

Р.М. Городничев, В.Н. Шляхтов

---

# ФИЗИОЛОГИЯ СИЛЫ



---

С П О Р Т

Руслан Городничев

**Физиология силы**

«Спорт»

2016

УДК 796/799  
ББК 75.0

**Городничев Р. М.**

Физиология силы / Р. М. Городничев — «Спорт», 2016

ISBN 978-5-906839-71-8

В монографии обобщены современные представления о физиологических механизмах, лежащих в основе силовых возможностей человека.

Раскрываются сведения о тренировочных программах, направленных на развитие мышечной силы. Авторы предлагают новые дополнительные методы увеличения силовых способностей человека. Монография предназначена для специалистов по спортивной медицине, физиологии, биомеханике, биохимии, теории и методике спортивной тренировки; для студентов, обучающихся по направлениям подготовки 49.04.01 – Физическая культура, 49.04.02 – Физическая культура для лиц с отклонениями в состоянии здоровья (адаптивная физическая культура), 49.04.03 – Спорт; для аспирантов направлений подготовки 06.06.01 – Биологические науки и 49.06.01 – Физическая культура и спорт.

УДК 796/799

ББК 75.0

ISBN 978-5-906839-71-8

© Городничев Р. М., 2016

© Спорт, 2016

# Содержание

Введение	6
Глава 1	7
Глава 2	23
Конец ознакомительного фрагмента.	25

# **Руслан Городничев, Вячеслав Шляхтов**

## **Физиология силы**

**Министерство спорта Российской Федерации**

ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта»

***Рецензенты:***

***Г. П. Виноградов*** – доктор педагогических наук, профессор;

***А. А. Челноков*** – доктор биологических наук, доцент

### **СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ**

АХ – ацетилхолин

ВМО – вызванный моторный ответ

ГШД – генератор шагательных движений

ДЕ – двигательная единица

КПМ – корковый период молчания

МАМ – максимальная анаэробная мощность

МП – мембранный потенциал

МПК – максимальное потребление кислорода

МПС – максимальное произвольное сокращение

ОФП – общая физическая подготовка

ПД – потенциал действия

ПМ – повторный максимум

СФП – специальная физическая подготовка

Т – тесла

Т: К – отношение тестостерона к кортизолу

ТМС – транскраниальная магнитная стимуляция

ЦНС – центральная нервная система

ЧЭССМ – чрескожная электростимуляция спинного мозга

ЭМГ – электромиограмма

## Введение

Вопросы, связанные с различными аспектами силовой тренировки, постоянно привлекают внимание исследователей и практических работников в сфере профессионального и массового спорта. В современной литературе представлено значительное количество отечественных учебных пособий (Л.С. Дворкин, 2004; В.Н. Курысь, 2004; Г.П. Виноградов, 2009) и книг зарубежных авторов (V.M. Zatsiorsky, W.J. Kraemer, 2006; B.R. Mackintosh et al., 2006; M.H. Stone et al, 2007), в которых изложены многие вопросы, связанные с развитием силовых способностей. Тем не менее, имеется ряд обстоятельств, побудивших авторов к написанию этой книги.

Во-первых, появление новых сведений о механизмах силовых способностей человека, которые с точки зрения специалистов, имеющих большой опыт научной и спортивной работы, требуют осмысления и обобщения. Во-вторых, свободный доступ к интернет-ресурсам позволяет глубоко и детально знакомиться с зарубежной научно-методической литературой, в том числе и с работами, посвященными развитию силовых способностей. Такая возможность ставит задачу прояснения различных точек зрения на понятийный аппарат, используемый отечественными и зарубежными авторами, а также сближения методологических подходов к организации и проведению силовой подготовки. В-третьих, в отечественной литературе крайне немногочисленны работы, касающиеся экспериментального обоснования оптимизации силовых тренировочных программ для лиц пожилого возраста, в то время как в зарубежных исследованиях это направление разрабатывается на чрезвычайно высоком научно-методическом уровне. Эти обстоятельства и послужили причинами для написания данной книги.

В реальной жизнедеятельности человека мышечная сила всегда проявляется при осуществлении конкретных двигательных действий. Сокращение и расслабление отдельных мышц и мышечных групп в строго определенной последовательности обеспечивает целенаправленную двигательную деятельность. Упорядоченная работа скелетных мышц с необходимыми силовыми характеристиками достигается посредством разнообразных механизмов в различных структурах организма человека. Регуляция двигательных действий, связанных с проявлением силовых способностей, является сложным и многоступенчатым процессом, осуществляемым на разных структурных уровнях нервной системы. В связи с этим фактологический материал о силовых способностях мышц, проявляемых в процессе двигательных действий, излагается в данной книге не только с позиции одной науки – физиологии. При изложении части материала используется междисциплинарный подход с привлечением комплекса знаний из целого ряда наук: биологии, биомеханики, спортивной медицины, теории и методики спорта и других. Авторами предпринята попытка раскрыть материал о развитии силовых способностей именно с таких позиций.

Материалы собственных исследований, изложенные в главах 7, 9, 11, получены в ходе выполнения государственного задания Минспорта России «Разработка методики формирования и совершенствования специализированных усилий у спортсменов высокого класса (на примере стрельбы из лука)»; гранта РФФИ № 13-04-00720; гранта РНФ № 14-45-00024.

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам Научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК» С.М. Иванову, Е.Н. Мачуевой, С.А. Моисееву и А.М. Пухову за техническую помощь в оформлении монографии.

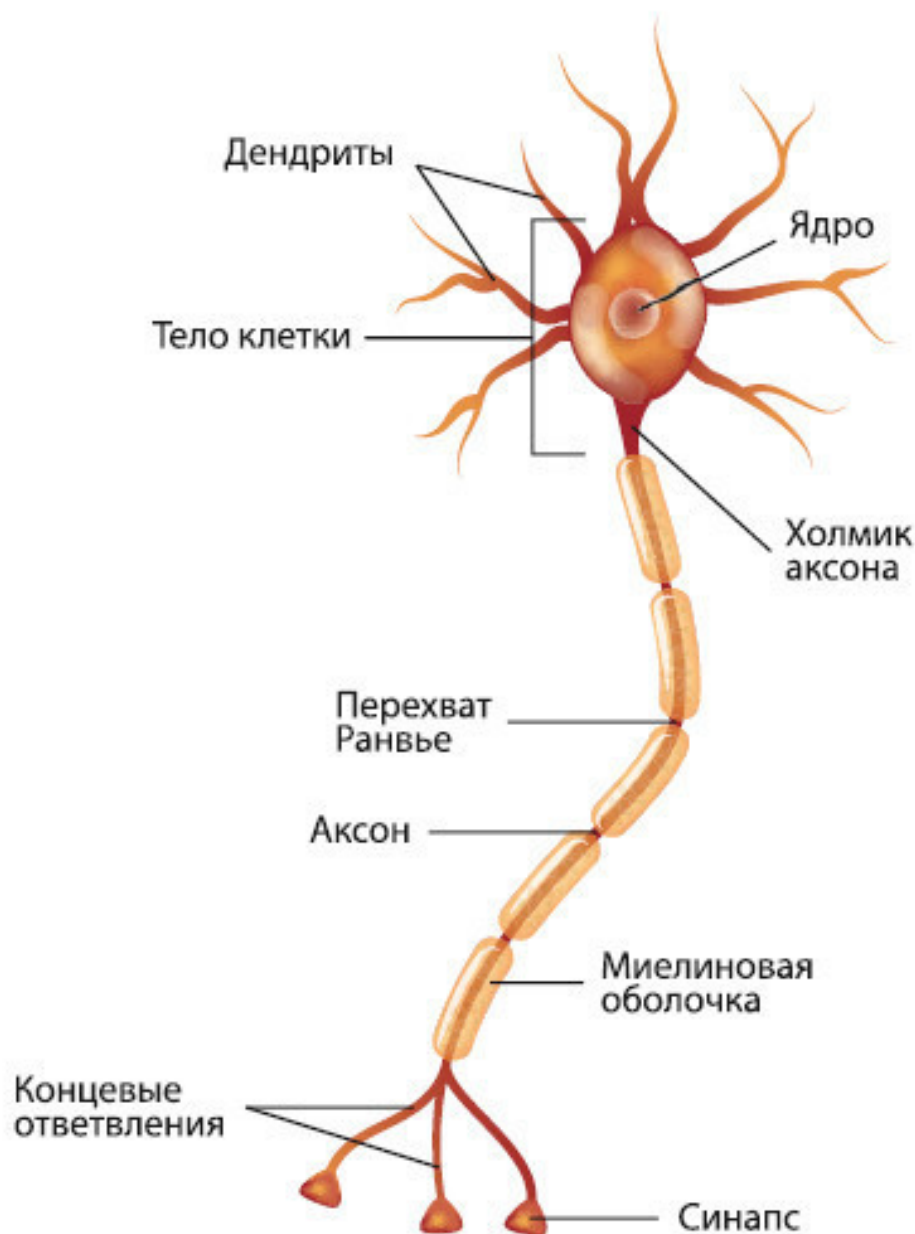
## Глава 1

### Нервный контроль движений

В общем смысле сила человека определяется как способность преодолевать внешнее сопротивление или противодействовать ему за счет мышечных усилий (В.М. Зациорский, 2009). Как указывалось ранее, мышечная сила всегда проявляется при выполнении целенаправленных двигательных действий. К таким действиям относятся все физические упражнения, используемые в спортивной тренировке, а также движения, связанные с профессиональной деятельностью человека, и действия, обеспечивающие адекватное взаимодействие человека с окружающей средой. Регуляция выполняемых движений осуществляется нервной системой. Знание современных представлений о нервных механизмах управления двигательными действиями, о структурах нервной системы, в которых эти механизмы реализуются, необходимо для понимания закономерностей проявления мышечной силы в целенаправленной двигательной деятельности, а также для выбора и, тем более, для модификации традиционных и создания новых силовых тренировочных программ. Именно поэтому в данной главе будут рассмотрены основные нервные структуры и процессы, обеспечивающие регуляцию двигательной активности.

**Нейрон.** Основной функциональной и структурной единицей нервной системы является нейрон, строение которого показано на рис. 1.1. Нейрон состоит из клеточного тела, или сомы, коротких нервных отростков, называемых дендритами, и длинного нервного волокна – аксона. Область выхода аксона из клеточного тела нейрона называется аксонным холмиком. Хотя формально и дендриты и аксоны являются нервными волокнами, термин «нервное волокно» в основном употребляется при упоминании аксона. Дендриты передают нервный импульс к телу нейрона, тогда как аксон направляет импульс из тела нейрона на другие нервные клетки или на мышечные волокна.

Аксоны входят в состав периферических нервов, которые иннервируют скелетные мышцы. Они покрыты миелиновой оболочкой, прерывающейся у человека по всей длине аксона через каждые 2 мм, образуя узкие участки не прикрытой миелином мембраны аксона – перехваты Ранвье. Позднее мы рассмотрим важную роль миелиновой оболочки и перехватов Ранвье в распространении нервного импульса по аксону к мышце.



**Рис. 1.1.** Строение нейрона

**Нервный импульс.** Информация отправляется и передается по нервным волокнам в форме электрической энергии, называемой нервным импульсом. Процесс передачи информации базируется на свойствах возбудимости и проводимости, присущих нервным и мышечным тканям. По своей сути нервный импульс – это мгновенное изменение электрического заряда, проявляющееся в возникновении потенциала действия в соме клетки или в месте стимуляции. Потенциал действия отражает процесс возбуждения нейрона. Рассмотрим эти процессы более детально.

**Мембранный потенциал (МП).** Известно, что нервная и мышечная клетки покрыты мембраной, избирательно проницаемой для ионов калия и натрия. В состоянии покоя цитоплазма нейрона содержит в 30–50 раз больше ионов калия по сравнению с внеклеточной жидкостью, в 10 раз меньше ионов натрия и в 50 раз меньше ионов хлора (В.Н. Команцев, В.А. Заболотных, 2001). Мембранный потенциал нейрона и мышечного волокна формируется за счет высокой концентрации ионов калия в цитоплазме, по сравнению с внеклеточной жид-



костью, и избирательной проницаемости мембраны к потенциалобразующим ионам: калия, натрия, кальция, хлора (рис. 1.2). Величина МП зависит от соотношения числа положительно заряженных ионов калия, перемещающихся в единицу времени из клетки во внеклеточную жидкость, к числу также положительно заряженных ионов натрия, проникающих через мембрану из внеклеточной жидкости в клетку. Чем выше это соотношение, тем больше амплитуда МП. У человека МП нервной клетки составляет 50–90 мВ, а мышечной – 60–80 мВ.



**Рис. 1.2.** Потенциал действия нервной клетки

Относительно стабильная концентрация ионов внутри клетки поддерживается посредством функционирующего в мембране клетки активного метаболического механизма — «натрий-калиевого насоса». Клеточная мембрана состоит из двойного слоя молекул фосфолипидов, гидрофильные части которых повернуты наружу к мономолекулярным белковым слоям, а внутренними гидрофобными группами обращены внутрь мембраны. В наружном белковом слое клетки присутствуют также и мукополисахариды. «Натрий-калиевый насос», в противовес постоянно протекающей пассивной диффузии ионов, осуществляет активный транспорт проникших в протоплазму ионов натрия обратно в межклеточную жидкость, и наоборот, транспорт внутрь клетки вышедших из нее ранее ионов калия. Энергетическое обеспечение деятельности «натрий-калиевого насоса» происходит за счет расщепления макроэргических фосфорных соединений, в частности АТФ, под воздействием фермента АТФ-азы.

**Потенциал действия.** *Потенциал действия* (ПД) — мгновенное колебание МП, возникающее при раздражении нервной или мышечной клетки. В этот момент резко возрастает проницаемость мембраны для прохождения ионов натрия внутрь клетки, и в меньшей степени повышается проницаемость мембраны к выходу из клетки ионов калия. Быстрый поток ионов натрия внутрь клетки значительно превосходит обратный поток ионов калия (рис. 1.2). Этот процесс сопровождается снижением величины МП (деполяризация) клетки до ее порогового уровня с последующей реверсией МП — т. е. возникновением ПД. Высокая проницаемость для ионов натрия продолжается лишь доли миллисекунды, после чего она снижается, а для ионов калия повышается. Затем «натрий-калиевый насос» восстанавливает исходное до сти-

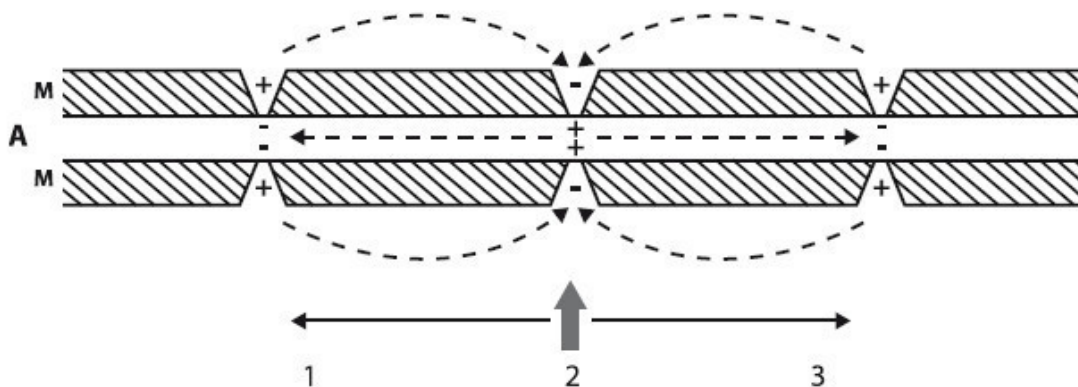
муляционного воздействия раздражителя соотношение потенциалобразующих ионов, а следовательно, и исходный уровень поляризации – то есть мембранный потенциал.

ПД возникает только в том случае, когда деполяризация достигает определенного порогового уровня – критического уровня деполяризации. Обычно достаточна деполяризация на 5-10 мВ. Развитие ПД подчиняется закону «все или ничего». Если деполяризация не достигает порогового уровня, ПД не возникает. Если действует надпороговый раздражитель и МП снижается до порогового уровня, то возникает ПД с максимальной амплитудой. В период ПД отмечаются фазовые изменения возбудимости данной клетки. Во время фазы развития ПД мембрана становится невозбудимой и не отвечает даже на сильное раздражение. За этим следует относительно пониженная возбудимость, когда ПД возникает лишь при очень сильном раздражении. Постепенно возбудимость нейрона или мышечного волокна восстанавливается до исходного уровня.

**Распространение возбуждения по нерву и мышце.** При возникновении ПД в определенном участке нейрона создается разность потенциалов между возбужденным участком и невозбужденным соседним. Появляются так называемые местные токи, которые деполяризуют соседний (невозбужденный) участок мембраны до порогового уровня, что приводит к развитию ПД в этой части нейрона (рис. 1.3). Таким образом, распространение возбуждения по нейрону представляет собой многократное возникновение ПД на соседних участках мембраны. Амплитуда ПД, составляющая обычно 80-120 мВ, значительно превышает критический уровень деполяризации, что и обеспечивает надежность активации соседнего невозбужденного участка мембраны и развитие в ней нового ПД.

Миелиновая оболочка аксона нейрона у человека прерывается по длине аксона через каждые 2 мм, образуя узкие участки не прикрытой миелином мембраны аксона – перехваты Ранвье. Доказано, что в миелинизированных волокнах распространение возбуждения осуществляется скачкообразно (скачкообразно) от одного перехвата Ранвье к другому.

Импульс может проводиться по аксону в обе стороны – ортодромно (от тела нейрона по аксону к другому нейрону или мышечному волокну) и антидромно (по аксону обратно к телу нейрона).



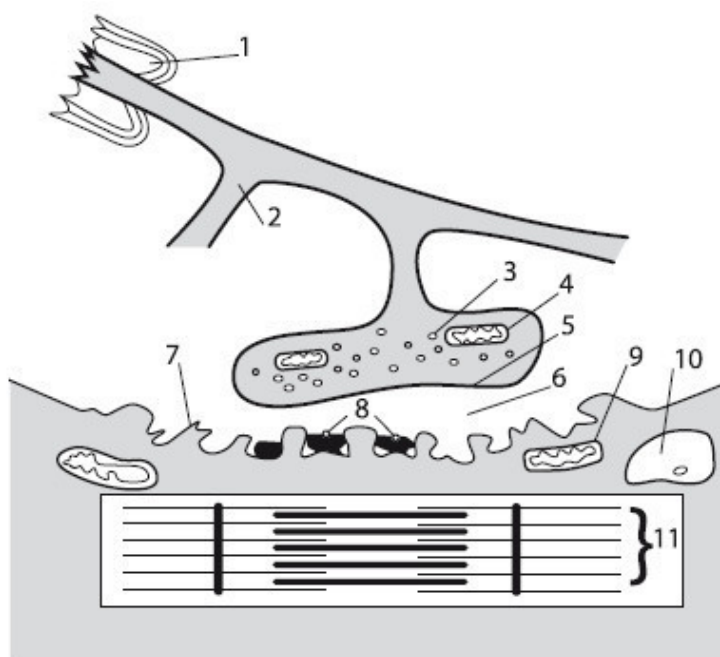
**Рис. 1.3.** Скачкообразное распространение импульса по миелинизированному нервному волокну (J. Kimura, 1989)

А – аксон нерва, М – миелиновая оболочка, 1 – скачкообразное (скачкообразное) распространение тока вперед к ближайшему перехвату Ранвье от деполяризованного участка, 2 – деполяризация мембраны аксона в зоне перехвата Ранвье при воздействии раздражения, 3 – скачкообразное (скачкообразное) распространение тока назад к предшествующему перехвату Ранвье от деполяризованного участка

Скорость проведения возбуждения (СПВ) определяется свойствами самого нейрона и окружающей его среды. СПВ зависит от скорости нарастания потенциала в каждой точке и диаметра волокна. Чем больше диаметр волокна и выше скорость нарастания потенциала, тем больше величина СПВ. У здорового человека СПВ по двигательным волокнам скелетных мышц и афферентным волокнам от рецепторов мышц составляет 70-120 м/с.

Механизм распространения возбуждения по мышечным волокнам в целом аналогичен описанному выше.

**Синапс.** Передача возбуждения от одного нейрона на другой или на мышечное волокно осуществляется через специальные структуры – синапсы. Рассмотрим механизм передачи возбуждения в нервно-мышечном синапсе. Такой синапс состоит из трех основных элементов: пресинаптического окончания веточки аксона, погруженного в углубление мышечного волокна; постсинаптической мембраны мышечного волокна (концевой пластинки); синаптической щели (рис. 1.4).



**Рис. 1.4.** Схема структуры нервно-мышечного синапса 1 – миелиновая оболочка аксона; 2 – концевые веточки аксона; 3 – пузырьки, содержащие ацетилхолин; 4 – митохондрия; 5 – пресинаптическая мембрана, покрывающая концевую веточку аксона в зоне нервно-мышечного синапса; 6 – синаптическая щель; 7 – постсинаптическая мембрана, покрывающая мышечное волокно в зоне нервно-мышечного синапса; 8 – ацетилхолинорецепторы на постсинаптической мембране; 9 – митохондрия мышечного волокна; 10 – ядро мышечной клетки; 11 – миофибрилла

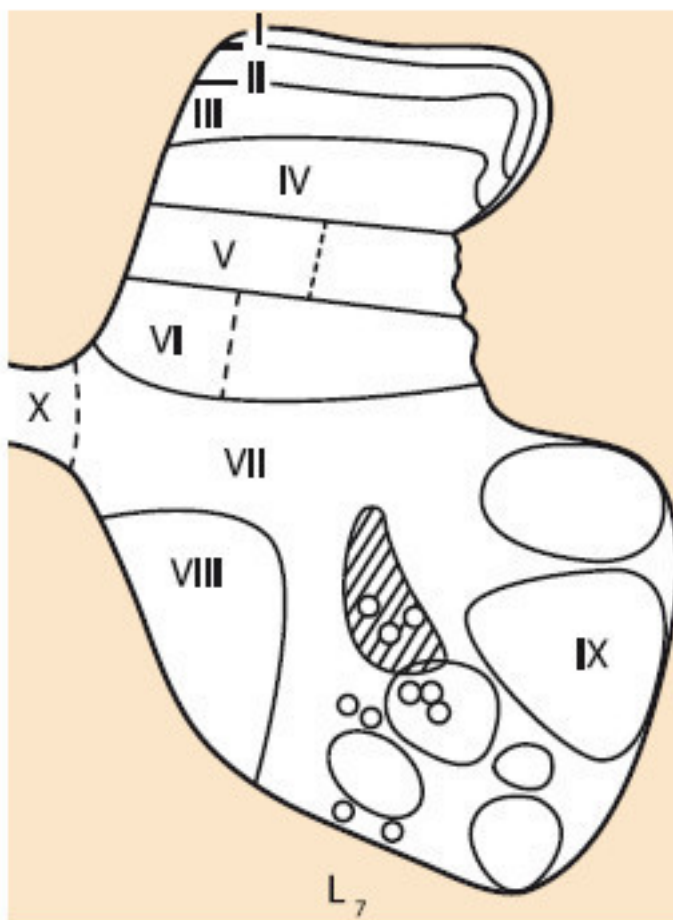
В пресинаптической части нервно-мышечного соединения вырабатывается и собирается в особые пузырьки химический передатчик возбуждения – **ацетилхолин (АХ)**. В механизме передачи возбуждения от нерва на мышечные волокна выделяют три последовательных процесса: электрохимический, включающий деполяризацию концевой веточки аксона и выделение ацетилхолина в синаптическую щель; химический, основу которого составляет диффузия медиатора АХ к постсинаптической мембране и образование на ней его комплекса с холинорецептором; электрический, включающий увеличение ионной проницаемости постсинаптической мембраны, возникновение локального электрического потенциала (потенциала концевой пластинки), развитие потенциала действия мышечного волокна.

Действие выброшенного в синаптическую щель АХ краткосрочно. Временно возникающий на постсинаптической мембране комплекс «АХ-рецептор» после прохождения каждого импульса разрушается ферментом ацетилхолинэстеразой. Запасов АХ в нервном окончании достаточно для проведения примерно 10 000 импульсов. При длительной импульсации мотонейронов, несмотря на постоянный синтез АХ, его содержание в концевых веточках может постепенно уменьшаться. В результате этого возможны нарушения передачи возбуждения в нервно-мышечных синапсах – пресинаптический нервно-мышечный блок. В процессе напряженной и длительной мышечной работы АХ может не успевать разрушаться и накапливается в синаптической щели. Способность постсинаптической мембраны к генерации потенциала концевой пластинки при этом уменьшается, и развивается частичный или полный постсинаптический нервно-мышечный блок. В этом случае сократительные свойства мышечных волокон снижаются.

Передача возбуждения от одного нейрона на другой происходит аналогичным образом через синапс между двумя нейронами. Так же как и в нервно-мышечном синапсе, медиатор поступает в синаптическую щель и активирует постсинаптическую мембрану дендритов или тело другого нейрона.

**Сегментарная регуляция мышечной активности.** Нейроны спинного мозга имеют довольно сложную организацию. В передних рогах спинного мозга мотонейроны располагаются упорядоченно и сгруппированы в группы (пулы) в соответствии с принадлежностью к иннервации определенных мышц туловища и конечностей. Это позволяет избирательно активировать ту или иную группу мышц. В передних рогах спинного мозга также находятся интернейроны, которые обеспечивают взаимодействие между нейронами, как на уровне одного сегмента, так и межсегментарно. Именно сегментарные связи нейронов являются основой для сегментарных рефлексов – сухожильных. На базе межсегментарных связей реализуются спинальные рефлексы: сгибательный, чесательный, шаговый.

Все нейроны серого вещества спинного мозга располагаются в определенном порядке. Наиболее общепринятым является цитоархитектоническое подразделение серого вещества на пластинки Рекседа, которые нумеруются в дорсовентральном направлении (рис. 1.5).



**Рис. 1.5.** Схема деления серого вещества спинного мозга 7-го поясничного сегмента кошки и локализация клеток Реншоу и тормозных нейронов системы 1a (В.И. Сафьянц, 1976)

I-X – пластины серого вещества; кружки – клетки Реншоу; заштрихованная часть – тормозные нейроны системы 1a

Пластины I и III образованы желатинозной субстанцией Роланда. Желатинозный комплекс регулирует синаптическое проведение сигналов от первичных афферентов и супраспинальных структур на нейронные ансамбли спинного мозга. Нейроны желатинозной субстанции активируются высокопороговыми кожными и мышечными афферентами и тормозятся низкопороговыми.

Пластины I–III, IV квалифицируются как первичная сенсорная область серого вещества, в нее проецируется большая часть афферентных волокон от туловища и конечностей.

Интернейроны, составляющие пластины V и VI, связаны с высокопороговыми афферентами сгибательного рефлекса, а также низкопороговыми афферентами мышц туловища и конечностей. Пластины VII и VIII содержат интернейроны с разнообразными афферентными входами. В вентральном отделе VIII пластины располагаются клетки Реншоу.

Интернейроны спинного мозга различают также в зависимости от того, какими надсегментарными структурами и нисходящими путями регулируется их активность. Так, интернейроны, связанные с корково-спинномозговыми (пирамидными) нейронами, располагаются в латеральных отделах V и VI пластин, с краснойдерно-спинномозговыми волокнами – в латеральных отделах VI и VII, с преддверно-спинномозговыми и ретикулярно-спинномозговыми – в медиальных отделах VII и VIII пластин. Каждая функциональная группа интернейронов принимает участие в организации и осуществлении определенного вида целенаправленной деятельности спинного мозга, которая модулируется сигналами от соответствующих рецепторных

систем или нисходящими командами от различных структур головного мозга. Именно интернейронная система определяет специфику эффекторной деятельности спинного мозга, активируя необходимые для ее выполнения моторные пулы и составляющие их мотонейроны (К.В. Баев, 1984; Ю.П. Герасименко, 2000; Р.М. Городничев и др., 2012).

Параметры эфферентной возбуждающей и тормозящей импульсации, направленной к мотонейронам, определяют частоту разрядов мотонейрона и, следовательно, характеристики активности скелетных мышц, скорость и силу сокращения их мышечных волокон. Например, для поддержания вертикальной позы требуется относительно небольшая интенсивность возбуждающих влияний, которая обеспечивает активацию лишь низкопороговых медленных ДЕ. В этом случае активированные ДЕ поддерживают небольшое по величине, но практически постоянное и без утомления напряжение мышц. Совершенно другая ситуация наблюдается при выполнении максимальных усилий. Возбуждающие эфферентные влияния приближаются к своему максимуму и обеспечивают активацию как низкопороговых, так и высокопороговых мотонейронов. При этом и медленные и быстрые ДЕ развивают максимальные по силе сокращения своих мышечных волокон.

Характеристики импульсной активности мотонейрона определяются алгебраической суммацией всех возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов, степенью приближения величины мембранного потенциала к критическому уровню деполяризации, необходимому для возникновения потенциала действия данного мотонейрона. Активность мотонейрона проявляется по-разному: в виде одиночного импульса, серии импульсов, нескольких серий, возникающих эпизодически или повторяющихся с определенной периодичностью.

Характер импульсной активности мотонейрона зависит, с одной стороны, от его собственных свойств – возбудимости и лабильности, а с другой – от параметров эфферентного нисходящего воздействия из структур головного мозга и влияния афферентной импульсации от проприорецепторов мышц. Эти факторы приводят к трансформации ритма импульсации мотонейрона, ее модуляции.

Организация мышечной активности сегментарными структурами спинного мозга довольно сложна. Она включает механизмы автоматизированного и коррекционного включения и выключения мотонейронов, обычно на уровне нескольких сегментов. Набор спинальных двигательных автоматизмов относительно невелик. По своей природе они, в основном, являются врожденными. В процессе онтогенеза интернейроны, ответственные за реализацию спинальных автоматизмов, попадают под все более эффективный регулирующий контроль надсегментарных нисходящих влияний. Постепенно спинномозговые рефлекторные автоматизмы редуцируются и уступают место более высокоорганизованным двигательным реакциям, регуляция которых осуществляется над-сегментарными структурами. В настоящее время различают следующие рефлекторные автоматизмы, обеспечивающиеся целиком нейрональными структурами спинного мозга.

**Рефлекс на растяжение** проявляется в рефлекторном сокращении мышцы в ответ на ее растягивание. Рецепторным аппаратом этого рефлекса является совокупность мышечных веретен. Реализуется рефлекс через моносинаптическую рефлекторную дугу и сопровождается реципрокным торможением мышцы-антагониста за счет активации коллатералими афферентных волокон группы тормозящих интернейронов. Рефлекс на растяжение имеет быстрый (фазический) компонент и более слабый и длительный тонический. Фазический компонент обусловлен активацией афферентами на крупных а-мотонейронов, а тонический – активацией вторичными нервными окончаниями (II) малых а-мотонейронов. В основе всех сухожильных рефлексов лежит рефлекс на растяжение. Обычные сухожильные рефлексы являются фазическими. Мышечный тонус, довольно часто определяемый в практике спортивных исследований, по своей природе является отражением тонического рефлекса на растяжение.

**Сгибательные рефлексы** проявляются в сокращении сгибательных групп мышц с эффектом отдергивания конечности в ответ на раздражение рецепторов кожи и интерорецепторов. Такие рефлексы являются фазическими, осуществляются по полисинаптической рефлекторной дуге и имеют защитное значение. Сгибательные рефлексы не имеют специфических рецепторов и афферентов, а реализуются при активации большой группы преимущественно тонких афферентных волокон с различной функциональной специализацией. При перерыве спинного мозга сгибательные рефлексы резко усиливаются. Это указывает на их торможение со стороны надсегментарных структур головного мозга.

**Ритмические спинномозговые автоматизмы** относятся к наиболее сложным спинномозговым рефлексам (шаговый, чесательный). Они выражаются в чередующихся, ритмически повторяющихся движениях, противоположных в функциональном отношении. При реализации простейшего чесательного рефлекса происходит согласованное чередование сокращений антагонистических мышечных групп одной конечности. Механизм шагового автоматизма более сложен, так как он предусматривает координацию мышц-антагонистов двух конечностей. Афферентные воздействия, вызывающие ритмические рефлексы, могут быть самыми различными и играют только пусковую роль, неспецифически включая механизм автоматизма, имеющийся в памяти спинномозговых интернейронных, функциональных образований.

Особый интерес представляет механизм, лежащий в основе автоматических шагательных движений. Согласно современным представлениям, в процессе шагания существенное значение принадлежит спинальному генератору шагательных движений (В.С. Гурфинкель и др., 1998; Ю.П. Герасименко, 2000). Предполагается, что интернейронный ансамбль, реализующий шагание, состоит из объединенных в кольцо обособленных функциональных групп. Возбуждение распространяется по кольцу, поочередно включая одну группу мышц за другой. Однократное распространение возбуждения по кольцу обеспечивает реализацию функционального элемента шагания – шаг одной и шаг другой ноги. Такой цикл многократно повторяется. Включение шагания и регуляция его в конкретных условиях обеспечиваются согласованной деятельностью сегментарных и надсегментарных образований.

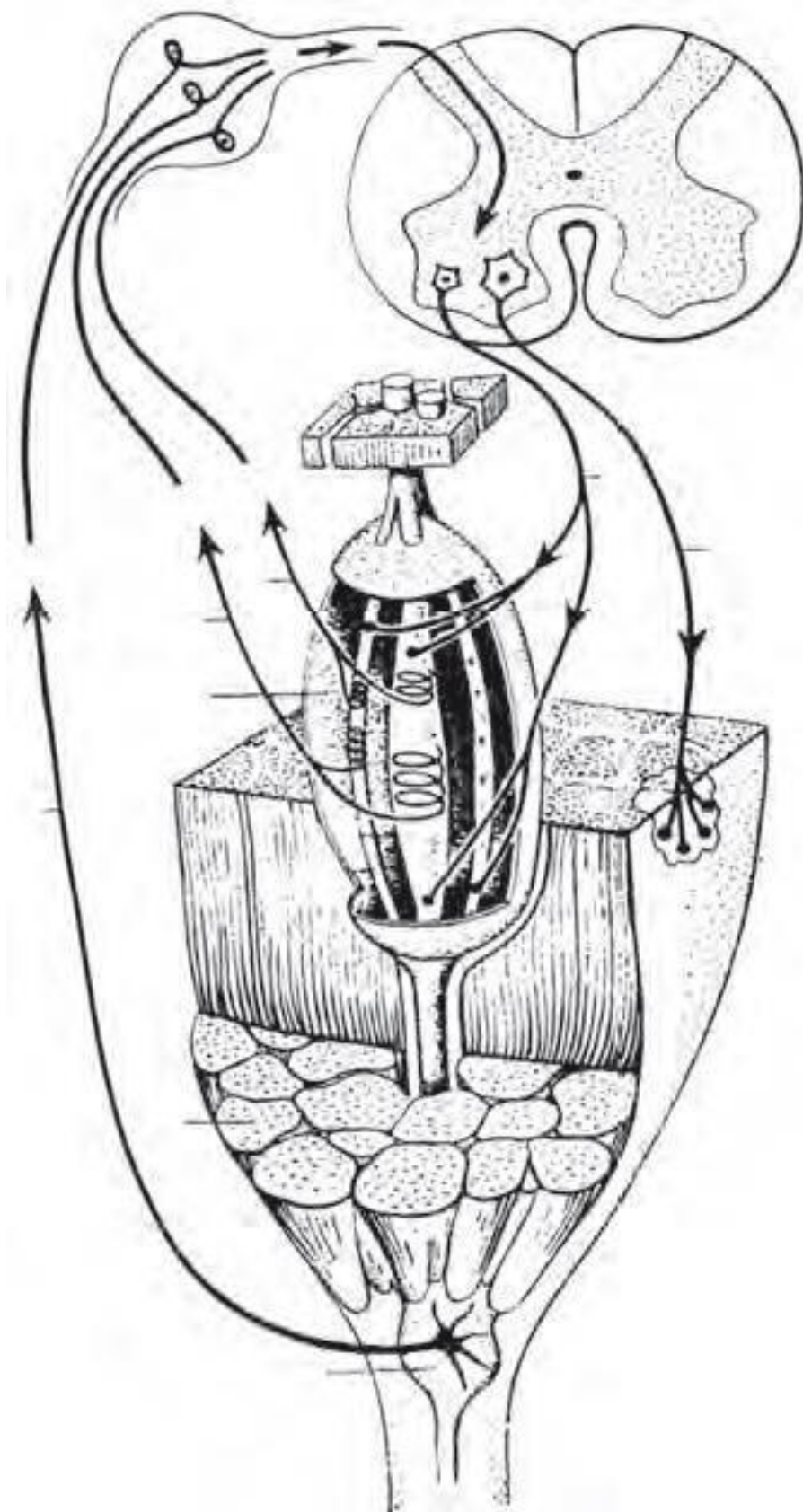
**Афферентные входы мотонейронного пула.** Регуляция скелетных мышц в целом и ДЕ как их составных частей осуществляется не только со стороны надсегментарных двигательных систем и спинномозговых интернейронных образований, но и за счет афферентных сигналов, идущих к спинальным а-мотонейронам от рецепторного аппарата самих мышц, суставов и окружающей их кожной поверхности. К этим рецепторам относятся: мышечные веретена, сухожильные рецепторы, суставные рецепторы и механорецепторы кожи (рис. 1.6).

Мышечные веретена информируют о длине мышцы и скорости изменения длины при ее сокращении. Они располагаются продольно ходу мышечных экстрафузальных (вневеретенных) волокон (рис. 1.6). Мышечное веретено представляет собой сложное инкапсулированное структурное образование длиной 4–10 мм, включающее 3 структуры: 10–15 внутриверетенных (интрафузальных) волокон, рецепторные окончания и двигательный аксон.

В зависимости от расположения ядер различают два типа интрафузальных мышечных волокон: с ядрами, сгруппированными в средней части веретена в виде сумки (ЯС-волокна), и с ядрами, расположенными цепочкой вдоль веретена (ЯЦ-волокна). Интрафузальные волокна обоих типов спиралевидно оплетены окончаниями афферентных нервных волокон, по которым и передается информация в спинной мозг. Чувствительность интрафузальных волокон регулируется гамма-мотонейронами, тела которых располагаются в передних рогах спинного мозга, а их длинные отростки (аксоны) иннервируют сами интрафузальные волокна.

Волокна типа ЯС функционально делятся на динамические и статические. Первые реагируют преимущественно на скорость изменения длины мышцы, вторые – на изменение длины вне зависимости от скорости ее изменения. Интрафузальные волокна типа ЯЦ являются статическими.





**Рис. 1.6.** Схема афферентных аппаратов мышц (Л.О. Бадалян, И.А. Скворцов, 1986)

1 – афферент 1b; 2 – афферент 1a; 3 – афферент II; 4 – альфа-мотонейрон; 5 – гамма-мотонейрон; 6 – нервно-мышечное веретено; 7 – сухожильный рецептор; 8 – экстрафузальное



мышечное волокно; 9-10 – интрафузальные мышечные волокна с ядерной сумкой (9) и ядерной цепочкой (10)

Сухожильные рецепторы сигнализируют о степени напряжения мышцы при ее сокращении. Они располагаются в области соединения сухожилия и мышцы. Один конец рецептора прикрепляется к сухожилию, а другой – вплетается в интерстиций мышцы.

Рецептор имеет веретенообразную форму, а в его подкапсулярном пространстве располагаются чувствительные нервные окончания, реагирующие на сокращение мышцы. От сухожильного рецептора к спинному мозгу направляются афферентные нервные волокна 1b. При сокращении мышцы рецептор растягивается в продольном направлении и генерирует импульсы в спинной мозг. Чем больше напряжение мышцы, тем большая импульсация направляется в спинной мозг. Импульсы, идущие по 1b афферентам, оказывают влияние на мотонейроны собственной мышцы через полисинаптические цепи с участием тормозных нервных клеток.

Суставные рецепторы информируют о величине и скорости изменений суставного угла, а также о направлении движения в данном суставе. Суставные рецепторы находятся преимущественно в суставных сумках и связках. Они разделяются на медленно и быстро адаптирующиеся. Первые сигнализируют о суставном угле, т. е. о положении сустава. При увеличении угла частота афферентных импульсов возрастает. Быстро адаптирующиеся рецепторы информируют о скорости движения в суставе. При этом, чем больше скорость движения, тем чаще импульсация в афферентных нервных волокнах.

Механорецепторы кожи модифицируют временные и амплитудные характеристики proprioцептивных двигательных рефлексов и поэтому играют заметную роль в регуляции произвольных движений (Р.М. Городничев, 1987).

**Произвольный контроль движений.** Регуляция движений посредством рефлексов является простейшей формой управления целенаправленными двигательными действиями. Координация произвольных спортивных движений, т. е. осуществляемых при участии сознания спортсмена, базируется на активности высших центров головного мозга: коры, мозжечка, базальных ганглиев. Эти структуры мозга иницируют движение и корректируют его в ходе непосредственного выполнения.

**Кора головного мозга.** Разные корковые области определяют целесообразность двигательных действий, регулируют положение тела в пространстве, создают двигательные программы и корректируют их в различных ситуационных условиях, а также обеспечивают включение элементарных движений в сложные поведенческие реакции человека. Управляющие сигналы из коры головного мозга направляются по нисходящим нервным путям к мотонейронам спинного мозга.

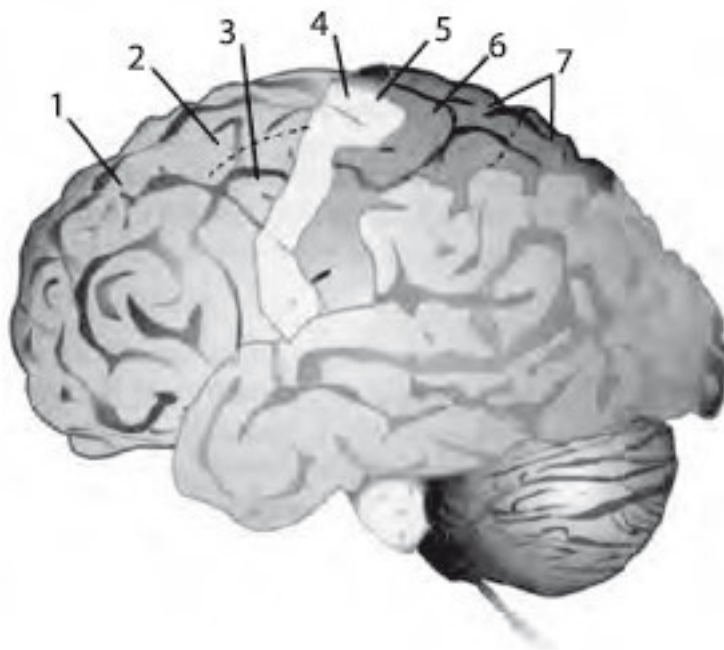
Основные нисходящие тракты к мотонейронам спинного мозга начинаются в коре больших полушарий и стволе мозга. В зависимости от области серого вещества спинного мозга, которого они достигают, эти тракты (пути) разделяются на две группы – латеральные и медиальные. **Латеральные тракты** включают латеральный кортикоспинальный тракт, начинающийся в коре мозга, и руброспинальный тракт, начинающийся в красном ядре среднего мозга. **Медиальные пути** включают кортикоспинальный тракт, вестибулоспинальные тракты, ретикулоспинальные тракты и тектоспинальный тракт. Тракты называются по тем участкам мозга, с которого они начинаются и на каком из них заканчиваются.

**Латеральные двигательные пути.** Латеральный кортикоспинальный тракт начинается в моторной и премоторной областях коры больших полушарий. Его волокна оканчиваются на интернейронах и мотонейронах латеральной части спинного мозга, контролирующих дистальные мышцы, которые обеспечивают тонкие движения пальцев. Руброспинальный тракт начинается в красном ядре и заканчивается на интернейронах и мотонейронах, связанных с

латеральной двигательной системой. Нейроны красного ядра имеют возбуждающие входы от моторной зоны коры и мозжечка. Предполагается, что руброспинальный путь дублирует ряд функций кортикоспинального тракта. После повреждения обоих латеральных двигательных путей значительно нарушается координация движений верхних и нижних конечностей.

**Медиальные двигательные пути.** Медиальные пути начинаются преимущественно в стволе мозга и направляют свои волокна к мотонейронам медиальной части спинного мозга, которые иннервируют проксимальную группу скелетных мышц. Аксоны нейронов вестибулоспинального тракта формируют возбуждающие моносинаптические входы на мотонейронах мышц-разгибателей, и активируемые через интернейроны спинного мозга тормозные входы на мышцы-сгибатели. Функция вестибулоспинального тракта состоит в регуляции положения тела в пространстве и активации мышц-разгибателей, противодействующих влиянию гравитации (силе тяжести). Ретикулоспинальные тракты обеспечивают двустороннее возбуждение медиальных мотонейронов разгибателей и торможение мотонейронов, регулирующих проксимальные конечности. Тектоспинальный тракт отвечает за движения головы и глаз, вызываемые зрительными и слуховыми раздражителями.

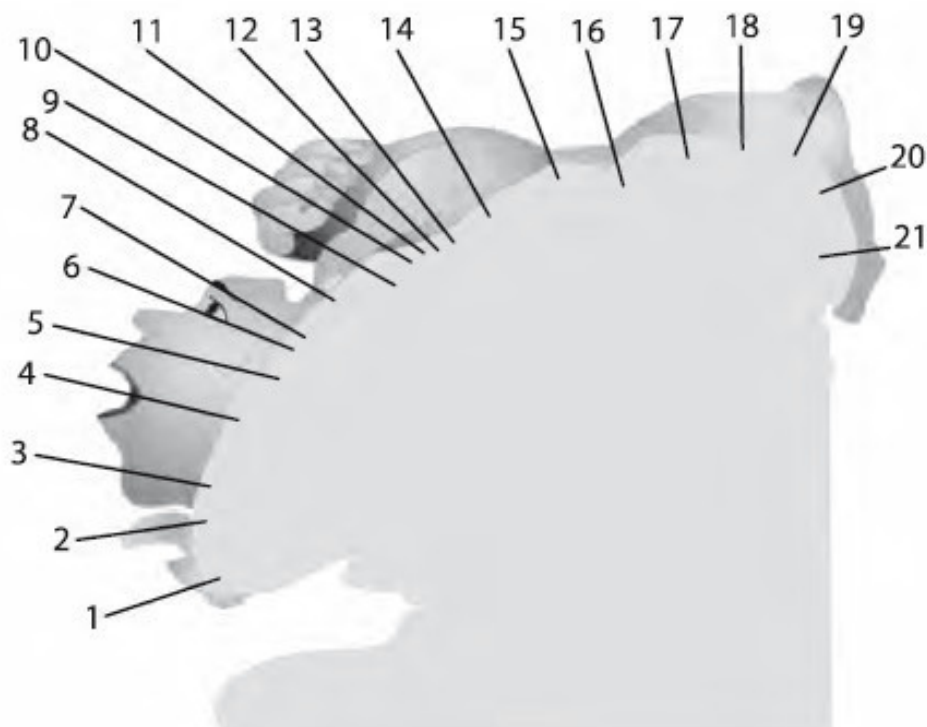
**Кора головного мозга в реализации произвольных движений.** Координация двигательной деятельности происходит при непосредственном участии нейрональных сетей коры головного мозга. Важное значение имеет активность нейронов первичной моторной коры – М1 и вторичной моторной коры, состоящей из премоторной зоны и дополнительной моторной зоны (рис. 1.7).



**Рис. 1.7.** Кора головного мозга

- 1 – лобная доля,
- 2 – дополнительная моторная кора,
- 3 – премоторная кора,
- 4 – первичная моторная кора,
- 5 – центральная борозда,
- 6 – сенсорная кора,
- 7 – теменная доля

Моторная кора организована соматотопически, т. е. активность определенного участка коры приводит к сокращению мышцы, располагающейся в строго определенной области тела (рис. 1.8). При этом мышцы в коре представлены не пропорционально: проекции мышц лица и рук более обширны по сравнению с мышцами туловища. Анализ мозга человека методом позитронно-эмиссионной томографии выявил, что активность нейрональных сетей моторной коры связана с выполняемыми движениями (Дж. Г. Николлс и др., 2008).



**Рис 1.8.** Представительство мышц в коре головного мозга

1 – глотательных, 2 – языка, 3 – челюстных, 4 – губ, 5 – лица, 6 – глазодвигательных, век, 7 – надбровья, 8 – шеи, 9 – большого пальца, 10 – указательного пальца, 11 – среднего пальца, 12 – безымянного пальца, 13 – мизинца, 14 – ладони, 15 – запястья, 16 – предплечья, 17 – плеча, 18 – туловища, 19 – бедра, 20 – голени, 20 – стоп, 21 – пальцев ног

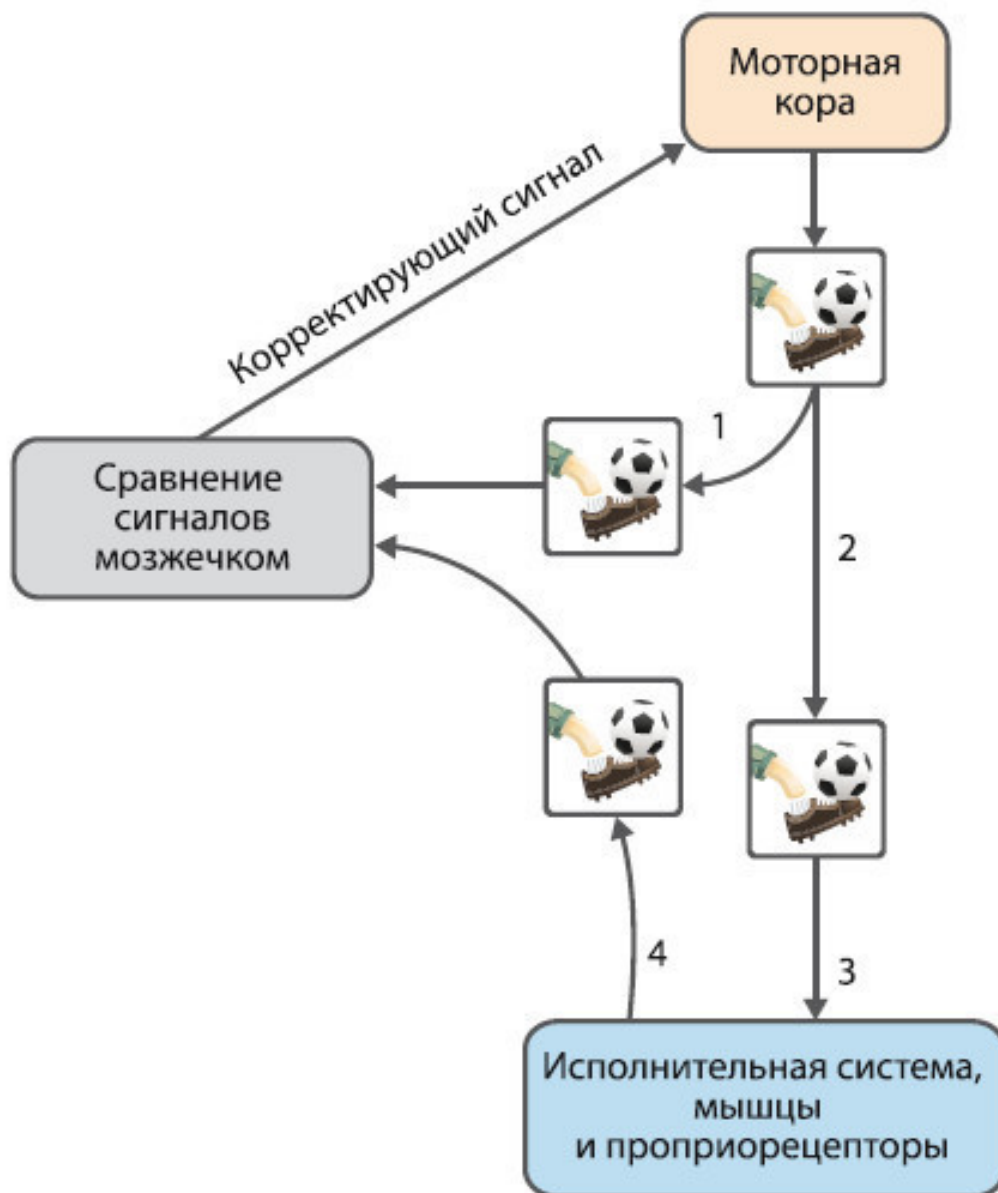
Результаты регистрации нейрональной активности моторной коры показали строгую зависимость возможности генерации разрядов, их частотных характеристик, а также особенностей временных связей между разрядами активных нейронов от параметров выполняемого двигательного действия.

Оказалось, что часть кортикальных нейронов активна в процессе сгибания, другие же – в процессе разгибания. Одни нейроны активизировались в начале движения, а другие – при его завершении. Частота разрядов нейронов повышалась по мере возрастания мышечного усилия. Траектория движения в пространстве связана с максимальной частотой разрядов определенной группы кортикальных нейронов. Планирование и координация двигательных действий являются весьма сложными процессами, поэтому кроме коры головного мозга в регуляции движений существенное значение имеет активность и других мозговых структур, в частности – мозжечка.

**Мозжечок.** Функции мозжечка во многом определяются его связями с другими структурами нервной системы. Он обладает массивными проекциями от моторной коры и получает информацию от проприорецепторов, находящихся в мышцах и суставах, а также от рецепторов зрительной и вестибулярной сенсорных систем. Мозжечок участвует в регуляции равновесия и контроле положения тела. В специальных исследованиях была доказана роль мозжечка в инициации и исполнении планируемых двигательных действий.

Мозжечок контролирует рефлекс, вызываемые активацией мышечных веретен, посредством чего достигается плавность сокращения скелетных мышц. Важное значение имеет интегративная деятельность мозжечка по сравнению достигнутого двигательного результата с планируемым и внесению в случае установления дисбаланса (несоответствия) соответствующих коррекционных поправок. В качестве примера можно рассмотреть такое произвольное движение, как удар по футбольному мячу (рис. 1.9).

Управляющие нервные импульсы из высших моторных центров передаются через латеральные и медиальные пути к соответствующим мышцам и активируют их. Импульсы также одновременно посылаются в мозжечок. В процессе удара проприорецепторы (мышечные веретена, сухожильные и суставные рецепторы) посылают сигналы о параметрах сокращения рабочих мышц обратно в мозжечок. Нейрональные сети мозжечка сравнивают полученную от проприорецепторов информацию с планируемым результатом и, если достигнутый результат не соответствует планируемому, направляют коррекционные импульсы в моторную кору. В таком случае высшие моторные центры вносят поправку в выполняемое движение или корректируют программу последующего повторного выполнения удара по мячу.



**Рис. 1.9.** Пример интегративной деятельности мозжечка 1 – нисходящий сигнал из моторной коры в мозжечок,

2 – нисходящий сигнал по пирамидальному тракту,

3 – нисходящий сигнал от мотонейронов к мышцам,

4 – афферентный проприорецептивный сигнал к мозжечку

**Базальные ганглии.** Базальные ганглии представляют собой скопление групп нейронов, объединенных в крупные ядра. Они находятся в белом веществе, рядом с дальними слоями коры больших полушарий. Базальные ганглии состоят из хвостатого ядра и скорлупового ядра, которые имеют множественные входы от нейронов, располагающихся в коре головного мозга. Нейрональная активность базальных ганглиев тормозит нейроны таламокор-тикального пути до момента поступления из моторной коры сигнала отмены. В соответствии с современными представлениями, базальные ганглии участвуют в инициации движений, поддержании позы и мышечного тонуса (К.Б. Шаповалова, 2015).

**Энграммы.** Многократно повторяемое движение заучивается и хранится в головном мозге в виде энграммы. В основе формирования энграмм лежат функциональные и структур-

ные изменения нейронов и синапсов мозга, вызываемые систематически выполняемыми двигательными действиями. При необходимости энграмма реализуется в соответствующем движении. В то же время энграмма конкретного движения может быть извлечена из памяти человека и использована при осуществлении других двигательных действий.

Энграммы чрезвычайно быстрых движений хранятся в моторной зоне головного мозга и квалифицируются как двигательные программы. Они могут осуществляться без обратной сенсорной связи. Энграммы, хранимые в сенсорной области головного мозга, реализуются в медленных двигательных действиях при участии обратной афферентной информации.

## Глава 2

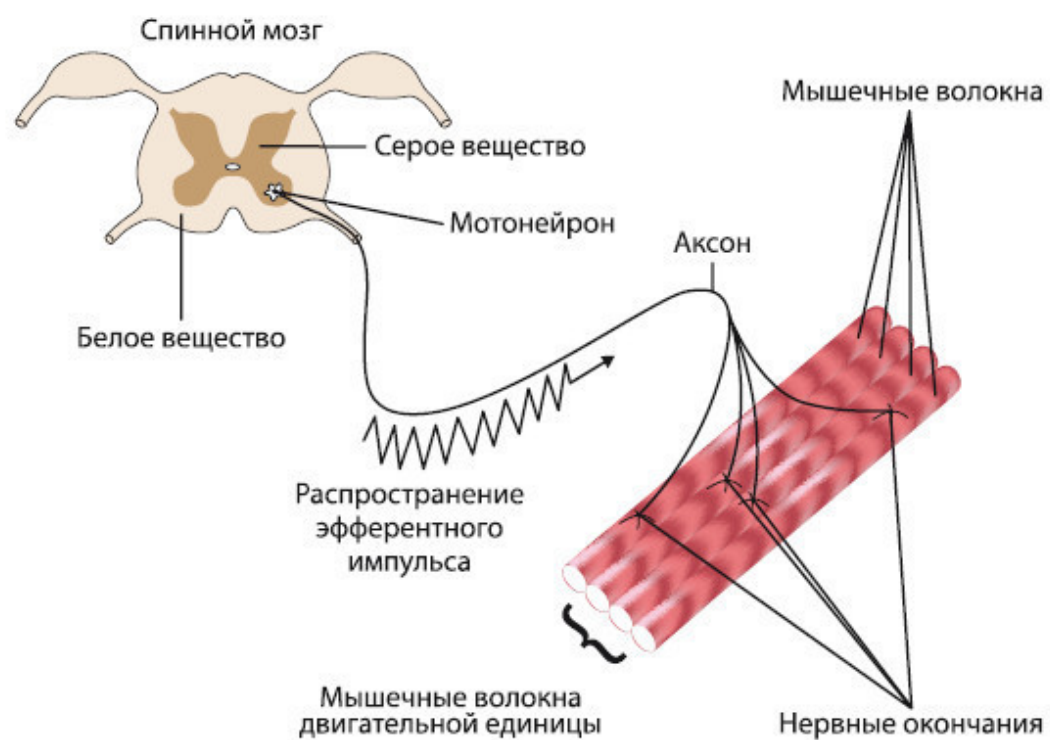
### Структура и функции нервно-мышечной системы

Знания о строении и функциях нервно-мышечной системы способствуют пониманию процессов, лежащих в основе развития силовых возможностей человека. В конечном итоге такие знания позволяют более осознанно и целеустремленно подходить к планированию и организации тренировочного процесса, нацеленного на развитие силовых способностей лиц разного пола и возраста.

**Нервно-мышечный аппарат.** Целенаправленная двигательная деятельность обеспечивает взаимодействие организма с внешней средой (Р.С. Персон, 1976; 1987; Ю.Т. Шапков, 1984; В.С. Гурфинкель и др., 1999; J.H. Wilmore, D.L. Kostil, 2004). Функция движения реализуется скелетными мышцами, которые сокращаются в ответ на электрические импульсы, приходящие к ним по длинным отросткам (аксонам) от а-мотонейронов – нервных клеток, располагающихся в передних рогах спинного мозга. Мышцы и иннервирующие их мотонейроны составляют нервно-мышечный аппарат человека. Сократительная деятельность мышц обеспечивает поддержание позы человека, перемещение частей тела относительно друг друга и передвижение человека в пространстве. Мышцы человека представлены в Приложении 1.

Основным морфофункциональным элементом нервно-мышечного аппарата является *двигательная единица* (ДЕ). ДЕ – это мотонейрон и иннервируемая им группа мышечных волокон. На рис. 2.1 схематически изображено строение ДЕ.

Аксон мотонейрона из спинного мозга проходит в составе периферического нерва до мышцы, внутри которой разветвляется на множество концевых веточек. Каждая концевая веточка заканчивается на одном мышечном волокне, образуя нервно-мышечный синапс. Эфферентные импульсы, идущие по аксону от клетки тела мотонейрона к мышце, активируют все иннервируемые им мышечные волокна. Поэтому ДЕ функционирует как единое морфофункциональное образование.



**Рис. 2.1.** Схематическое строение двигательной единицы (рисунок С.М. Иванова)



## **Конец ознакомительного фрагмента.**

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.