большое значение придавалось повышению его информативности, надежности, точности, мобильности, упрощению конструкции устройств и способов расшифровки полимиограмм, а также снижению затрат на обследование. В последнем варианте методики разработана автоматизированная система регистрации, расшифровки, анализа, статистической обработки полимиограмм на базе современного персонального компьютера.

Установка для полимиографии включает в себя комплект приборов, датчиков и приспособлений: 1. Специальное портативное разборное «кресло», позволяющее быстро создавать стандартные положения при исследованиях различных групп мышц. 2. Усилитель биопотенциалов и тензоусилитель. 3. Датчики: а) тензодинамоме-

тры для графической регистрации усилий и их изменений во времени; б) электроды для регистрации ЭМГ.

Процедура измерений предусматривает полное соблюдение всех регламентирующих требований (максимальное усилие, постоянство длины мышцы и угла в суставе, постоянство расстояния между центром сустава и местом крепления тяги, идущей к динамометру), принятых в физиологии труда [11]. Однако в этой методике не только создаются необходимые условия для работы мышц в изометрическом режиме, но и обеспечивается их спокойное, расслабленное состояние перед началом и в конце работы, что особенно важно при тестировании скорости напряжения и скорости расслабления мышц.

Изометрический режим работы мышц при тестировании выбран, с одной стороны, из-за своей сравнительно небольшой энергоемкости [9], легкой моделируемости, а следовательно, и более точной воспроизводимости, а с другой стороны – как один из наиболее часто встречающихся в спортивной и трудовой деятельности. По мнению А. Хаббарда [24] изометрическое напряжение мышц является переменной точкой любого фазического движения.

Во время тестирования от испытуемого требуется совершить максимально быстрое и сильное «разгибание» ноги в коленном суставе при включении сигнала, наращивать усилие исследуемой мышцы до максимума во время действия сигнала и максимально быстро расслабить работавшие мышцы вслед за прекращением сигнала.

Тестирующее движение, несмотря на элементарность, обладает всеми особенностями, присущими произвольным движениям, для которых характерно участие ЦНС в регуляции и наличие сложных причинно-следственных отношений в протекании отдельных процессов, организация которых и обуславливает движение. Внешний сигнал, воспринимаемый соответствующими анализаторами, поступает в ЦНС, затем команда из нее вызывает активацию мышц, что проявляется в возникновении биоэлектрической активности и развитии мышечного сокращения. В результате последнего развивается напряжение мышечной ткани, влекущее за собой изменение упруго-вязких свойств или поперечной твердости (тонуса) мышц и развитие усилия. Процессы, происходящие в мышце за счет активации различных рецепторов, моделируют афферентный поток, идущий с периферии (от мышц и сухожилий) в сегментарный аппарат нервной системы, что вызывает, в свою очередь, изменение (коррекцию) нервных посылок к сокращающейся мышце. Не менее сложны и интимные механизмы процесса произвольного расслабления мышц, которые

находят отражение в регистрируемых полимиограммах.

Расшифровка полимиограмм. Расшифровка полимиограмм (см. рисунок) позволяет учитывать следующие параметры: 1. ЛВНэ – латентное время напряжения по ЭМГ. Рассчитывается от начала сигнала к напряжению мышц (старт) до начала появления первых осцилляций на ЭМГ (точка 1); 2. ЛВНд – латентное время напряжения по ДГ. Измеряется от начала сигнала к напряжению мышц (старт) до начала подъема кривой ДГ (точка 3); 3. СПд – скрытый период сокращения, или время электромеханической передачи. Отсчитывается от момента появления ЭМГ до начала подъема ДГ (от точки 1 до точки 3); 4. Fпик – величина быстрого, непрерывно нарастающего усилия от 0 (точка 3) до вершины первого «пика» на ДГ (точка 4). Измеряется как амплитуда подъема ДГ; 5. tпик – время нарастания усилия от 0 до Fпик (от точки 3 до точки 4); 6. Fm – максимальная произвольная сила – МПС (точка 5). Определяется по величине наибольшей амплитуды отклонений кривой ДГ от нулевой линии; 7. tm – время достижения МПС (от точки 3 до точки 5); 8. ЛВРд – латентное время расслабления по ДГ. Отсчитывается от момента выключения сигнала (Стоп) до начала расслабления – снижения ДГ (точка 6); 9. Fr – величина усилия, развиваемого мышцей в момент начала расслабления (точка 6); 10. tr – время расслабления, в течение которого происходит снижение напряжения мышц от Fr до 0, т.е. до исходного уровня (от точки 6 до точки 7).

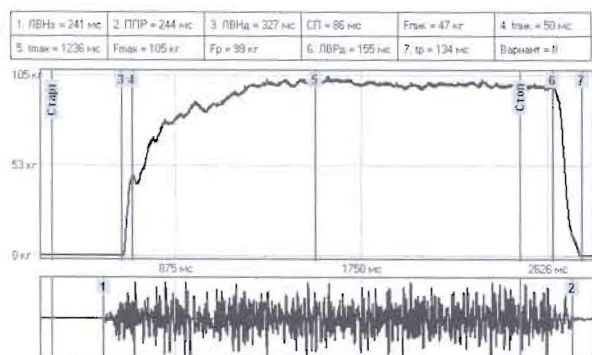
Многие движения, выполняемые с максимальной скоростью, требуют приложения значительных усилий за короткое время. Эффективность таких движений существенно зависит от скорости сокращения (напряжения), силы и скорости расслабления мышц. В многочисленных исследованиях одиночных мышечных сокращений (ОС), выполненных на отдельных мышечных волокнах [20, 23, 25 и др.], установлено, что скорость ОС, измеряемая временем от стимула до момента полурасслабления, зависит от количества последовательно

соединенных саркомеров, т.е. от длины мышечного волокна, АТФ-азной активности актомиозина, АТФ-азной активности ретикулума, а также от времени, в течение которого в саркоплазме в области миофибрилл поддерживается надпороговая концентрация ионов Ca^{++} , что, в свою очередь, определяется объемом саркоплазматического ретикулума и мощностью кальциевого насоса [8, 12, 21, 26]. Причем скорость напряжения мышечного волокна не лимитируется ни диффузией ионов Ca^{++} , ни скоростью выброса Ca^{++} из концевых цистерн, так как последний процесс идет очень быстро. Главным фактором, лимитирующим скорость одиночного цикла сокращения–расслабления, является скорость секвестрации кальция, влияющая на скорость расслабления мышц и тесно связанная со степенью развития саркоплазматического ретикулума. Морфологические исследования подтверждают существенные отличия в строении саркоплазматического ретикулума между быстрыми и медленными мышцами. Таким образом, укорочение времени одиночного мышечного сокращения, т.е. повышение скорости напряжения и расслабления может достигаться путем увеличения объема занимаемого саркоплазматическим ретикулумом за счет снижения объема, приходящегося на собственно сократительный аппарат миофибрилл. Следствием повышения быстродействия может быть падение удельной силы мышечных волокон, которая определяется поперечным сечением входящих в их состав миофибрилл [6]. В исследованиях, выполненных на людях [19], обнаружена положительная корреляция между изометрическим усилием и площадью поперечного сечения мышц.

Процессы произвольного одиночного напряжения–расслабления мышц гораздо сложнее. Помимо перечисленных выше факторов их скорость определяется количеством быстрых и медленных ДЕ в составе мышц, функциональным состоянием высших регуляторных систем и сегментарного аппарата нервной системы, супраспинальным и афферентными влияниями на альфамоторные и т.д., сложное взаимодействие которых и приводит к формированию своеобразной микроструктуры одиночных произвольных движений, описанной выше.

Для количественной оценки скорости сокращения, или так называемых «взрывных качеств» мышц, в спортивной практике обычно используются различные расчетные показатели: градиент силы, градиент максимальной силы, быстрая сила, взрывная сила, градиент взрывной силы, импульс силы [1, 4, 11 и др.].

В отличие от этих способов расчета, не учитывающих микроструктуру произвольного напряжения мышц, а следовательно, и сложные взаимоотношения центральных и периферических влияний, Ю.В. Высочиным [2] были разработаны



Общий вид и схема автоматической расшифровки полимиограммы четырехглавой мышцы бедра

новые методы расчета скорости сокращения (напряжения) мышц по объективным характеристикам, отражающим микроструктуру движений.

Особо важное значение имел выбор наиболее верного способа оценки релаксационных характеристик мышц. Для количественной оценки скорости расслабления обычно используется несколько способов: 1) время полурасслабления; 2) максимальный наклон падения тензограммы; 3) скорость постоянной экспоненциальной части тензограммы; 4) частота стимуляции, необходимая для получения слитного тетануса, поскольку быстрое расслабление для обеспечения слитности требует более высокой частоты. Однако, как справедливо подчеркивает Дж. Гиллис [22], расслабление имеет сложную временную кривую, которая не может быть охарактеризована каким-либо одиночным параметром без сильного упрощения.

Еще более сложен процесс произвольного расслабления мышц. Поэтому при оценке релаксационных характеристик учитывали сам характер процесса расслабления, а также полное время расслабления мышц. С этой целью определялась скорость произвольного расслабления (СПР) мышц. Для оценки СПР мышц рассчитывалось отношение единицы ко времени расслабления (t_p) по формуле: $СПР = 1/t_p$ (1/с).

Поскольку общее функциональное состояние мышц в равной мере определяется скоростью напряжения, максимальной силой и скоростью расслабления, то для его расчета использовалась сумма соответствующих показателей.

Метод полимиографии позволяет также получить объективную, надежную информацию о функциональном состоянии ЦНС, в частности о характеристиках возбудительных и тормозных процессов. Ещё в экспериментальных работах И.М. Сеченова, И.П. Павлова, А.А. Ухтомского и их учеников было показано, что в основе деятельности коры больших полушарий лежит взаимодействие в ней процессов возбуждения и торможения, причём процесс торможения участвует в этом взаимодействии как один из основных нервных процессов. Такие важные в аналитико-синтетической деятельности коры головного мозга явления, как иррадиация и концентрация возбуждения, взаимная индукция, дифференцирование раздражений, образование и угасание условных рефлексов, не могут осуществляться без участия процесса торможения.

Известно, что скорость двигательной реакции является достаточно простым, но информативным методом исследований корковой нейродинамики и основных нервных процессов [15, 16, 18].

Впервые данные о взаимосвязи между временем реакции и типологическими особенностями

ми нервной системы были получены К.М. Гуревичем [5], Н.С. Лейтесом [13] и В.Д. Небылицыным [14]. Было установлено, что при слабой и средней интенсивности раздражителя время реакции, как правило, короче у лиц со слабой нервной системой и длиннее у лиц с сильной нервной системой. Этот факт затем получил подтверждение и в других исследованиях [10], показавших также, что латентное время напряжения мышц дает возможность судить о быстроте развития процесса возбуждения: чем больше развивается возбуждение (до определенного предела) и чем больше при этом повышается лабильность, тем быстрее возникает ответная реакция. Время простой реакции имеет связь и с другими типологическими особенностями ЦНС – с лабильностью, с подвижностью возбуждения (с быстротой исчезновения этого процесса) и с преобладанием возбуждения над торможением как по «внешнему», так и по «внутреннему» балансу [10, 15, 17 и др.]. Латентное время расслабления, характеризующее работу тормозных регулирующих систем, меньше у лиц с преобладанием торможения над возбуждением [17]. По мнению Е.П. Ильина [10], эти исследования дают основание полагать, что расслабление как функция торможения зависит от типологических особенностей, характеризующих не возбудимые системы, а тормозные. Не случайно, очевидно, и то, что степень произвольного расслабления мышц, измеряемая по снижению их тонуса ниже уровня покоя, была выше у лиц с преобладанием торможения по обоим видам баланса. Обобщение серий этих исследований, как подчеркивает Е.П. Ильин [10], позволяет заключить, что способность напрягать и расслаблять мышцы связана с разными типологическими особенностями нервной системы, одни из которых характеризуют возбуждение (или возбудительную систему), а другие – торможение (или тормозящую систему).

Исходя из этих представлений для оценки функционального состояния ЦНС использовался ряд временных параметров, получаемых при расшифровке полимиограмм: 1) скорость двигательной реакции напряжения; 2) скорость двигательной реакции расслабления; 3) скорость развития и сила возбудительного процесса; 4) скорость развития и сила тормозного процесса; 5) баланс нервных процессов «торможение–возбуждение»; 6) общее функциональное состояние ЦНС, которое рассчитывается с учётом всех перечисленных выше параметров.

Использование метода полимиографии позволит более объективно изучить закономерности спортивной ориентации, формирования спортивного амплуа и разработки эффективных методов развития индивидуальных особенностей двигательных действий или индивидуального сти-

ля спортивной деятельности, от которого в значительной мере зависит не только успешность выступлений спортсменов на соревнованиях высшего ранга, но и состояние их здоровья и спортивное долголетие, что является одной из наиболее актуальных и сложных проблем спорта высших достижений [3, 7]. Это связано с тем, что проблема формирования и развития индивидуального стиля двигательной деятельности относится к числу наименее изученных и наиболее дискуссионных.

Литература

1. *Верхошанский Ю.В.* Основы специальной силовой подготовки в спорте / Ю.В. Верхошанский. – М.: Физкультура и спорт, 1977. – 215 с.
2. *Высочин Ю.В.* Полимиография в диагностике функционального состояния нервно-мышечной системы и изучение этиопатогенеза некоторых специфических травм и заболеваний у спортсменов: автореф. дис. ... канд. мед. наук / Ю.В. Высочин. – Тарту, 1974. – 21 с.
3. *Высочин Ю.В.* Влияние сократительных и релаксационных характеристик на рост квалификации спортсменов / Ю.В. Высочин, Ю.П. Денисенко, В.А. Чувев и др. // Теория и практика физ. культуры. – 2003. – № 6. – С. 25–27.
4. *Годи́к М.А.* Методика и первые результаты исследований "взрывной" силы спортсменов / М.А. Годи́к, В.М. Зацюрский // Теория и практика физ. культуры. – 1965. – № 7. – С. 22–24.
5. *Гуревич К.М.* Последствие положительных и тормозных раздражителей в двигательной реакции / К.М. Гуревич // Типологические особенности высшей нервной деятельности у человека. – М.: АПН РСФСР, 1963. – С. 240–247.
6. *Гурфинкель В.С.* Сила одиночного изометрического сокращения и фазы зубчатого тетануса / В.С. Гурфинкель, Ю.С. Левик, Е.Б. Царёв // Биофизика. – 1984. – Т. 29. – С. 139–142.
7. *Денисенко Ю.П.* Релаксационная подготовка в повышении функциональных возможностей организма спортсменов / Ю.П. Денисенко, Ю.В. Высочин, Л.Г. Яценко // ЛФК и массаж. – 2006. – № 6. – С. 3–7.
8. *Дынник В.В.* Внутриклеточные механизмы контроля скорости синтеза и гидролиза АТФ в мышцах / В.В. Дынник // Механизмы контроля мышечной деятельности. – Л.: Наука, 1985. – С. 21–50.
9. *Загрядский В.П.* Физические нагрузки современного человека / В.П. Загрядский, З.К. Сулимо-Самуйло. – Л.: Наука, 1982. – 95 с.
10. *Ильин Е.П.* Дифференциальная психофизиология физического воспитания и спорта / Е.П. Ильин. – Л.: ЛГПИ им. А.И. Герцена, 1979. – 83 с.
11. *Косилов С.А.* Очерки физиологии труда / С.А. Косилов. – М.: Медицина, 1965. – 379 с.
12. *Кроленко С.А.* Начальные этапы электромеханической связи в скелетных мышечных волокнах / С.А. Кроленко // Механизмы контроля мышечной деятельности. – Л.: Наука, 1985. – С. 191–208.
13. *Лейтес Н.С.* Определение уравновешенности основных нервных процессов методикой отсроченных двигательных реакций / Н.С. Лейтес // Типологические особенности высшей нервной деятельности человека – М.: АПН РСФСР, 1963. – Т.3. – С. 133–143.
14. *Небылицын В.Д.* Основные свойства нервной системы человека / В.Д. Небылицын. – М.: Просвещение, 1966. – 383 с.
15. *Пейсахов Н.М.* Саморегуляция и типологические свойства нервной системы / Н.М. Пейсахов. – Казань: Казанский ун-т, 1974. – 253 с.
16. *Розенблат В.В.* Проблема утомления / В.В. Розенблат. – М.: Медицина, 1975. – 240 с.
17. *Сальников В.А.* Латентное время напряжения и расслабления мышц, и основные свойства нервной системы / В.А. Сальников // Психофизиологические особенности спортивной деятельности. – Л.: ЛГПИ, 1975. – С. 78–79.
18. *Сологуб Е.Б.* Электрическая активность мозга человека в процессе мышечной деятельности / Е.Б. Сологуб. – Л.: Медицина, 1973. – 247 с.

Bibliography

1. *Verkhoshanskiy, Yu.V.* The basics of special power training in sport / Yu.V. Verkhoshanskiy. – Moscow: Fizkultura i sport, 1977. – 215 P. (In Russian)
2. *Vysochin, Yu.V.* Polymyography in diagnostics of functional state

- of neuromuscular system and study of aetiopathogenesis of some specific traumas and diseases in athletes: abstract of Ph.D. thesis / Yu.V. Vysochin. – Tartu, 1974. – 21 P. (In Russian)
3. *Vysochin, Yu.V.* The effect of contractive and relaxation characteristics on growth of athletes' qualification / Yu.V. Vysochin, Yu.P. Denisenko, V.A. Chuev et al. // Teoriya i praktika fizicheskoy kultury. – 2003. – № 6. – P. 25–27. (In Russian)
4. *Godik, M.A.* Technique and first results of researches of athletes' "explosive" power / M.A. Godik, V.M. Zatsiorskiy // Teoriya i praktika fizicheskoy kultury. – 1965. – № 7. – P. 22–24. (In Russian)
5. *Gurevich, K.M.* Afteraction of positive and inhibitory excitators on motor response / K.M. Gurevich // Typological features of human higher nervous function. – Moscow: APS RSFSR, 1963. – P. 240–247. (In Russian)
6. *Gurfinkel, V.S.* Power of single isometric contraction and phase of dentate tetanus / V.S. Gurfinkel, Yu.S. Levik, E.B. Tsarev // Biofizika. – 1984. – V. 29. – P. 139–142. (In Russian)
7. *Denisenko, Yu.P.* Relaxation training in increasing of athletes body functional abilities / Yu.P. Denisenko, Yu.B. Vysochin, L.G. Yatsenko // LFK i massazh. – 2006. – № 6. – P. 3–7. (In Russian)
8. *Dynnik, V.V.* Intracellular mechanisms of monitoring of ATP synthesis and hydrolysis rates in muscles / V.V. Dynnik // Mechanisms of muscle work monitoring. – Leningrad: Nauka, 1985. – P. 21–50. (In Russian)
9. *Zagryadskiy, V.P.* Physical loads of modern man / V.P. Zagryadskiy, Z.K. Sulimo-Samuylo. – Leningrad: Nauka, 1982. – 95 P. (In Russian)
10. *Il'in, E.P.* Differentiated psychophysiology of physical education and sport / E.P. Il'in. – Leningrad: LSPi named after A.I. Herzen, 1979. – 83 P. (In Russian)
11. *Kosilov, S.A.* Essays on labour physiology / S.A. Kosilov. – Moscow: Meditsina, 1965. – 379 P. (In Russian)
12. *Krolenko, S.A.* Initial stages of electromechanical correlation in skeleton muscle tissues / S.A. Krolenko // Mechanisms of muscle work monitoring. – Leningrad: Nauka, 1985. – P. 191–208. (In Russian)
13. *Leytes, N.S.* Allocation of balance of basic nervous processes by means of deferred motor responses / N.S. Leytes // Typological features of human higher nervous function. – Moscow: APS RSFSR, 1963. – V.3. – P. 133–143. (In Russian)
14. *Nebylitsyn, V.D.* The basic features of human nervous system / V.D. Nebylitsyn. – Moscow: Prosveschenie, 1966. – 383 P. (In Russian)
15. *Peysakhov, N.M.* Self-regulation and typological features of nervous system / N.M. Peysakhov. – Kazan: Kazan un-ty, 1974. – 253 P. (In Russian)
16. *Rozenblat, V.V.* Fatigue problem / V.V. Rozenblat. – Moscow: Meditsina, 1975. – 240 P. (In Russian)
17. *Sal'nikov, V.A.* Latent time of muscle tension and relaxation and basic features of nervous system / V.A. Sal'nikov // Psychophysiological features of sports activity. – Leningrad: LSPi, 1975. – P. 78–79. (In Russian)
18. *Sologub, E.B.* Human cerebral electric activity within muscle work / E.B. Sologub. – Leningrad: Meditsina, 1973. – 247 P. (In Russian)
19. *Bruce S.A., Phillips S.K., Woledge R.C.* Isometric force in maximum voluntary contractions related to an estimate of the cross-sectional area of adductor pollicis in the human subjects // J. Physiol. – 1986. – N 327. – P. 31.
20. *Blinks J.R., Rudel R., Taylor R.R.* Calcium transient in isolated amphibian skeletal muscle fibres: detection with aequozin // J. Physiol. – 1978. – V. 277. – P. 291–323.
21. *Dawson M.J., Gadian D.G., Wilkie D.R.* Mechanical relaxation rate and metabolism studied in fatiguing muscle by phosphorus nuclear magnetic resonance // J. Physiol. – 1980. – V. 299. – P. 465–484.
22. *Gillis J.M.* Relaxation of vertebrate skeletal muscle. A synthesis of the biochemical and physiological approaches // Biochem. Biophys. Acta. – 1985. – V. 811. – P. 97–145.
23. *Guthe K.F.* Reptilian muscle: fine structure and physiological parameters // Biology of reptilia. – 1982. – V.11. – P. 265–354.
24. *Hubbard A.W.* Homokinetics muscular function in human movement // Science and Medicine Exercise and Sports. – 1960. – N 5.
25. *Josephson R.K.* Extensive and intensive factors determining the performance of striated muscle // J. Exp. Zool. – 1975. – V. 194. – P. 135–154.
26. *Shigekawa M., Dougherty I.P., Kats A.M.* Reaction mechanism of Ca dependent ATP hydrolysis by skeletal muscle sarcoplasmic reticulum in the absence of added alkali metal salts // J. Biol. Chem. – 1978. – V. 253. – P. 1442–1450.

Информация для связи с автором:

e-mail: yprof@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.10.2011 г.