

Н. В. Мамылина

**ФИЗИОЛОГИЯ АДАПТАЦИИ,
ФИЗИЧЕСКИХ УПРАЖНЕНИЙ
И ДВИЖЕНИЙ ЧЕЛОВЕКА**

Учебное пособие

Челябинск

2024

УДК 612.7 (021)
ББК 28.98я73
М 22

Рецензенты:

В. И. Павлова, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник ФГБОУ ВО Южно-Уральского государственного гуманитарно-педагогического университета;

С. А. Сергеева, кандидат биологических наук, доцент кафедры биохимии им. Р.И. Лифшица ФГБОУ ВО Южно-Уральского государственного медицинского университета

Мамылина, Наталья Владимировна

М22 Физиология адаптации, физических упражнений и движений человека : учебное пособие для высших и средних специальных учебных заведений / Н. В. Мамылина ; Челябинск : издательство ЗАО «Библиотека А. Миллера», 2024. – 369 с. : ил.
ISBN 978-5-93162-275-0

В учебном пособии рассмотрены некоторые физиологические аспекты адаптации человека к физическим нагрузкам разной интенсивности. Дано общее представление об адаптации, в том числе клеток при их повреждении, а также механизмах адаптации организма человека к мышечной деятельности. Уделяется внимание теоретическим основам выполнения физических упражнений, их классификации, а также закономерностям развития физических качеств (скоростно-силовых, выносливости, быстроты, ловкости и др.). Приведена физиологическая характеристика состояний организма при мышечной деятельности. Особое внимание уделяется физиологическим механизмам и закономерностям формирования двигательных навыков и обучению двигательным действиям. Акцентируется внимание на этапах формирования двигательного навыка, участии различных отделов спинного и головного мозга в организации двигательной деятельности человека. Изложенный материал будет полезен студентам высших учебных заведений, интересующимся преподаванием физической культуры, безопасности жизнедеятельности, физиологии, тренерам.

УДК 612.7 (021)
ББК 28.98я73

ISBN 978-5-93162-275-0

© Мамылина Н.В., 2024

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Физиологические механизмы реализации двигательной активности человека являются основой физиологии спорта. Кроме того, знание физиологии спорта является необходимым компонентом подготовки специалистов в области физической культуры и спорта. Как известно, одной из важных задач физической культуры и спорта в школьный период жизни детей является формирование фундамента для всестороннего физического воспитания, укрепления здоровья, развития многообразных двигательных умений и навыков. При организации занятий по физической культуре и спорту необходимо иметь четкое представление о функционировании организма человека в различные возрастные периоды при выполнении физических нагрузок различной мощности и интенсивности. Преподавателю физической культуры необходимы знания о физиологических механизмах адаптации организма человека к физическим нагрузкам, понимание адаптационных процессов на клеточном и генетическом уровнях.

Знание физиологических основ физической работоспособности, особенностей строения и функционирования человеческого организма полезно любому человеку, особенно это касается учителя физической культуры или тренера, так как дозирование физической нагрузки, планирование учебно-тренировочного процесса в спортивной школе или урока физической культуры в общеобразовательной школе должно осу-

ществляться с научно-методической, здоровьесберегающей точкой зрения, с учётом морфологических, физиологических, генетических, биохимических, психофизиологических, гигиенических особенностей организма воспитанников. Учитель физической культуры или тренер должны владеть знаниями о механизмах адаптации организма человека к факторам внешней и внутренней среды, в том числе к мышечной деятельности, чтобы создавать условия для приспособления организма детей и подростков к условиям физической нагрузки. Вопросы адаптации организма человека к физической нагрузке рассмотрены в первой главе данного учебного пособия.

Состояние нормального, здорового организма характеризуют постоянство внутренней среды (гомеостаз) и устойчивость основных физиологических функций. У спортсменов, особенно высококвалифицированных, границы гомеостаза в состоянии покоя, при тренировках и соревнованиях устанавливаются на ином, значительно более широком уровне, чем у лиц, не занимающихся систематически физической культурой и спортом. Выход же за пределы гомеостатических взаимоотношений, даже при тяжелых стрессовых ситуациях в условиях ответственных соревнований, происходит у спортсменов значительно реже, чем у нетренированных. В связи с этим тренерам и преподавателям физической культуры необходимы знания физиологических состояний человека, возникающих при мышечной деятельности. Рациональному построению учебно-тренировочного процесса будут способствовать знания физиологической классификации физических упражнений и видов спорта; физиологических механизмов и закономерностей развития физических качеств, формирования двигательных навы-

ков и обучения двигательным действиям. Об этом идет речь во второй главе данного учебного пособия.

В теории и методике физической культуры физиология спорта занимает важное место, составляя фундамент теоретических и практических знаний, необходимых тренеру и преподавателю для достижения необходимых и планируемых спортивных результатов, сохранения здоровья спортсменов и физкультурников. Представленный в пособии материал содержит информацию о физиологическом обосновании закономерностей укрепления здоровья человека с помощью физических упражнений, сохранении и восстановлении работоспособности, профилактике переутомления, механизмах адаптации к физической нагрузке, теоретических основах формирования двигательных навыков и умений. Пособие станет важным дополнением в качестве источника для самостоятельной подготовки студентов к занятиям по физиологии физкультурно-спортивной деятельности, биохимии мышечной деятельности в физической тренировке, а также при осуществлении научно-исследовательской работы.

ГЛАВА 1. ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ ОБ АДАПТАЦИИ ОРГАНИЗМА К ФИЗИЧЕСКОЙ НАГРУЗКЕ

1.1 ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ СПОРТА

Спортивная физиология – это специальный раздел физиологии человека, изучающий изменения функций организма и их механизмы под влиянием мышечной (спортивной) деятельности и обосновывающий практические мероприятия по повышению ее эффективности. Спортивная физиология по своему месту в системе подготовки специалистов по физической культуре и спорту связана с тремя группами учебных и научных дисциплин. Первую группу составляют фундаментальные науки, на которых базируется спортивная физиология, она и использует их теоретические достижения, методики исследования и сведения о факторах среды, с которыми взаимодействует организм спортсмена в процессе тренировочной и соревновательной деятельности. К числу таких дисциплин следует отнести биологию, физиологию человека и животных, химию и физику. Во вторую группу входят учебные и научные дисциплины, взаимодействующие со спортивной физиологией таким образом, что они взаимно обогащают или дополняют друг друга. В этом плане спортивная физиология тесно связана с анатомией, биохимией, биомеханикой, гигиеной и психологией. Третью группу дисциплин, с которыми связана спортив-

ная физиология, составляют те из них, которые используют ее научные достижения и методики исследования в своих целях. К ним относятся теория и методика физической культуры, педагогика, спортивно-педагогические дисциплины, спортивная медицина, лечебная физкультура.

Одной из важных задач спортивной физиологии является научное обоснование, разработка и реализация мероприятий, обеспечивающих достижение высоких спортивных результатов и сохранения здоровья спортсменов. Следовательно, спортивная физиология – наука прикладная и в основном профилактическая, так как, исследуя и учитывая резервные возможности организма человека, она обосновывает пути и средства повышения работоспособности, ускорения восстановительных процессов, предупреждения переутомления, перенапряжения и патологических сдвигов функций организма, а также профилактику возникновения различных заболеваний.

Отличительной методической особенностью спортивной физиологии является то, что ее материалы могут быть получены только из экспериментов с человеком, где применение ряда классических методов физиологии невозможно. В связи с этим лишь отдельные уточняющие эксперименты, как правило, с целью изучения механизмов физиологических сдвигов при физических нагрузках проводятся на животных. Важно также подчеркнуть, что основной задачей спортивной физиологии является сравнительное изучение функционального состояния организма человека, т. е. исследование проводится до, во время и после двигательной активности, что в натуральных условиях весьма затруднительно. Поэтому разработаны специальные нагрузочные тесты, позволяющие дозировать физическую ак-

тивность и регистрировать соответствующие изменения функций организма в различные периоды деятельности человека. С этой целью используются велоэргометр, бегущая дорожка (тредбан), ступеньки разной высоты, а также различные приборы, позволяющие регистрировать функции сердечно-сосудистой, дыхательной, мышечной и центральной нервной системы на расстоянии, передавая соответствующие показатели по телеметрическим каналам.

Спортивная физиология занимает важное место в теории физической культуры, составляя фундамент знаний, необходимых тренеру и преподавателю для достижения высоких спортивных результатов и сохранения здоровья спортсменов. Поэтому тренер и педагог должны хорошо знать о физиологических процессах, происходящих в организме спортсмена во время тренировочной и соревновательной деятельности для того, чтобы научно обоснованно строить и совершенствовать эту работу, уметь аргументировать свои распоряжения и рекомендации, избегать переутомления и перенапряжения и не причинить вреда здоровью тренирующихся. Они также должны понимать суть изменений, возникающих в организме спортсмена в реабилитационном периоде, чтобы активно и грамотно влиять на них, ускоряя восстановительные реакции.

Таким образом, спортивная физиология как учебная и научная дисциплина, решает две основные проблемы. Одна из них состоит в физиологическом обосновании закономерностей укрепления здоровья человека с помощью физических упражнений и повышения устойчивости его организма к действию различных неблагоприятных факторов внешней среды (температура, давление, радиация, загрязненность воздуха и воды, ин-

фекции и т.д.), а также в сохранении и восстановлении работоспособности, препятствии развитию раннего утомления и коррекции психоэмоциональных перегрузок в процессе профессиональной деятельности человека. Эти задачи спортивной физиологии решаются в рамках массовых форм физической культуры. Вторая проблема спортивной физиологии заключается в физиологическом обосновании мероприятий, направленных на достижение высоких спортивных результатов, особенно в большом спорте. Эти две проблемы полностью не совпадают, так как для достижения наивысших результатов в процессе тренировок в ряде случаев применяются такие нагрузки, которые могут приводить к снижению устойчивости организма к неблагоприятным воздействиям внешней среды, ухудшению состояния здоровья и даже к возникновению заболеваний. Физиологические особенности функций организма следует изучать и оценивать отдельно как в отношении массовой физической культуры и физической подготовки специальных контингентов (военнослужащие, пожарные, геологи, студенты, школьники и некоторые другие категории), так и в отношении различных видов спорта, особенно спорта высших достижений. В программу обучения в физкультурных вузах физиология включалась с первых дней их организации. На созданных П. Ф. Лесгафтом в 1896 году Высших курсах физического образования сразу же был открыт кабинет физиологии, первым руководителем которого являлся академик Иван Рамазович Тарханов (Тархнишвили). В последующие годы физиологию здесь преподавали Н.П. Кравков, А. А. Вальтер, П. П. Ростовцев, В.Я. Чаговец, А.Г. Гинецинский, А.А. Ухомский, Л. А. Орбели, И.С. Беритов (Бериташвили), А.Н. Крестовников, Г.В. Фольборт и др.

Декретом Совета Народных Комиссаров от 22 октября 1919 года на базе Высших курсов физического образования был создан институт физического образования им. П.Ф. Лесгафта (в 1929 году преобразованный в институт физической культуры им. П.Ф. Лесгафта) с учреждением ряда кафедр, в том числе кафедры физиологии – первой такой кафедры среди физкультурных вузов страны. Организованную кафедру с 1919 года по 1927 год возглавлял Леон Абгарович Орбели, впоследствии действительный член АН СССР, АМН СССР и АН АрмССР, Герой Социалистического Труда, лауреат Государственных премий СССР, генерал-полковник медицинской службы, почетный член ряда зарубежных академий. Уже в те годы под руководством Л.А. Орбели были выполнены первые научно-исследовательские работы по влиянию физических нагрузок на организм. Однако, предмет в основном преподавался по программе медицинских институтов в виде чтения лекций и выполнения отдельных лабораторных занятий по курсу общей физиологии с некоторым акцентом на разделе «Физиология мышц». В прикладном плане освещались лишь отдельные медицинские вопросы, связанные с влиянием физических упражнений на организм. Такое содержание дисциплины отражало в то время объективное состояние научных знаний в области физиологии мышечной деятельности как в нашей стране, так и за рубежом. Это был начальный, первый период становления спортивной физиологии [1; 4; 9].

После ухода из института Л.А. Орбели заведующим избирается Алексей Николаевич Крестовников, руководивший кафедрой физиологии на протяжении 28 лет (с 1927 по 1955 гг.). В этот период сотрудники кафедры провели большую работу

по сбору функциональных показателей организма спортсменов под влиянием различных физических упражнений и анализу их изменений. Обобщенный материал позволил профессору А.Н. Крестовникову издать первый в нашей стране и за рубежом учебник физиологии для институтов физической культуры (1938 г.) и первую монографию по спортивной физиологии (1939 г.). Издание названных книг дало возможность выделить и окончательно сформировать в физиологии человека новый учебный и научный раздел предмета – *спортивную физиологию*. С этого времени начинается второй, переходный период развития спортивной физиологии (1930-1950-е годы) как учебной и научной дисциплины. С 1955 по 1960 год кафедрой руководит профессор Е. К. Жуков.

Современный, третий период развития спортивной физиологии (1960-по настоящее время) характеризуется созданием систематического учебного и научного разделов дисциплины, соответствующих новым задачам подготовки высококвалифицированных, грамотных специалистов по физической культуре и спорту. В учебных программах этого периода отражаются две взаимосвязанные части предмета (общая и частная спортивная физиология). С этого времени физиологи спорта начинают изучать не только воздействие отдельных физических нагрузок на функции организма, но и влияние систематических тренировок и их особенностей на функциональное состояние организма спортсменов, особенно в процессе достижения высшего спортивного мастерства. Важную роль в становлении современного курса спортивной физиологии сыграл профессор Николай Васильевич Зимкин, заведовавший кафедрой физиологии с 1961 по 1975 гг. и выпустивший три издания

учебника «Физиология человека» под его редакцией (1964, 1970, 1975). Интенсивно развиваются исследования в области кровообращения, нервно-мышечного аппарата, электроэнцефалографии, изучается физиология стрессовых состояний в спорте. Докторские диссертации защищают В.В. Васильева, Е.Б. Сологуб, Ю.З. Захарьянц. В период 1975-1984 гг. кафедрой заведует Заслуженный деятель науки РСФСР, профессор Александр Сергеевич Мозжухин. Основным направлением научно-исследовательской работы становится изучение функциональных резервов спортсмена. На протяжении 1984-1986 гг. обязанности заведующего кафедрой временно исполняет Почетный работник высшего образования России, профессор Елена Борисовна Сологуб. С 1986 г. кафедрой заведует Заслуженный деятель науки РФ, профессор Алексей Сергеевич Солодков. Научные интересы коллектива сосредотачиваются на проблеме физиологической адаптации организма спортсменов к физическим нагрузкам.

Очевидно, есть все основания говорить и о четвертом периоде развития физиологии спорта, который начался в XXI столетии и обусловлен созданием системы многоуровневой подготовки специалистов (бакалавриат, специалитет и магистратура) и появлением Государственных образовательных стандартов в этой области. Данное обстоятельство послужило основой создания новых учебных программ для различных категорий обучающихся и издание учебников и учебных пособий в соответствии с этими программами. Кафедра физиологии оказалась первой в этом разделе работы, а профессорами А.С. Солодковым и Е. Б. Сологуб подготовлены и изданы новые учебные программы для бакалавров (2001) и магистров

(2002), а также учебники, три учебных пособия по общей, спортивной и возрастной физиологии (2000-2001 г.). Располагая высококвалифицированным составом сотрудников, кафедры физиологии внесла большой вклад в подготовку научно-педагогических кадров и становление учебного процесса в институтах и техникумах физической культуры. Выполненные исследования в лабораториях позволили получить новые данные по спортивной биоэнергетике и осуществить классификацию спортивных упражнений с учетом их энергетической характеристики (Гандельсман А.Б.); была разработана методика неинвазивного определения композиции скелетных мышц и вскрыты механизмы развития двигательного навыка (Зимкин Н.В.); выявлен феномен синхронизации потенциалов на электромиограммах при утомлении (Жуков Е.К.); определены особенности сосудистых реакций у спортсменов различных специализаций (Васильева В.В.); создана оригинальная методика регистрации электроэнцефалограмм непосредственно в процессе высокоинтенсивной мышечной работы. Впервые исследованы корковые механизмы регуляции движений спортсменов (Сологуб Е.Б.); изучены эмоции при соревновательной деятельности (С.А. Разумов); развито представление о физиологических резервах спортсмена (Мозжухин А.С.); обосновано учение о функциональной системе адаптации спортсменов (Солодков А.С.) и др.

В настоящее время исследования ведутся во всех учебных и научно-исследовательских институтах физической культуры, во многих университетах, медицинских и педагогических вузах. Изучаются роль и значение всех физиологических систем организма при мышечной деятельности, а также приоритетные для спортивной физиологии проблемы: адаптация к физиче-

ским нагрузкам, работоспособность, утомление и восстановление спортсменов, функциональные резервы организма и др. Выяснение вопроса о процессах экстраполяции в ЦНС имеет существенное значение для обоснования вариативности нагрузок в процессе спортивной тренировки. Только на основе этой концепции может быть правильно построен тренировочный процесс, при котором должны варьироваться величина, скорость и интенсивность нагрузок, что еще не всегда принимается во внимание медиками, тренерами и спортсменами. Необходимо также учитывать возрастную динамику локомоторных функций человека. Приоритетными направлениями дальнейших исследований физиологии ЦНС являются выяснение особенностей формирования и мобилизации функциональных резервов мозга спортсменов и изучение перестроек корковых функциональных систем взаимосвязанной активности в процессе адаптации их к специализированным нагрузкам. Существенное внимание следует уделить исследованиям вызванной активности коры больших полушарий и спинного мозга, а также роли функциональной асимметрии и сенсорных систем в формировании некоторых специальных двигательных навыков. В последние годы развивается новое направление спортивной физиологии, связанное с разработкой спортивной генетики и рассматривающее особенности наследственных влияний и тренируемости различных физиологических показателей и физических качеств и, в первую очередь, роли врожденных индивидуально-типологических особенностей организма для спортивной ориентации, отбора и прогнозирования достижений в спорте. Требуется дальнейшего исследования возможность развития патологических изменений в сердце (патологическое

спортивное сердце, по Г. Ф. Лангу), которые могут возникнуть прежде всего вследствие чрезмерных тренировочных нагрузок, превышающих возможности конкретного спортсмена. Трудности в изучении и предупреждении ряда заболеваний у спортсменов заключаются в том, что в настоящее время нет разработанного и научно обоснованного курса патологической физиологии спорта, необходимость которого весьма очевидна. До настоящего времени отсутствуют данные, касающиеся эффективности разных сочетаний темпа движений и частоты дыхания в различных видах спорта, а также о характере и степени произвольных коррекций внешнего дыхания. До сих пор остается спорным вопрос о длительности восстановления после напряженных тренировочных и соревновательных нагрузок. Несомненное прикладное значение в спорте имеют проблемы адаптации к физическим нагрузкам, функциональных резервов организма, спортивной биоритмологии, психофизиологического и медицинского отбора и профессиональной ориентации спортсменов. В частности, ближайшими задачами являются определение количественных критериев различных стадий адаптации, анализ адаптивных функциональных систем, формирующихся при различных видах спортивной деятельности, дифференцирование адаптационных изменений от предпатологических состояний и исследование компенсаторных реакций. Уже многие годы проводятся исследования различных функций организма спортсменов. Однако комплексные обследования осуществляются относительно редко, а анализ их результатов связан с длительной обработкой получаемых данных. В связи с этим в спортивной физиологии большое значение приобретают так называемые экспресс-методы, позволяющие оце-

нивать функциональное состояние спортсмена не только после, но и в процессе тренировок и соревнований. Важной задачей спортивных физиологов является обоснование, разработка и внедрение экспресс-методов с целью исследования функциональных систем адаптации, формирующихся к различным видам физических упражнений. Использование компьютеров даст возможность быстро анализировать и обобщать результаты, полученные различными методами исследования, а наиболее важные и информативные сразу внедрять в практику [11; 12].

Говоря о массовой физической культуре, нужно учитывать следующее. Применяемые нагрузки должны вызывать изменения, соответствующие только стадии повышения неспецифической устойчивости (адаптированности) организма. Необходимо также предупреждение возможности возникновения травм. Все это относится и к физической подготовке специальных контингентов: военнослужащих, спасательных команд и др. Особого внимания заслуживают занятия физической культурой с детьми, женщинами, инвалидами и лицами с ослабленным здоровьем. Требуется дальнейшая разработка и научное обоснование целого ряда физиологических проблем, связанных с возрастными и медико-биологическими особенностями этих контингентов лиц, характером их адаптивных перестроек. В ближайшие годы в массовой физической культуре следует решить вопросы о минимальном объеме физических упражнений при различном их сочетании и необходимой продолжительности занятий, что в совокупности позволит получить достаточный оздоровительный эффект в отношении устойчивости людей к действию неблагоприятных факторов окружающей среды и сохранения высокой умственной и физической работоспособности. Такого ро-

да исследования сложны, объемны, но они крайне необходимы. При этом минимальные нормы нагрузки и времени при занятиях физическими упражнениями, очевидно, будут неодинаковы для лиц различного возраста, состояния здоровья, пола, профессии, что потребует дифференцированного подхода к исследованиям разных групп населения. Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что и до настоящего времени основное внимание исследователей было обращено на спорт, особенно спорт высших достижений. Физическая культура массового характера находится в стороне, функциональные изменения, адаптивные перестройки при этом изучаются в меньшей степени. Интенсивно развивающаяся практика физической культуры и спорта требует быстрой реализации прикладных направлений спортивной физиологии.

1.2 АДАПТАЦИЯ К ФИЗИЧЕСКИМ НАГРУЗКАМ И РЕЗЕРВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ОРГАНИЗМА

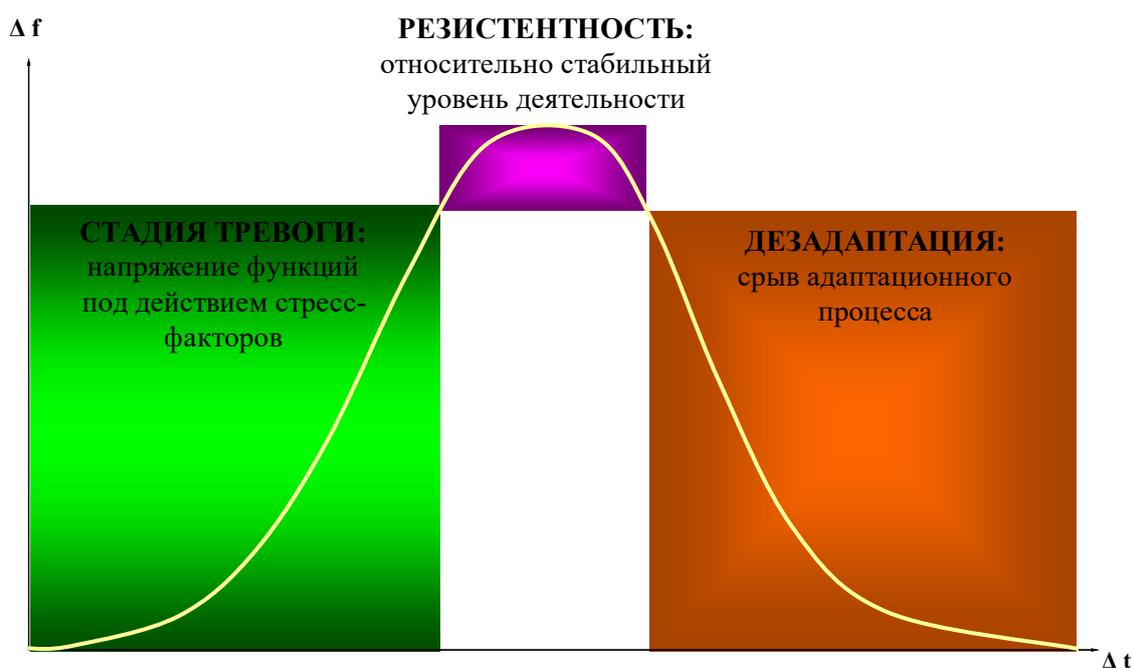
Адаптация – это общебиологическое свойство живых организмов, заключающееся в формировании относительно устойчивого уровня активности в постоянно изменяющихся условиях среды. Адаптация – это совокупность физиологических реакций организма, лежащих в основе приспособления организма к физическим нагрузкам или изменяющимся условиям окружающей среды и направленных на сохранение его гомеостаза. Рассмотрим разное понимание процесса адаптации. В *термодинамике*: процесс поддержания определенного уровня равновесности (негэнтропии) биосистемы в неадекват-

ных условиях. В *кибернетике*: процесс саморазвития и сохранения саморегулирующейся системы в неадекватных условиях. В *биологии*: процесс сохранения и развития биологических свойств вида, популяции, обеспечивающий прогрессивную эволюцию в неадекватных условиях среды. В *спортивной физиологии*: процесс поддержания или изменения функционального состояния систем или организма в целом, обеспечивающий сохранение его жизнедеятельности, работоспособности в неадекватных условиях.

В основе процесса адаптации высокоорганизованного организма всегда лежит формирование абсолютно специфической *функциональной системы* (точнее – функциональной системы конкретного поведенческого акта), адаптационные изменения в компонентах которой служат одним из обязательных «инструментов» ее формирования. Имея в виду тот факт, что адаптационные изменения в компонентах системы «обеспечиваются» всеми видами обменных процессов, следует поддержать и концепцию о «взаимосвязи функции и генетического аппарата», обозначив при этом, что в целостных системах (а тем более – в организме в целом) далеко не всегда можно вести речь об «увеличении мощности системы» и интенсификации белкового синтеза в ней в процессе адаптации организма, а потому принцип, на основании которого осуществляется «взаимосвязь функции и генетического аппарата», на наш взгляд, гораздо более корректно может быть представлен как принцип «модуляции генома» [8; 13].

Формирование неспецифической адаптации наиболее полно изложено канадским физиологом Г. Селье (1936) – основателем теории стресса. Стресс (от англ. «stress» – напряже-

ние) – особое состояние напряжения живого организма, возникающее в ответ на сильный внешний раздражитель. Согласно Г. Селье, любой достаточно сильный внешний стимул (стрессор), вызывает состояние стресса, проявляющееся в определенном неспецифическом (т. е. не зависящем от характера стрессора) ответе организма – *общем адаптационном синдроме*. Общий адаптационный синдром связан с нейро-гуморальными реакциями и протекает в три стадии (рисунок 1).



Ордината: прирост тренируемой функции (Δf).
Абсцисса: время воздействия (Δt)

Рисунок 1 – Стадии общего адаптационного синдрома

Главным морфологическим признаком сформировавшегося общего адаптационного синдрома является так называемая классическая *триада* стресса: разрастание коры надпочечников, уменьшение вилочковой железы и изъязвление желудка.

Выделяют следующие виды адаптации. *Генотипическая адаптация* – это приспособления к условиям жизни популя-

ции, составляющие основу эволюции вида. Генотипическая адаптация по своей сути является своеобразным «набором» программ развития живого организма, формируемых на протяжении многих поколений и передаваемых по наследству. *Условием* для реализации генотипической программы является наличие раздражителя и необходимых условий, повышающих мотивацию к действию (пример родителей, социально-экономические мотивы и пр.). Основу генетической адаптации составляют врожденные механизмы, которые являются видовыми. К ним относятся механизмы приспособления к гипоксии (нехватке кислорода), изменениям температуры окружающей среды, влажности воздуха, атмосферного давления, сильным эмоциям, солнечной радиации. Данные механизмы приспособления мы получили от предшествующих поколений.

Фенотипическая адаптация – это приспособительные изменения у отдельной особи к постоянно меняющимся условиям существования. Фенотипическая адаптация – это реализация генетических программ индивидуального развития в ответ на действие того или иного раздражителя. В результате организм совершенствует свои свойства и способности, позволяющие с меньшими затратами поддерживать гомеостаз. Основу фенотипической адаптации составляют приобретенные механизмы, полученные каждым в процессе повседневной жизни (онтогенеза). Физическая культура и спорт способствуют развитию фенотипической адаптации [8; 10].

Срочная адаптация – это реакции, для осуществления которых в организме существуют готовые, сформированные на протяжении эволюционного развития, механизмы. К ним можно отнести большое количество двигательных реакций животных и че-

ловека в ответ на действие раздражителей внешней среды (безусловные рефлексy), мобилизацию систем дыхания и кровообращения в ответ на недостаток кислорода, увеличение теплопродукции в ответ на холод и т.п. *Долговременная* (кумулятивная) адаптация охватывает реакции, для реализации которых в организме нет готовых механизмов реагирования, а в наличии лишь генетически детерминированные предпосылки, реализуемые при многократном использовании имеющихся механизмов срочной адаптации. Примерами долговременной адаптации являются:

- формирование тренированности, которая обеспечивает осуществление организмом раньше недостижимого уровня физической работоспособности;

- адаптация к нехватке кислорода, который обеспечивает активную жизнедеятельность на высотах, раньше не совместных с жизнью;

- качественно более сложная адаптация, которая проявляется в создании системы временных связей и новых поведенческих реакций (двигательные стереотипы, стиль поведения, темперамент и т.п.).

Тренированность – состояние, возникающее в результате адаптации при систематической тренировки и позволяющее совершать мышечную работу заданной интенсивности и длительности. Признаки тренированного организма:

- тренированный организм способен выполнять работу такой интенсивности и длительности, которая не под силу нетренированному (увеличение мощности);

- тренированный организм отличается более экономным функционированием систем в покое, при непредельных нагрузках (экономизация);

– у тренированного организма повышается устойчивость к неблагоприятным факторам среды (повышение резистентности).

Систематическая мышечная деятельность позволяет путем совершенствования физиологических функций мобилизовать те резервы, о существовании которых многие даже не догадываются. Причем адаптированный к нагрузкам организм обладает большими резервами, более экономно и полно может их использовать. Так, в результате целенаправленных систематических занятий физическими упражнениями объем сердца может увеличиваться в 2-3 раза, легочная вентиляция – в 20-30 раз, значительно повышается максимальное потребление кислорода и устойчивость к гипоксии. Организм с более высокими морфофункциональными показателями физиологических систем и органов обладает повышенной способностью выполнять более значительные по мощности, объему и интенсивности физические нагрузки. Особенности морфофункционального состояния разных систем организма, формирующиеся в результате двигательной деятельности, называют физиологическим показателем тренированности. Тренированный организм расходует, находясь в покое, меньше энергии, чем нетренированный. Как показали исследования основного обмена, в состоянии покоя, утром, натощак общий расход энергии у тренированного организма ниже, чем у нетренированного на 10% и даже на 15%. Все это обусловлено отчасти тем, что тренированные лица лучше расслабляют свои мышцы, чем нетренированные. Подобная тенденция наблюдается и в работе сердца. Относительно низкий уровень минутного объема крови в состоянии покоя у тренированного по сравнению с нетренированным обусловлен небольшой частотой сердечных сокраще-

ний. Редкий пульс (брадикардия) – один из основных физиологических спутников тренированности. У спортсменов, специализирующихся в стайерских дистанциях, частота сердечных сокращений в покое особенно мала – 40 удар/мин и меньше. Это почти никогда не наблюдается у людей, не занимающихся спортом. Для них наиболее типична частота пульса – около 70 удар/мин. Результаты исследований позволяют сделать два важных вывода относительно влияния тренировки. Первый заключается в том, что тренированный организм выполняет стандартную работу более экономно, чем нетренированный. Тренировка обуславливает такие приспособительные изменения в организме, которые вызывают экономизацию всех физиологических функций. В процессе тренировки организм приобретает способность реагировать на ту же работу умереннее, его физиологические системы начинают действовать более согласованно, координированно, силы расходуются экономнее. Второй вывод состоит в том, что одна и та же работа по мере развития тренированности, становится менее утомительной. Таким образом, организм человека, систематически занимающегося активной двигательной деятельностью, в состоянии совершить более значительную по объему и интенсивности работу, чем организм человека, не занимающегося ею. Это обусловлено систематической активизацией физиологических и функциональных систем организма, вовлечением и повышением их резервных возможностей, своего рода тренированностью процессов их использования и пополнения.

Изменения физиологических показателей у тренированных и нетренированных лиц при стандартных и предельных нагрузках имеют принципиальные различия. В случае стан-

дартных нагрузок регламентируется мощность и длительность работы. Задается частота педалирования на велоэргометре и величина преодолеваемого сопротивления, высота ступенек и темп восхождения при степ-тестах, длительность работы и интервалы между пробами, т. е. всем обследуемым предлагается одинаковая работа. В этой ситуации более подготовленный человек, работая более экономно за счет более совершенной координации движений, имеет меньшие энерготраты и показывает меньшие сдвиги в состоянии двигательного аппарата и вегетативных функций. В случае выполнения предельных нагрузок тренированный спортсмен работает с большей мощностью, выполняет заведомо больший объем работы, чем неподготовленный человек. Несмотря на экономичность отдельных физиологических процессов и высокую эффективность дыхания и кровообращения, для выполнения предельной работы тренированный организм спортсмена затрачивает огромную энергию и развивает значительные сдвиги в моторных и вегетативных функциях, совершенно недоступные для неподготовленного человека.

Таким образом, физические упражнения вызывают глубокую перестройку во всех органах и системах организма человека. Сущность упражнения составляют физиологические, биохимические, морфологические изменения, возникающие под воздействием многократно повторяющейся работы или других видов активности при изменяющейся нагрузке и отражающие единство расхода и восстановления функциональных и структурных ресурсов в организме. Например, к числу показателей тренированности в покое можно отнести: 1) изменения в состоянии центральной нервной системы, увеличение по-

движности нервных процессов, укорочение скрытого периода двигательных реакций; 2) изменения опорно-двигательного аппарата; 3) изменения функции органов дыхания, кровообращения, состава крови и т.п.

В свете современных представлений, тренированность выражается в достижении организмом спортсмена принципиально нового уровня адаптации и образования функциональной системы с другим уровнем физиологических констант. Особой чертой адаптации к физическим нагрузкам, т.е. развития тренированности, является ее строгая специфичность, относительно содержания тренировки и требования вида спорта [8]. Как указано выше, термин «адаптация» обозначает совокупность физиологических реакций, обеспечивающих приспособление строения и функций организма к изменению условий окружающей среды, в том числе к действию физических нагрузок. Биологический смысл адаптации состоит в установлении и поддержании гомеостаза. Существует несколько аналогий термину «адаптация», используемых специалистами для описания определенных аспектов процесса адаптации. *Акклиматизацией* называют реакции организма на сдвиги какого-либо одного параметра среды, например, температуры. *Адаптивностью* называют способность живых систем к приспособлению. Это своего рода количественная характеристика соответствия функции организма внешним условиям. Под *резистентностью* понимается сопротивляемость, противодействие организма воздействию внешних факторов. *Дизадаптация* – это нарушение адаптивных реакций организма в результате воздействия факторов, количественно превышающих адаптивные возможности системы. *Реадаптация* – способ-

ность организма после прекращения действия травмирующего фактора возвращать вовлеченные в процесс системы в исходное состояние. Возможность реадаптации зависит от силы стрессирующего фактора.

Ф.З. Меерсон ввел термин «цена адаптации». При систематическом повторении отдельных технических действий в определенном тренировочном режиме, специфичность реакций адаптации приводит к гипертрофии тканей за счет их собственных запасов, но после их исчерпания используются резервы тех тканей, функционирование которых для данного упражнения является второстепенным. Такая «атрофия» второстепенных тканей есть «*ценой*» адаптации к отдельному виду спортивной деятельности. Превышение «цены» адаптации или нарушение системы предопределяет развитие такого явления как деадаптация. Основным его признаком является снижение трудоспособности, а в отдельных случаях – развитие передпатологических состояний, нарушение сна, аппетита, формирование психологических дисфункций, профессиональные заболевания [5-7].

Значение проблемы адаптации в спорте определяется тем, что организм спортсмена должен приспособиться к физическим нагрузкам в относительно короткое время. Именно скорость наступления адаптации и ее длительность определяют состояние здоровья спортсмена и его тренированность. В этой связи значительный научный интерес для практики спорта представляет разработка системного обоснования адаптации организма в процессе достижения высшего спортивного мастерства. Вместе с тем общеизвестно, что морфофункциональные особенности организма человека, сформировавшиеся в те-

чение длительного периода эволюции, не могут изменяться с такой же быстротой, с какой изменяются структура и характер тренировочных и соревновательных нагрузок в спорте. Несовпадение во времени между этими процессами может приводить к возникновению функциональных расстройств, которые проявляются различными патологическими нарушениями.

В динамике адаптационных изменений у спортсменов выделяют четыре стадии: физиологического напряжения, адаптированности, дизадаптации и реадаптации. Стадия физиологического напряжения организма характеризуется преобладанием процессов возбуждения в коре головного мозга и распространением их на нижележащие вегетативные и двигательные центры, возрастанием функции коры надпочечников, увеличением показателей вегетативных систем и уровня обмена веществ. В двигательном аппарате отмечается вовлечение большего количества двигательных единиц, включение дополнительных волокон, увеличение силы и скорости сокращения мышц, увеличение в мышцах гликогена, креатинфосфата и АТФ. В стадии напряжения организма основная нагрузка приходится на регуляторные механизмы. Стадия адаптированности отождествляется с тренированностью организма. Физиологической основой этой стадии является вновь установившийся уровень функционирования различных органов и систем, обеспечивающий постоянство внутренней среды организма в условиях интенсивной физической деятельности.

Стадия дизадаптации организма развивается в результате перенапряжения адаптационных механизмов и включения дополнительных компенсаторных реакций, эффективность которых недостаточна для того, чтобы справиться с интенсивными

физическими нагрузками, особенно при недостаточном периоде отдыха между ними. При этом интенсивность тренировочных и соревновательных нагрузок находится за пределами физиологических резервов организма. При дизадаптации наблюдается эмоциональная и вегетативная неустойчивость, раздражительность, головные боли, нарушение сна, снижается умственная и физическая работоспособность. Стадия дизадаптации часто ассоциируется с состоянием перетренированности спортсмена.

Стадия реадаптации возникает после длительного перерыва в систематических физических нагрузках или их полного прекращения и характеризуется приобретением некоторых исходных свойств и качеств организма. За систематические чрезмерные нагрузки, а затем их прекращение организм спортсменов платит свою биологическую цену – *цену адаптации*. Как правило, после прекращения тренировок не возвращаются в нормальное состояние нарушенные во время интенсивной физической и соревновательной деятельности уровень обмена веществ, гормональный фон, структурные изменения в миокарде, что может проявляться в развитии кардиосклероза, ожирения, снижении иммунитета. Цена адаптации может проявляться в двух формах: в прямом изнашивании той или иной функциональной системы и в явлениях отрицательной перекрестной адаптации, т.е. нарушении других функциональных систем, не связанных с этой нагрузкой. Цена адаптации в значительной степени зависит от вида физических нагрузок, к которым приходится приспосабливаться спортсмену ввиду своей специализации. Адаптация к интенсивной мышечной деятельности представляет собой системный ответ организма, направ-

ленный на достижение состояния высокой тренированности и минимизацию физиологической цены адаптации.

Цена адаптации в значительной мере зависит от вида физических нагрузок, к которым происходит приспособление. Так, например, у тяжелоатлетов, высокотренированных к статическим силовым нагрузкам, наблюдается снижение выносливости к динамической работе; утомление при таких нагрузках у них развивается быстрее, чем у нетренированных здоровых людей. Одновременно у тяжелоатлетов в противоположность людям, тренированным на выносливость, обнаружено снижение плотности капилляров в скелетных мышцах и отсутствие роста массы митохондрий. На фоне высокой тренированности у штангистов, борцов и других спортсменов нередко наблюдается снижение резистентности к действию холода и простудным заболеваниям, нарушение клеточного и гуморального иммунитета. У высокотренированных на выносливость спортсменов отмечаются нарушения функций желудочно-кишечного тракта, печени и почек, что является следствием ограниченного кровоснабжения этих органов в период длительной мышечной работы. У тренированных спортсменов, обладающих более широким диапазоном функциональных резервов, отмечается значительное увеличение функциональных показателей, которое не может быть достигнуто нетренированными лицами. Деятельность центральной нервной системы тренированных спортсменов характеризуется высокой скоростью восприятия и переработки информации, хорошей помехоустойчивостью, большей способностью к мобилизации функциональных резервов организма. У них велика возможность произвольного преодоления утомления, противостояния

эмоциональным стрессам. Этому способствуют, с одной стороны, сформированные в мозгу мощные рабочие доминанты, а с другой, большое количество нейропептидов и гормонов (например, суточный выброс адреналина в соревновательном периоде у тренированных спортсменов может в 150 раз превышать показатели людей, не занимающихся спортом). Величины МПК, характеризующие аэробные возможности, достигают у выдающихся спортсменов (лыжников, пловцов, гребцов и др.) 6 и даже 7 л • мин⁻¹. Такие величины МПК позволяют спортсмену развивать значительную мощность передвижений и показывать высокие спортивные результаты. Огромны и величины суммарного потребления кислорода на всю дистанцию. Важным показателем тренированности является способность спортсменов-стайеров продолжать работу при резком снижении содержания глюкозы в крови.

Однако, высокая цена адаптации и феномены отрицательной перекрестной резистентности при таком приспособлении представляют собой возможное, но вовсе не обязательное явление. Наиболее рациональный путь к предупреждению адаптационных нарушений состоит в правильно построенном режиме тренировок, отдыха и питания, закаливании, повышении устойчивости к стрессорным воздействиям и гармоничном физическом и психическом развитии личности спортсмена [5; 12].

При стандартной работе тренированный организм отличается от нетренированного следующие особенности: более быстрое вработывание, меньший уровень рабочих сдвигов различных функций, лучше выраженное устойчивое состояние, более быстрое восстановление после нагрузки. У тренированного спортсмена при динамической работе повышение минут-

ного объема дыхания достигается преимущественно за счет увеличения глубины дыхания, а рост минутного объема крови – за счет нарастания ударного объема, а у нетренированного человека – за счет частотных показателей (повышения частоты дыхания и сердцебиений). У адаптированного к выполнению статической работы спортсмена меньше выражен феномен статических усилий – меньше подавление функций дыхания и кровообращения во время нагрузки и меньше послерабочее их нарастание, чем у других лиц.

Определение функциональных изменений, возникающих в период тренировочных и соревновательных нагрузок, необходимо прежде всего для оценки процесса адаптации, степени утомления, уровня тренированности и работоспособности спортсменов и является основой для совершенствования восстановительных мероприятий. О влиянии физических нагрузок на человека можно судить только на основе всестороннего учета совокупности реакций целостного организма, включая реакции со стороны центральной нервной системы, гормонального аппарата, сердечно-сосудистой и дыхательной систем, анализаторов, обмена веществ и др. Следует подчеркнуть, что выраженность изменений функций организма в ответ на физическую нагрузку зависит прежде всего от индивидуальных особенностей человека и уровня его тренированности. Изменения функциональных показателей организма спортсменов могут быть правильно проанализированы и всесторонне оценены только при рассмотрении их в отношении к процессу адаптации.

Приспособительные изменения в здоровом организме бывают двух видов: изменения в привычной зоне колебаний фак-

торов среды, когда система функционирует в обычном составе; изменения при действии чрезмерных (непривычных) факторов с включением в функциональную систему дополнительных элементов и механизмов. В литературе первая и вторая группы приспособительных изменений нередко называются адаптационными. По-видимому, более оправданным будет называть первую группу изменений обычными физиологическими реакциями, поскольку эти сдвиги не связаны с существенными физиологическими перестройками в организме и не выходят за пределы физиологической нормы. Вторая группа приспособительных изменений отличается значительным использованием физиологических резервов и перестройкой функциональных систем, в связи с чем их целесообразно называть адаптационными сдвигами.

Срочная адаптация возникает непосредственно после начала действия раздражителя и может реализоваться на основе готовых, ранее сформировавшихся физиологических механизмов и программ. Очевидными проявлениями срочной адаптации являются увеличение теплопродукции в ответ на холод, увеличение теплоотдачи в ответ на жару, рост легочной вентиляции, ударного и минутного объемов крови в ответ на физическую нагрузку и недостаток кислорода, приспособление органа зрения к темноте, бег человека, обусловленный социально значимой необходимостью, и др. Отличительной чертой срочной адаптации является работа органов и систем организма на пределе возможностей, при почти полной мобилизации физиологических резервов. Так, бег неадаптированного человека происходит при близких к предельным величинам ударного объема крови и легочной вентиляции, при максимальной мобилиза-

ции гликогена в печени. Быстрое накопление молочной кислоты в крови лимитирует интенсивность физической нагрузки – двигательная реакция не может быть ни достаточно быстрой, ни достаточно длительной. Таким образом, функциональная адаптивная система, ответственная за двигательную реакцию при срочной адаптации, характеризуется предельным напряжением отдельных ее звеньев и вместе с тем определенным несовершенством самой двигательной реакции. Отличительной чертой срочной адаптации является то, что деятельность организма протекает не в пределе его возможностей при почти полной мобилизации физиологических резервов, но далеко не всегда обеспечивает необходимый адаптационный эффект.

На уровне нервной и гуморальной регуляции реализуется интенсивное и избыточное возбуждение двигательных центров разного уровня, что приводит к недостаточно скоординированной двигательной активности. Этот процесс характеризует начальный этап формирования двигательного навыка. Со стороны двигательного аппарата наблюдается вовлечение лишних мышечных групп. В результате снижается скорость и сила сокращения вовлеченных мышечных групп. На уровне вегетативных систем обеспечения срочной адаптации наблюдается максимальная и неоптимальная мобилизация функциональных резервов органов дыхания и кровообращения. Очевидное проявление срочной адаптации в ответ на физическую нагрузку – рост легочной вентиляции, ударного и минутного объема крови. Однако увеличение этих показателей происходит неэкономным путем. Например, повышение уровня вентиляции легких достигается не увеличением глубины дыхания, а за счет повышения его частоты. Неэкономная гиперфункция ответ-

ственных за адаптацию систем приводит к снижению функциональных резервов организма.

Долговременная адаптация возникает постепенно, в результате длительного или многократного действия на организм факторов среды. Принципиальная особенность такой адаптации в том, что она возникает не на основе готовых физиологических механизмов как кратковременная, а на базе вновь сформированных программ регуляции. Долговременная адаптация характеризуется возникновением в ЦНС новых временных связей, а также перестройкой аппарата гуморальной регуляции функциональной системы – экономичностью функционирования гуморального звена и повышением его мощности. Долговременная адаптация характеризуется экономичностью функционирования гуморального звена и повышением его мощности. В этом случае в ответ на ту же самую нагрузку не возникает резких изменений легочной вентиляции, минутного объема крови, увеличения ферментов, гормонов, лактата, отсутствуют выраженные повреждения. Переход от срочной к долговременной адаптации определяется тем, что возникает активация синтеза нуклеиновых кислот и белков. Это приводит к избирательному развитию определенных структур, лимитирующих двигательную активность. Существенно увеличивается анаэробная и аэробная мощность организма, возрастает интенсивность и длительность мышечной работы. Обмен веществ перестраивается в направлении более экономичного расходования энергии в состоянии покоя и повышения мощности при физических нагрузках. Кроме того, имеет место перестройка с углеводного на жировой тип энергообмена. Ведущую роль в этом играют гормоны: глюкокортикоиды ускоряют распад бел-

ка, активируя превращение аминокислот в глюкозу, а катехоламины вызывают мобилизацию резерва гликогена в печени и активацию липолиза жировой ткани, увеличивая приток кислорода, глюкозы, аминокислот и жирных кислот к работающим тканям. Определенные черты фенотипа, сформировавшиеся в результате долговременной адаптации организма к физическим нагрузкам, становятся фактором профилактики конкретных болезней или патологических синдромов. Повышение расхода жиров приводит к атрофии жировой ткани, снижению избыточного веса и, при прочих равных условиях, уменьшает развитие атеросклероза. Увеличение емкости и пропускной способности коронарных сосудов, развитие системы экстракардиальных анастомозов способствуют уменьшению вероятности закупорки коронарных артерий и возникновения инфаркта миокарда. Увеличение потенциальных резервов и мощности сердечной мышцы может в течение даже длительного времени воздействия неблагоприятных факторов на организм не приводить к возникновению сердечно-сосудистых расстройств у тренированных людей.

Таким образом, функциональная система адаптации спортсменов представляет собой вновь сформировавшееся взаимоотношение нервных центров, гормональных, вегетативных и исполнительных органов, необходимое для приспособления к интенсивным физическим нагрузкам и соревновательной деятельности. Морфофункциональной основой такой системы является образование в организме *системного структурного следа* (Меерсон Ф.З., 1981) в ответ на мышечную работу, что проявляется созданием новых межцентральных взаимосвязей, повышением активности дыхательных ферментов,

гипертрофией сердца, скелетных мышц и надпочечников, увеличением количества митохондрий, усилением функций вегетативных систем. В целом, функциональная система, ответственная за адаптацию к физическим нагрузкам, включает в себя три звена: афферентное, центральное регуляторное и эффекторное. Афферентным звеном этой системы являются рецепторы, а также чувствительные нейроны и совокупность афферентных нервных клеток ЦНС, воспринимающих внешнее и внутреннее раздражение. Все эти элементы нервной системы воспринимают раздражения из внешней среды и от самого организма и участвуют в осуществлении так называемого афферентного синтеза, необходимого для адаптации. Афферентный синтез возникает, по П.К. Анохину, при взаимодействии мотивации, памяти, обстановочной и пусковой информации. В спорте, в одних случаях (например, у бегунов, лыжников, гимнастов), афферентный синтез для принятия решения о начале своих движений относительно прост и это облегчает формирование адаптивной системы, в других же (единоборства, спортивные игры), весьма сложен и это затрудняет образование такой системы [5-7].

Центральное регуляторное звено функциональной системы адаптации представлено нейрогенными и гуморальными процессами управления адаптивными реакциями, включающими двигательную реакцию и мобилизующими вегетативные системы. В ответ на афферентные сигналы нейрогенная часть звена включает двигательную реакцию и мобилизует вегетативные системы на основе рефлекторного принципа регуляции функций. Афферентная импульсация от рецепторов к коре головного мозга вызывает возникновение положительных (воз-

будительных) и отрицательных (тормозных) процессов, которые и формируют функциональную адаптивную систему. В адаптированном организме нейрогенная часть звена быстро и четко реагирует на афферентную импульсацию соответствующей мышечной активностью и мобилизацией вегетативных функций. В неадаптированном организме такого совершенства нет, мышечное движение будет выполнено приблизительно, а вегетативное обеспечение окажется недостаточным. При поступлении сигнала о физической нагрузке одновременно с описанными выше изменениями происходит нейрогенная активация гуморальной части центрального регуляторного звена, ответственного за управление адаптационным процессом. Функциональное значение гуморальных реакций (повышенное высвобождение гормонов, ферментов и медиаторов) определяется тем, что они путем воздействия на метаболизм органов и тканей обеспечивают более полноценную мобилизацию функциональной адаптивной системы и ее способность к длительной работе на повышенном уровне.

Эфферентное звено функциональной системы адаптации включает в себя скелетные мышцы, органы дыхания, кровообращения, кровь и другие вегетативные системы. Интенсивность и длительность физических нагрузок на уровне скелетных мышц определяется тремя основными факторами: числом и типом активируемых моторных единиц; уровнем и характером биохимических процессов в мышечных клетках; особенностями кровоснабжения мышц, от чего зависит приток кислорода, питательных веществ и удаление метаболитов. Увеличение скорости, силы и точности движений достигается двумя основными процессами: формированием в ЦНС функциональ-

ной системы управления движениями и морфофункциональными изменениями в мышцах (гипертрофия мышц, возрастание количества миоглобина и митохондрий, перераспределение кровотока и т.д.). Таким образом, формирование функциональной адаптивной системы с вовлечением в этот процесс различных морфофункциональных структур организма составляет принципиальную основу долговременной адаптации к физическим нагрузкам и реализуется повышением эффективности деятельности различных органов и систем и организма в целом. Зная закономерности формирования функциональной системы, можно различными средствами эффективно влиять на отдельные ее звенья, ускоряя приспособление к физическим нагрузкам и повышая тренированность, т.е. управлять адаптационным процессом [6; 8].

Адаптация как общее универсальное свойство живого обеспечивает жизнеспособность организма в изменяющихся условиях и представляет процесс адекватного приспособления его функциональных и структурных элементов к окружающей среде. В целом исследование процесса адаптации и ее механизмов, по-видимому, следует отнести к междисциплинарной проблеме, которая может стать ключевой в понимании многих аспектов развития тренированности, здоровья и заболеваемости спортсменов. Система закаливания и формирования сильного, красивого и выносливого человека всегда связывалась с адаптацией его к физическим нагрузкам. Физические нагрузки – самый естественный и древний фактор, воздействовавший на человека. Будучи обусловленным самой природой земной гравитации, этот фактор во все времена сопровождал человека, и двигательная активность всегда была важным звеном его при-

способления к окружающему миру. Одним из неперенных условий развития адаптации к физическим нагрузкам является мобилизация и использование физиологических резервов организма.

С физиологической точки зрения ведущими в тренировке являются повторность и возрастание физических нагрузок, что за счет обратных связей позволяет совершенствовать функциональные возможности органов и систем и их энергетическое обеспечение на основе механизма саморегуляции организма. С этих позиций тренировка сводится к активизации механизмов адаптации, включению физиологических резервов, благодаря которым организм человека легче и быстрее приспособливается к повышенным нагрузкам, совершенствуя свои физические, физиологические и психические качества, повышая состояние тренированности. Физиологическая сущность состояния тренированности – это такой уровень функционального состояния организма, который характеризуется совершенствованием механизмов регуляции, увеличением физиологических резервов и готовностью к их мобилизации, что выражается в его повышенной устойчивости к длительным и интенсивным физическим нагрузкам и высокой работоспособности. Учение о физиологических резервах представляет одну из важнейших основ физиологии спорта, так как позволяет правильно оценивать и решать задачи по сохранению здоровья и повышению тренированности спортсменов. Представление о резервных возможностях организма связаны с физиологическим учением К. Бернара, П. Бэра, У. Кеннона о сохранении гомеостаза при действии на организм различных неблагоприятных факторов за счет усиления функций жизненно важных органов и систем с

использованием их резервов. Принципиальные положения учения о физиологических резервах в нашей стране были разработаны в 30-х годах академиком Л.А. Орбели, который неоднократно подчеркивал положение о значительных возможностях организма человека приспосабливаться к необычным условиям внешней среды за счет его резервных возможностей.

В настоящее время под физиологическими резервами организма понимается выработанная в процессе эволюции адаптационная и компенсаторная способность органа, системы и организма в целом усиливать во много раз интенсивность своей деятельности по сравнению с состоянием относительного покоя. Физиологические резервы обеспечиваются определенными анатомо-физиологическими и функциональными особенностями строения и деятельности организма, а именно наличием парных органов, обеспечивающих замещение нарушенных функций (анализаторы, железы внутренней секреции, почки и др.); значительным усилением деятельности сердца, увеличением общей интенсивности кровотока, легочной вентиляции и усилением деятельности других органов и систем; высокой резистентностью клеток и тканей организма к различным внешним воздействиям и внутренним изменениям условий их функционирования. В качестве примера проявления физиологических резервов можно указать на то, что во время тяжелой физической нагрузки минутный объем крови у хорошо тренированного человека может достигать 40 л, т.е. увеличиваться в 8 раз; легочная вентиляция при этом возрастает в 10 раз, обуславливая увеличение потребления кислорода и выделение углекислого газа в 15 раз и более. В этих условиях работа сердца человека, как показывают расчеты, возрастает в 10 раз.

Все резервные возможности организма А.С. Мозжухин (1979) предлагает разделить на две группы: социальные резервы (психологические и спортивно-технические) и биологические резервы (структурные, биохимические и физиологические). Морфофункциональной основой физиологических резервов являются органы, системы организма и механизмы их регуляции, обеспечивающие переработку информации, поддержание гомеостаза и координацию двигательных и вегетативных актов.

Физиологические резервы включаются не все сразу, а поочередно. *Первая очередь резервов* реализуется при работе до 30% от абсолютных возможностей организма и включает переход от состояния покоя к повседневной деятельности. Механизм этого процесса – условные и безусловные рефлексы. *Вторая очередь* включения осуществляется при напряженной деятельности, нередко в экстремальных условиях при работе от 30% до 65% от максимальных возможностей (тренировки, соревнования). При этом включение резервов происходит благодаря нейрогуморальным влияниям, а также волевым усилиям и эмоциям. *Резервы третьей очереди* включаются обычно в борьбе за жизнь, часто после потери сознания, в агонии. Включение резервов этой очереди обеспечивается, по-видимому, безусловнорефлекторным путем и обратной гуморальной связью.

Во время соревнований или работы в экстремальных условиях диапазон физиологических резервов снижается, поэтому основная задача состоит в его повышении. Оно может достигаться закаливанием организма, общей и специально направленной физической тренировкой, использованием фармакологических средств и адаптогенов. При этом тренировки

восстанавливают и закрепляют физиологические резервы организма, ведут к их расширению. Еще И.П. Павлов указывал, что израсходованные ресурсы организма восстанавливаются не только до исходного уровня, но и с некоторым избытком (феномен избыточной компенсации). Биологический смысл этого феномена огромен. Повторные нагрузки, приводящие к суперкомпенсации, обеспечивают повышение рабочих возможностей организма. В этом и состоит главный эффект систематических тренировок. Под влиянием тренирующих воздействий спортсмен в процессе восстановления становится сильнее, быстрее и выносливее, т.е. в конечном итоге расширяются его физиологические резервы [9; 12; 15].

Развившееся в процессе тренировки состояние тренированности по своим физиологическим механизмам и морфофункциональной сути соответствует стадии адаптированности организма к физическим нагрузкам. В понятиях «адаптация, адаптированность», с одной стороны, и «тренировка, тренированность», с другой стороны, много общих черт, главной из которых является достижение нового уровня работоспособности на основе образования в организме специальной адаптивной функциональной системы с определенным уровнем физиологических констант. Тренировка и тренированность – понятия педагогические, хотя и базируются они на знаниях физиологических закономерностей организма спортсменов. Адаптация и адаптированность спортсменов к физическим нагрузкам и все функциональные и структурные перестройки, совершающиеся при этом в организме, относятся к биологическим категориям и составляют основные научные и учебные проблемы медиков и физиологов.

Адаптация организма к физическим нагрузкам заключается в мобилизации и использовании функциональных резервов организма, в совершенствовании имеющихся физиологических механизмов регуляции. Никаких новых функциональных явлений и механизмов в процессе адаптации не наблюдается, просто имеющиеся уже механизмы начинают работать совершеннее, интенсивнее и экономичнее. В основе адаптации к физическим нагрузкам лежат нервно-гуморальные механизмы, включающиеся в деятельность и совершенствующиеся при работе двигательных единиц (мышц и мышечных групп). При адаптации спортсменов происходит усиление деятельности ряда функциональных систем за счет мобилизации и использования их резервов, а системообразующим фактором при этом должен являться приспособительный полезный результат – выполнение поставленной задачи, т.е. конечный спортивный результат. Комплекс функциональных систем, обеспечивающих конечный спортивный результат, формируется организмом спортсмена ради достижения этого результата. Отсутствие результата или систематически недостаточный его уровень могут не только стимулировать формирование данного комплекса, но и разрушать его, прекращать функционирование в зависимости от величины и характера физиологических резервов, воли, мотивации и других факторов. Таким образом, адаптация к мышечной деятельности представляет собой системный ответ организма, направленный на достижение состояния высокой тренированности и минимизацию физиологической цены за это [8; 11].

Все многообразие воздействующих на человека факторов делят на две группы: абиотические и биотические. К абиотиче-

ским факторам относят элементы неживой природы: температура, давление, влажность, химический состав среды, смена дня и ночи. Биотические факторы включают воздействие на человека всего живого: животной и растительной пищи, возбудителей болезней, паразитов и т.п. Имеет место и другая классификация адаптогенных факторов, подразделение на их природные факторы и факторы, связанные с трудовой деятельностью. Природные – это природно-климатические условия, смена сезонов, смена дня и ночи, т.е. те же абиотические факторы. Под факторами, связанными с трудовой деятельностью, подразумевается действие на организм человека условий труда, физических нагрузок, повышенного нервно-психического напряжения, невесомости, глубоководных погружений, употребления синтетических продуктов и т.д.

Различают два типа или пути адаптации к внешним факторам: пассивный и активный. Пассивный тип адаптации заключается в формировании определенной степени устойчивости – толерантности к данному фактору, т.е. способности сохранять функции при изменении силы воздействия фактора. Активный путь адаптации происходит по резистентному типу за счет специфических адаптивных механизмов, обеспечивающих поддержание гомеостаза внутренней среды организма. Специфические адаптивные механизмы дают организму человека возможность переносить определенный размах отклонений параметров того или иного фактора от его оптимальных значений без нарушения функций организма (рисунок 2).

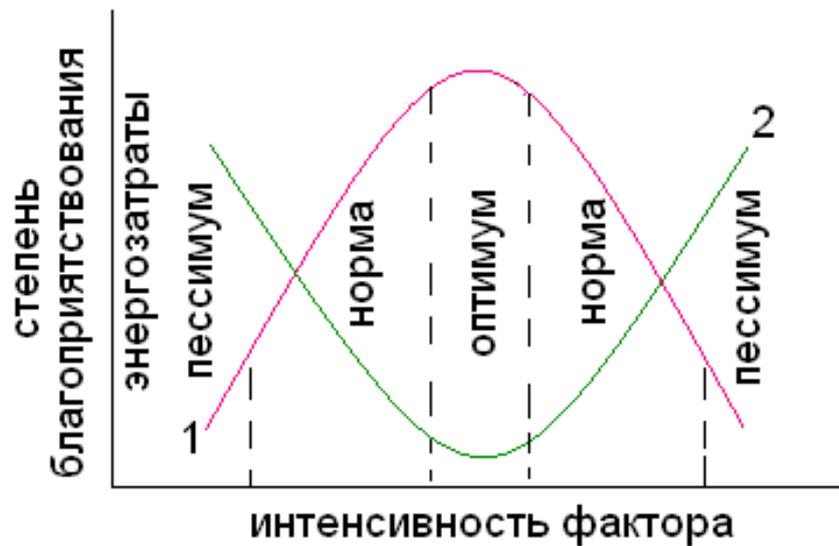


Рисунок 2 – Схема влияния интенсивности фактора среды на жизнедеятельность организма: 1 – степень благоприятствования интенсивности действия фактора на жизнедеятельность организма; 2 – величина энергозатрат на адаптацию

Интенсивность воздействия фактора, соответствующая потребностям организма и обеспечивающая наиболее благоприятные условия для его жизнедеятельности, определяется как оптимальная – *оптимум*. В зоне оптимума адаптивные механизмы не нужны и энергия расходуется только на фундаментальные жизненные процессы, т.е. организм находится в равновесии со средой. Интенсивность воздействия фактора, отклоняющаяся от оптимума в сторону его недостатка или избытка, но не нарушающая жизнедеятельности организма, определяется как *норма*. В этом случае включаются адаптивные механизмы, требующие тем больше затрат энергии, чем дальше отклонение от оптимума. Нарушение энергетического баланса, наряду с повреждающим действием избытка или недостатка фактора, ограничивает адаптивные возможности че-

ловека. Дальнейший сдвиг в сторону недостатка или избытка интенсивности воздействия фактора приводит к снижению эффективности адаптивных механизмов и патологическим изменениям в организме. Это так называемые зоны *пессимума* или повреждения. Крайние значения интенсивности фактора, расположенные за пределами зон *пессимума*, связаны с полным напряжением всех приспособительных систем организма и неэффективностью их деятельности, что приводит к летальному исходу.

Большинство адаптивных реакций человеческого организма осуществляются в два этапа: начальной *срочной* адаптации, которая не всегда может быть завершенной, и устойчивой *долговременной* адаптации. Ряд физиологов предлагает выделять еще одну *переходную* фазу адаптации. Как указано выше, срочная фаза адаптации возникает непосредственно после начала действия раздражителя и реализуется на основе ранее сформировавшихся физиологических механизмов. Например, пассивное увеличение теплопродукции в ответ на холод, рост легочной вентиляции и минутного объема кровообращения в ответ на недостаток кислорода. На этом этапе функционирование органов и систем протекает на пределе возможностей организма, при почти полной мобилизации всех резервов. Адаптация происходит за счет органических и системных изменений. В первую очередь повышается активность вспомогательных систем: дыхания и кровообращения, повышается тонус симпатического отдела ВНС с вовлечением гормонов мозгового слоя надпочечников (катехоламинов), что необходимо для обеспечения организма энергией, затраты которой на данном этапе неоправданно велики. Так как деятельность нервной и гумо-

ральной регуляторной систем еще недостаточно синхронизирована, это приводит к неэкономным реакциям со стороны различных систем (нервной, мышечной). То есть идет поиск пути адаптации к интенсивности воздействия фактора, поэтому количество измененных показателей весьма велико. Если адаптоген – экстремальный фактор – действует кратковременно, то фаза срочной адаптации прекращается и адаптация не формируется. При достаточной продолжительности и интенсивности воздействия экстремального фактора фаза срочной адаптации вступает в переходную фазу. На переходном этапе происходит снижение общей возбудимости ЦНС и формирование функциональных систем, обеспечивающих адаптацию к действию фактора, снижение гормональных сдвигов; усиливают свое действие гормоны коры надпочечников – «гормоны адаптации»; происходит выключение ряда систем и органов, необоснованно вовлеченных в адаптивную реакцию; приспособительные реакции переходят на тканевый уровень. Формирование адаптивных физиологических и морфологических изменений, увеличивающих возможности систем, обеспечивается активацией синтеза нуклеиновых кислот и белков. Подобные структурные изменения, развивающиеся в системах, вовлеченных в адаптацию, представляют собой *системные структурные следы*. Их активация при повторном воздействии фактора приводит к соответствующим изменениям вегетативных функций. То есть повторное воздействие фактора будет протекать уже на фоне измененного, адаптированного к его воздействию метаболизма клеточных структур, взаимодействия тканевой, сосудистой, эндокринной и иммунной систем. В фазу устойчивой или долговременной адаптации – резистентности, благода-

ря временной активации вспомогательных систем, деятельность тканевых, клеточных и мембранных элементов переходит на новый энергетически более выгодный уровень. Происходит перестройка энергетического обмена (с углеводного на жировой), активация синтеза структурных и ферментных белков, мобилизация иммунной системы. Долговременная адаптация возникает в результате долговременного или многократного действия фактора среды, на базе вновь сформировавшихся программ регуляции. По существу, долговременная адаптация возникает на основе многократной реализации срочной адаптации. В итоге постепенное количественное накопление изменений приводит к качественным изменениям. В результате, например, на ту же нагрузку уже не возникает резких изменений легочной вентиляции, МОК, ферментов, гормонов. Переход от срочной адаптации к долговременной обеспечивается возникновением в ЦНС новых временных связей, перестройкой гуморальной регуляции функциональных систем. Комплекс адаптивных реакций организма человека, обеспечивающий его существование в экстремальных условиях, получил название *нормы адаптивной реакции*. Это пределы изменения системы под воздействием стрессоров, при которых не нарушаются структурно-функциональные связи со средой. Если интенсивность или длительность воздействия фактора превышает норму адаптивной реакции, происходит истощение и дезадаптация, ибо возможности организма к перестройке структурных связей неограниченны. Как указано выше, предпатологические и даже патологические реакции, возникающие в процессе индивидуальной адаптации, представляют собой своеобразную «цену адаптации».

Адаптация – системный, стадийно развивающийся процесс приспособления организма к факторам необычной для него силы, длительности и/или характера, т.е. стрессовым факторам. Адаптационный процесс характеризуется стадийными специфическими и неспецифическими изменениями жизнедеятельности, которые обеспечивают повышение резистентности организма к воздействию на него фактору и способствуют приспособляемости к меняющимся условиям существования. Выделяют общий (генерализованный, системный) и местный адаптационные процессы. Первый характеризуется вовлечением в ответ организма всех или большинства физиологических систем, а второй наблюдается местно, т.е. в отдельных органах или тканях при их повреждении, развитии в них воспаления, аллергических реакций, опухолей и т.п.

Следует отметить, что при оптимальной реализации процесса адаптации формируется отсутствовавшая ранее высокая устойчивость организма к фактору, вызвавшему этот процесс, а нередко и к раздражителям другого характера (согласно Ф.З. Меерсону – феномен перекрестной адаптации). Если действующий стрессовый фактор характеризуется высокой интенсивностью или чрезмерной длительностью, то развитие процесса адаптации может сочетаться с нарушением жизнедеятельности организма, возникновением различных болезней или даже смертью. Адаптация организма к стрессовым факторам характеризуется активацией специфических и неспецифических реакций и процессов. *Специфический компонент* развития адаптации обеспечивает приспособление организма к действию конкретного фактора, например, к гипоксии, холоду, физической нагрузке и др. *Неспецифический компонент* ме-

ханизма адаптации заключается в общих, стандартных, неспецифических изменениях в организме, возникающих при воздействии любого фактора необычной силы, характера или длительности. Эти изменения описаны как стресс-реакция или стресс. Выделяют экзогенные и эндогенные причины адаптационного синдрома. К экзогенным факторам относят:

- физические: существенные отклонения атмосферного давления, колебания температуры, повышенная или пониженная физическая нагрузка, гравитационные перегрузки;

- химические: дефицит или повышенное содержание кислорода во вдыхаемом воздухе, голодание, недостаток или избыток поступающей в организм жидкости, интоксикации организма химическими веществами;

- биологические: инфицирование организма и интоксикации экзогенными биологически активными веществами.

Среди эндогенных причин выделяют:

- недостаточность функций тканей, органов и их физиологических систем;

- дефицит или избыток БАВ (гормонов, ферментов, цитокинов, пептидов и др.).

Условиями возникновения адаптационного синдрома являются: состояние реактивности организма; конкретные условия, при которых патогенные факторы действуют на организм, например, недостаточная активность ферментов микросом печени приводит к накоплению в организме токсичных продуктов обмена веществ и к развитию эндотоксинового шока.

Рассмотрим более подробно стадии адаптационного синдрома. Первая стадия адаптационного синдрома – *срочной (экстренной) адаптации* – заключается в мобилизации пред-

существующих в организме компенсаторных, защитных и приспособительных механизмов. Это проявляется триадой закономерных изменений:

- значительной активацией «исследовательской» поведенческой деятельности человека, направленной на получение максимума информации о чрезвычайном факторе и последствиях его действия;

- гиперфункцией многих доминирующих систем организма, особенно тех, которые непосредственно обеспечивают приспособление к данному фактору среды;

- мобилизацией органов и физиологических систем, которые реагируют на воздействие любого чрезвычайного для данного организма фактора. При этом наблюдается многократное возрастание катаболизма энергоёмких соединений, повышение проницаемости мембран клеток, ферментемия, интенсификация трансмембранных процессов, сопровождается отрицательным азотистым балансом, снижением массы тела и другими изменениями в организме. Совокупность описанных реакций обозначают как неспецифический – стрессорный компонент механизма адаптационного синдрома.

В основе развития срочной адаптации лежит несколько взаимосвязанных механизмов, запуск которых осуществляется в результате активации нервной и эндокринной систем. В результате в крови увеличивается содержание гормонов и нейромедиаторов, которые активируют функции органов и тканей. Существенную роль в развитии стадии срочной адаптации и гиперфункции органов играет увеличение содержания в тканях и клетках ионов Ca^{2+} , ряда цитокинов, пептидов, нуклеотидов и др. В результате их действия прямо или опосредо-

ванно активируются протеинкиназы и процессы, катализируемые этими веществами (липолиз, гликолиз, протеолиз, трансмембранный перенос ионов и молекул, секреция и др.). Особую роль в модификации клеточных мембран и ферментов играет закономерная на этой стадии интенсификация СПОЛ, активация фосфолипаз, липаз и протеаз. Это облегчает реализацию трансмембранных процессов (переноса субстратов и продуктов метаболизма, ионов, жидкости, кислорода, углекислого газа и др.), изменяет чувствительность и количество рецепторных структур [8; 10].

Итогом катаболических процессов является возрастание в крови и других биологических жидкостях уровня аминокислот, глюкозы, ВЖК, нуклеотидов. В результате значительного и длительного повышения функции органов, расхода субстратов обмена веществ и макроэргических нуклеотидов на фоне относительной недостаточности кровоснабжения тканей в них могут развиваться дистрофические изменения и даже некроз. Т.е., на стадии срочной адаптации возможно развитие болезней, болезненных состояний и патологических процессов и даже гибель организма. Биологический смысл реакций, имеющих место на стадии срочной адаптации, заключается в создании условий, необходимых для формирования устойчивой повышенной резистентности организма к действию экстремального фактора.

Вторая стадия адаптационного синдрома – повышенной устойчивой резистентности, или *долговременной адаптации организма* к действию чрезвычайного фактора – включает следующие процессы:

– формирование состояния специфической устойчивости организма к агенту, вызвавшему адаптацию, а также к другим

факторам. Этот феномен получил название перекрестной адаптации;

– увеличение мощности и надёжности функций органов и физиологических систем, обеспечивающих адаптацию к определённому фактору. В подобных доминирующих системах наблюдается возрастание числа и/или массы структурных элементов (гипертрофия и гиперплазия их), желёз внутренней секреции, эффекторных тканей и органов, что является следствием активации синтеза в них нуклеиновых кислот и белков. Комплекс таких изменений Ф.З. Меерсон обозначил как системный структурный след процесса адаптации;

– устранение признаков стрессорной реакции и достижение состояния эффективного приспособления организма к чрезвычайному фактору, вызвавшему процесс адаптации, в результате этого формируется надёжная, устойчивая адаптация организма к меняющимся социально-биологическим условиям среды;

– активация реакций, обеспечивающих преимущественное энергетическое и пластическое обеспечение клеток максимально гиперфункционирующих (доминирующих) систем на фоне лимитирования снабжения кислородом и субстратами метаболизма других систем организма. Это осуществляется за счёт реакций двух категорий:

а) перераспределения кровотока – увеличения его в тканях и органах доминирующих систем при снижении в других;

б) активации генетического аппарата длительно гиперфункционирующих клеток, синтеза нуклеиновых кислот и белков в них с последующей гипертрофией и гиперплазией их субклеточных структурных элементов при одновременном

торможении экспрессии генов в клетках недоминирующих систем и органов;

– при повторном развитии процесса адаптации возможна значительная гиперфункция и избыточная (патологическая) гипертрофия клеток доминирующих систем, что может привести к нарушению их пластического обеспечения, к угнетению синтеза нуклеиновых кислот и белка, расстройствам обновления структурных элементов клеток и даже к гибели клеток.

Третья стадия процесса адаптации – *истощения или изнашивания*. Эта стадия адаптационного синдрома может не наступить. В большинстве случаев процесс адаптации завершается формированием долговременной повышенной устойчивости организма к действующему на него чрезвычайному фактору. Переход в стадию истощения может привести к развитию заболеваний и даже гибели организма. Например, при адаптации к значительной физической нагрузке, гипоксии, холоду и другим экстремальным факторам в органах и тканях развиваются существенные структурные изменения, в частности, в головном мозге гипертрофируются нейроны различных нервных центров; увеличивается масса коркового и мозгового вещества надпочечников, ткани щитовидной и некоторых других желёз внутренней секреции; гипертрофируется миокард, отдельные группы скелетной мускулатуры и клетки органов и тканей, участвующих в реализации процесса специфической адаптации к данному фактору.

Следует указать, что многократное развитие адаптационного синдрома может привести к изнашиванию систем, обеспечивающих специфическую адаптацию к определённым факторам. Это наблюдается у пожилых лиц или после перенесён-

ных тяжёлых хронических болезней в результате снижения возможностей систем энергетического и пластического обеспечения процессов синтеза и разрушения структур, репарации нуклеиновых кислот и белков. Все вышесказанное может способствовать возникновению состояний, обозначаемых как *болезни* адаптации – *дизадаптации*.

Как указано выше, стресс является важным и необходимым компонентом адаптационного синдрома, но в большом числе случаев он может развиваться и как самостоятельная реакция. Стресс – генерализованная неспецифическая реакция организма, возникающая под действием различных чрезвычайных факторов, необычных по силе или длительности. Стресс характеризуется стадийными неспецифическими изменениями в организме: активацией защитных процессов и повышением его общей резистентности, а также развитием патологических процессов и реакций. Следует указать, что для стресса характерна активация неспецифических приспособительных и компенсаторных реакций организма, обуславливающих повышение его устойчивости к стрессорному фактору. Причины стресс-реакции совпадают с причинами, вызывающими адаптационный синдром. Для стресса характерны следующие особенности:

- стресс-реакция является обязательным звеном процесса срочной адаптации организма к воздействию любого чрезвычайного фактора;

- стресс предшествует развитию стадии устойчивой резистентности адаптационного синдрома и является важным фактором, вызывающим формирование этой стадии;

– при развитии повышенной резистентности организма к чрезвычайному фактору устраняется нарушение гомеостаза, а стресс-реакция прекращается;

– если повышенная резистентность организма не формируется, а сохраняются или даже нарастают отклонения параметров гомеостаза организма, то состояние стресса также сохраняется.

По аналогии с адаптационным синдромом в процессе развития стресс-реакции выделяют стадии тревоги, резистентности и истощения. Следует отметить, что стресс-реакция является компонентом адаптационного синдрома. Пусковыми факторами стадии тревоги являются: а) воздействие на организм чрезвычайного фактора, нарушающего гомеостаз (боль, холод, гипоксия, гипо- или гипербария и др.); б) отклонение от нормального диапазона различных параметров гомеостаза (рН, АД, ОЦК, температуры тела и др.).

В результате этого усиливается поток афферентных сигналов, изменяющих деятельность корковых и подкорковых нервных центров регуляции жизнедеятельности организма. При этом в нервных центрах экстренно формируется определённая программа эфферентных сигналов, реализация которой осуществляется с участием нервных и гуморальных механизмов регуляции. Следует указать, что на стадии тревоги стресс-реакции закономерно активируются симпатoadреналовая, гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая системы, а также деятельность щитовидной, поджелудочной и других желез внутренней секреции. В результате наблюдается быстрая мобилизация комплекса различных адаптивных механизмов: компенсаторных, защитных, восстановительных. Для организма это вы-

ражается в следующем: уход организма от действия повреждающего фактора или от экстремальных условий существования; формирование повышенной устойчивости к альтерирующему влиянию; наблюдается необходимый уровень функционирования организма даже в условиях продолжающегося воздействия чрезвычайного агента благодаря активирующему эффекту катехоламинов, глюко- и минералокортикоидов, глюкагона, тиреоидных и ряда гипофизарных гормонов. В результате мобилизуются и ресинтезируются энергоёмкие соединения, субстраты метаболизма, наблюдается активация пластических процессов, специфических и неспецифических механизмов защиты.

Снижение или устранение способности организма противостоять воздействию стрессорных факторов наблюдается при разрушении или удалении гипоталамуса, гипофиза или надпочечников, либо блокаде эффектов синтезируемых ими веществ. При значительно выраженной или длительной стадии тревоги стресс-реакции может наблюдаться ишемия отдельных органов и тканей, развитие в них дистрофических изменений, гипотрофии, эрозий, язв и некроза. Эти изменения являются характерными для органов желудочно-кишечного тракта, почек, сердца, лимфоидной ткани на фоне тяжёлого затяжного стресса. Благодаря генерализованной мобилизации адаптивных механизмов через некоторое время общая устойчивость организма к действию стресс-факторов начинает повышаться.

На второй стадии стресса формируется повышенная резистентность организма к стрессорным воздействиям, при этом нормализуются функционирование органов и их систем, интенсивность обмена веществ, уровни гормонов и субстратов метаболизма. Следует указать, что в основе указанных измене-

ний лежит гипертрофия и/или гиперплазия структурных элементов тканей и органов, обеспечивающих развитие повышенной резистентности организма: желёз внутренней секреции, сердца, печени, кроветворных органов. Если этиологический фактор стресса продолжает действовать, а интенсивность его сохраняется либо нарастает, то механизмы общей защиты, приспособления и компенсации становятся недостаточными, наступает следующая стадия стресс-реакции – истощение. Третья стадия стресса – истощения – характеризуется расстройством механизмов нервной и гуморальной регуляции, доминированием катаболических процессов в тканях и органах, нарушением их функционирования. В результате снижается общая резистентность и приспособляемость организма, нарушается его жизнедеятельность. К комплексу неспецифических патогенных изменений в различных органах и тканях организма относят: повышенные уровни катехоламинов, глюкокортикоидов, АДГ, СТГ, которые активируют фосфолипазы, липазы, генерацию активных форм кислорода и СПОЛ. Итогом этих процессов служит повреждение липидсодержащих компонентов клеточных мембран и связанных с ними ферментов; высокая концентрация указанных выше гормонов способствует чрезмерной мобилизации глюкозы, липидов и белковых соединений в различных тканях. В результате обеспечиваются субстратами метаболизма доминирующие органы и ткани, интенсивно функционирующие при стресс-реакции. Но на фоне длительной реакции мобилизации субстратов метаболизма может наблюдаться дефицит веществ, развитие дистрофических процессов и даже некроз клеток тканей и органов; в результате чрезмерно выраженной и длительной стресс-реакции наблюда-

ется феномен перераспределения кровотока, выражающийся усилением в органах, на которые выпадает основная нагрузка, обусловленная действием стрессорного фактора, и снижением в других органах. Длительный стресс сопровождается возникновением эрозий и язв в желудке и кишечнике, гипотрофией лимфоидных органов и тканей; результатом длительного стресса является снижение эффективности системы иммунобиологического надзора и облегчение экспрессии клеточных генов, приводящее к активации синтеза нуклеиновых кислот и белков. Необходимо указать, что сочетание этих двух феноменов может создать благоприятные условия для экспрессии онкогенов и развития опухолей. Характер стресс-реакции во многом зависит от сочетания индивидуальных свойств организма и характеристик стрессорного агента: его интенсивности, длительности и периодичности воздействия. По биологической значимости все разновидности стресс-реакций делят на адаптивные и патогенные [4; 5; 8].

Рассмотрим основные черты адаптивной стресс-реакции:

– если активация функций органов и их систем у организма в условиях действия стрессорного агента предотвращает выраженное отклонение параметров гомеостаза, а чрезвычайный фактор характеризуется умеренной силой и продолжительностью воздействия, то может сформироваться состояние повышенной резистентности организма. В этом случае стресс будет иметь адаптивное значение и способствует повышению приспособляемости организма к различным факторам (адаптивная стресс-реакция).

– повторное воздействие стрессорного агента умеренной силы через определённые промежутки времени, достаточные

для реализации восстановительных процессов, формирует устойчивую, длительно повышенную резистентность организма к этому и другим воздействиям;

– неспецифическое адаптирующее свойство повторного действия различных стрессорных факторов умеренной силы может быть использовано для искусственного повышения устойчивости организма к стрессорным факторам и предупреждения их повреждающего действия. С этой же целью проводят курсы так называемых неспецифических лечебно-профилактических процедур: пиротерапии, обливания прохладной и/или горячей водой, различные варианты душа, аутогемотерапии, физических нагрузок, периодических воздействий умеренной гипобарической гипоксии (в барокамерах), дыхания гипоксической газовой смесью и др.

При патогенной стресс-реакции длительное воздействие сильного стрессорного агента на организм приводит к нарушению гомеостаза и к значительным расстройствам жизнедеятельности вплоть до развития экстремального (коллапса, шока, комы) или даже терминального состояний. При воздействии чрезвычайного агента в организме наряду с активацией механизма развития стресса достаточно быстро начинают действовать факторы, ограничивающие его интенсивность и продолжительность. Совокупность этих факторов обозначают как стресс-лимитирующие факторы или антистрессорные механизмы организма. При участии комплекса взаимосвязанных факторов, включающих центральные механизмы регуляции и периферические исполнительные органы, реализуется ограничение стресс-реакции и её патогенных эффектов в организме.

– **В головном мозге** антистрессорные механизмы реализуются при участии ГАМКергических, дофаминергических, опиоидергических, серотонинергических и других нейронов. Продуцируемые этими нейронами вещества тормозят активацию симпатoadреналовой и гипофизарно-надпочечниковой систем, препятствуют реализации повреждающего действия избытка катехоламинов, глюко- и минералокортикоидов.

– **В периферических органах и тканях** стресс-лимитирующий эффект оказывают простагландины, аденозин, ацетилхолин, факторы антиоксидантной защиты тканей и органов, способствующие предотвращению или существенному снижению стрессорной интенсификации свободнорадикальных процессов, высвобождению и активации гидролаз лизосом, предупреждению стресс-зависимой ишемии органов, язвенных поражений желудочно-кишечного тракта, дистрофических изменений в тканях. Простагландины существенно модулируют эффекты катехоламинов – одного из главных факторов развития стресс-реакции, их функции:

– торможение Ca^{2+} -зависимого механизма высвобождения норадреналина из нервных окончаний, в результате количество норадреналина в синапсе уменьшается, что ограничивает патогенное действие его избытка на клетки;

– торможение образования в клетке цАМФ, а также ускорение разрушения этого вторичного посредника в связи с активацией фосфодиэстераз;

– прямое сосудорасширяющее действие;

– гипотензивный эффект;

– натрийуретическое влияние;

– антитромботическое действие.

Рассмотрим эффекты *аденозина*, являющегося важным фактором системы энергетического обеспечения клеток и регулятором ряда ключевых метаболических путей в ней, оказывающего на уровне органов антистрессорное действие:

- в сердце аденозин препятствует развитию стрессорной вазоконстрикции, вызываемой катехоламинами, АДГ, ангиотензином, тромбоксаном A_2 ;

- под влиянием аденозина ограничивается кардиотоксический эффект избытка катехоламинов благодаря торможению избыточного транспорта Ca^{2+} в кардиомиоциты. Повышенная концентрация Ca^{2+} в саркоплазме кардиомиоцитов вызывает разобщение окисления и фосфорилирования в митохондриях, генерацию свободных радикалов, активацию фосфолипаз, контрактуру миофибрилл, гипергидратацию клеток и другие эффекты.

Ацетилхолин, синтез и высвобождение которого при развитии стресс-реакции увеличено, оказывает по конечным результатам во многом сходный с аденозином эффект.

Факторы антиоксидантной защиты в тканях являются важным звеном антистрессорной защиты клеток. Доказано, что стресс-реакция, вызванная любым чрезвычайным фактором, сопровождается значительной активацией генерации активных форм кислорода и реакций липопероксидации.

Фармакологическая коррекция стресс-реакции базируется на принципах оптимизации функций систем, инициирующих её под действием чрезвычайного фактора, а также на предупреждении, уменьшении или устранении изменений в тканях и органах в условиях стресс-реакции. У различных индивидов исходный уровень активности стресс-инициирующих систем (симпатико-

адреналовой, гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой) и характер реагирования на разные стрессорные агенты различны. В связи с этим возможно развитие неадекватных реакций, выраженность которых зависит от эмоционального восприятия ситуации. Для предупреждения неадекватных стрессорных реакций применяют различные классы транквилизаторов, способствующих устранению состояния психастении, раздражительности, напряжённости, страха. С целью нормализации состояния симпатикоадреналовой и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой систем используют препараты, блокирующие их эффекты (адренолитики, адреноблокаторы, «антагонисты» кортикостероидов), а также потенцирующие их (катехоламины, глюко- и минералокортикоиды) Коррекция процессов, развивающихся в тканях и органах при стресс-реакции, достигается двумя путями:

- активацией центральных и периферических антистрессорных механизмов (применением препаратов ГАМК, антиоксидантов, простагландина, аденозина или стимуляцией их образования в тканях);

- блокированием механизмов повреждения клеток и неклеточных структур (нарушений энергообеспечения, альтерации мембран и ферментов, дисбаланса ионов и воды, изменений генетической программы клеток и механизмов её реализации, расстройств местных механизмов регуляции) [5-7].

1.3 АДАПТАЦИЯ КЛЕТОК ПРИ ИХ ПОВРЕЖДЕНИИ

Приспособление (адаптация) – комплекс саморегулирующихся процессов, возникающих в каждом организме и позволяющих ему выжить в изменяющихся условиях существования. Более узким понятием является *компенсация*, которая характеризует реакции конкретного человека, например, в условиях болезни. *Компенсация* – частное проявление приспособления, направленное на коррекцию структуры и функции данного организма при болезни. Отделить понятие «приспособление» от понятия «компенсация» довольно трудно, поэтому обычно говорят о компенсаторно-приспособительных реакциях, составляющих важное звено в развитии любого заболевания.

Компенсаторные реакции отличаются следующими особенностями: возникают в ответ на сигнализацию дефекта функций, структур, обменных процессов; направлены на восстановление гармоничных координированных соотношений в деятельности органов и систем в интересах всего организма; являются разновидностью приспособительных реакций, направленных на сохранение гомеостаза (постоянства внутренней среды организма); появление компенсаторных реакций провоцируется каким-либо повреждением

Комплекс реакций обеспечивает адаптацию клеток к изменившимся условиям жизнедеятельности при повреждении. К числу основных адаптивных механизмов относят следующие реакции: компенсация; восстановление; замещение утраченных или повреждённых структур и нарушенных функций; защита клеток от действия патогенных агентов; регуляторное сниже-

ние функциональной активности клеток. Комплекс адаптивных реакций условно делят на две группы: внутриклеточные и межклеточные, рассмотрим их более подробно.

*Внутриклеточные адаптивные механизмы
при повреждении*

К числу внутриклеточных адаптивных механизмов при повреждении клеток можно отнести следующие.

*1. Компенсация нарушений энергетического
обеспечения клеток:*

- интенсификация ресинтеза АТФ в процессе гликолиза, тканевого дыхания в неповреждённых митохондриях;
- активация механизмов транспорта энергии АТФ;
- активация механизмов утилизации энергии АТФ.

1. Защита мембран и ферментов клеток:

- повышение активности факторов системы антиоксидантной защиты;
- активация буферных систем;
- повышение активности ферментов детоксикации микросом;
- активация механизмов репарации компонентов мембран и ферментов.

*2. Уменьшение степени или устранение дисбаланса ионов
и жидкости в клетках:*

- снижение степени нарушения энергообеспечения;
- снижение степени повреждения мембран и ферментов;

- активация буферных систем

3. Устранение нарушений генетической программы клеток:

- устранение разрывов в нитях ДНК;
- ликвидация (блокада) изменённых участков ДНК;
- синтез нормального фрагмента ДНК вместо повреждённого или утраченного.

4. Компенсация расстройств механизмов регуляции внутриклеточных процессов:

- изменение числа «функционирующих» рецепторов клетки;
- изменение сродства рецепторов клетки к регулирующим факторам;
- изменение активности аденилат- или гуанилатциклязной систем, а также других посреднических систем;
- изменение активности или содержания внутриклеточных регуляторов метаболизма (ферментов, катионов и др.)

Кроме того, к числу внутриклеточных адаптивных механизмов при повреждении клеток можно отнести снижение функциональной активности клеток, регенерацию, гипертрофию, гиперплазию. Компенсация нарушений энергетического обеспечения клеток заключается в следующем. При повреждении, как известно, в большей или меньшей степени страдают митохондрии и снижается ресинтез АТФ в процессе тканевого дыхания. В результате активируется гликолитическая система, либо повышается активность ферментов окислительного фосфорилирования. Определённый вклад в компенсацию энерго-

обеспечения вносит активация ферментов транспорта и утилизации энергии АТФ (адениннуклеотидтрансферазы, креатинфосфокиназы, АТФазы), а также ограничение функциональной активации клетки. Речь о защите мембран и ферментов клеток актуальна в случае активации процессов свободнорадикального и перекисного окисления, интенсивность которых ограничивается ферментами антиоксидантной защиты: СОД (супероксиддисмутаза), каталазы, глутатионпероксидазы и др.

Другим механизмом защиты мембран и ферментов от повреждения, например, ферментов лизосом, является активация буферных систем клетки. В результате уменьшается степень внутриклеточного ацидоза и снижается гидролитическая активность лизосомальных ферментов. Кроме того, важную роль в защите мембран и ферментов клеток от повреждения играют ферменты микросом (прежде всего эндоплазматической сети), которые обеспечивают физико-химическую трансформацию патогенных агентов путём их окисления, восстановления и т.д. Уменьшение степени или устранение дисбаланса ионов и жидкости в клетках может быть достигнуто путём активации механизмов энергетического обеспечения ионных «насосов», а также защиты мембран и ферментов, принимающих участие в транспорте ионов. В снижении степени ионного дисбаланса играет роль изменение интенсивности характера метаболизма, а также действие внутриклеточных буферных систем.

Устранение нарушений генетической программы клеток, т.е. изменений структуры ДНК, может происходить с участием ферментов репаративного синтеза ДНК, которые обеспечивают обнаружение и удаление изменённого участка ДНК (эндонуклеазы, рестриктазы), синтез нормального фрагмента нуклеиновой кислоты вместо удалённого с помощью ДНК-

полимераз и встраивание вновь синтезированного фрагмента на место удалённого (с участием лигаз). Среди ферментов, устраняющих «мелкомасштабные» биохимические изменения в геноме клеток можно отметить: деметилазы, удаляющие метильные группы; лигазы, устраняющие разрывы в цепях ДНК, возникающие под действием ионизирующей радиации или свободных радикалов и др.

Компенсация расстройств механизмов регуляции внутриклеточных процессов осуществляется с помощью нескольких реакций, отмеченных выше, среди которых – изменение числа рецепторов гормонов, нейромедиаторов на поверхности клетки и её органелл, а также сродства рецепторов к этим веществам. Количество рецепторов может меняться благодаря тому, что их молекулы способны погружаться в мембрану или цитоплазму клетки и подниматься на её поверхность. Число и чувствительность рецепторов, воспринимающих регулирующие стимулы, во многом определяют характер и выраженность ответа клетки на них. Избыток, недостаток или существенные колебания активности гормонов, нейромедиаторов могут быть отрегулированы на уровне вторичных посредников реализации нервного стимула: циклических нуклеотидов и фосфоинозитольной системы. Нарушение реализации регулирующих влияний на клетку может компенсироваться в определённой степени на уровне внутриклеточных метаболических процессов, многие из которых протекают на основе регуляции интенсивности обмена веществ количеством продукта ферментативной реакции по принципу положительной или отрицательной обратной связи.

Управляемое, регулируемое снижение функциональной активности клеток имеет важное значение среди адаптивных

механизмов повреждённых клеток. Это обуславливает уменьшение расхода энергии АТФ, субстратов метаболизма и кислорода, что снижает степень и масштаб повреждения клеток, а также обеспечивает более полное восстановление структуры и функции после прекращения влияния патогенного фактора. Среди главных механизмов, способствующих временному понижению функции клеток, можно отметить: уменьшение эффекторной импульсации от нервных центров, снижение числа и чувствительности рецепторов на поверхности клетки, внутриклеточное регуляторное подавление метаболических реакций, репрессию активности отдельных генов. Существует не только метаболический уровень адаптации клеток в условиях повреждения, но и функциональный. Если повреждение клеток довольно длительное и значительное, то наблюдаются существенные структурные перестройки в клетках, имеющие адаптивное значение. Они достигаются за счёт процессов регенерации, гипертрофии, гиперплазии, рассмотрим их более подробно.

Регенерация (от лат. regeneration – возрождение, восстановление) – возмещение клеток или отдельных структурных элементов взамен погибших, повреждённых или закончивших свой жизненный цикл. В результате регенерации функции клеток восстанавливаются. *Клеточная* форма регенерации характеризуется размножением клеток путём митоза или амитоза. *Внутриклеточная* регенерация проявляется восстановлением органелл вместо повреждённых или погибших. *Физиологической* регенерации подвергаются все материальные структуры организма: клетки кожи, слизистых оболочек, различных желёз, обновляются клетки крови и т.д. В условиях патологии, при болезнях и повреждениях органов и тканей возникает *ре-*

паративная (восстановительная) регенерация, механизмы её развития те же, что у физиологической.

Гипертрофия (от греч. hyper – чрезмерно, увеличение и греч. trophe – питание) – увеличение органа или его части вследствие увеличения объёма и массы структурных элементов, в частности, клеток. Гипертрофия неповреждённых органов клетки компенсирует нарушение или недостаточность функции её повреждённых элементов. Например, гипертрофия митохондрий клеток тканей, испытывающих повторное действие умеренной гипоксии, может обеспечить адекватное энергоснабжение внутриклеточных процессов в условиях более значительной гипоксии, а также уменьшить или даже предотвратить повреждение.

При *истинной* гипертрофии происходит увеличение массы специализированной ткани, обеспечивающей функцию органа. Например, у спортсменов и людей, занимающихся тяжёлым физическим трудом, сердце, скелетная мускулатура, лёгкие гиперфункционируют, при этом увеличивается их объём при сохранении конфигурации. Физиологическая гипертрофия является обратимой, т.е. при снижении нагрузки на орган уменьшается его объём и нормализуется функция. При *ложной* гипертрофии объём органа увеличивается за счёт разрастания интерстициальной, чаще жировой, ткани, при этом функция органа не компенсируется.

В условиях патологии имеет место *компенсаторная рабочая* гипертрофия. Например, при гипертонической болезни в связи со спазмом мелких артерий повышается артериальное давление и сердце вынуждено работать со значительно большей нагрузкой. В результате в сердечной мышце усиливается

метаболизм, в кардиомиоцитах увеличивается количество миофибрилл, митохондрий, ядрышек и других структур. За счёт гиперплазии этих структур увеличивается объём кардиомиоцитов, т.е. развивается их гипертрофия. Масса сердца может возрасти до 600-800 г, при этом утолщаются стенки желудочков, межжелудочковая перегородка, трабекулы и сосочковые мышцы. Одновременно с гипертрофией мышечной ткани происходит увеличение массы стромы сердца за счёт гиперплазии волокнистых структур, увеличения количества сосудов, гипертрофии внутрисердечного нервного аппарата. Если не ликвидирована причина компенсаторной гипертрофии, то через несколько лет компенсация может смениться декомпенсацией, т.е. гибелью органа.

Викарная (заместительная) гипертрофия развивается в случае хирургического удаления или гибели одного из парных органов (почка, надпочечник, лёгкое и др.), когда функция утраченного органа компенсируется сохранившимся. В таком органе, как правило, развивается гипертрофия паренхимы за счёт гиперплазии или гипертрофии клеток. *Регенерационная* гипертрофия возникает при гибели части ткани органа и обеспечивает его функцию.

Гиперплазия (от греч. hyper – чрезмерно, увеличение и греч. plasis – образование, формирование) – увеличение числа структурных элементов, в частности, органелл в клетке, количества клеток, внутриклеточных структур и элементов интерстициальной ткани.

Организацией называют процесс замещения соединительной тканью участков некроза, дефектов тканей, тромба и воспалительного экссудата [4; 8; 10].

Межклеточные (системные) механизмы адаптации клеток при их повреждении

Клетки взаимодействуют друг с другом путём обмена метаболитами, физиологически активными веществами, ионами. Кроме того, процесс взаимодействия клеток обеспечивается функционированием систем лимфо- и кровообращения, иммунобиологического надзора, эндокринными и нервными влияниями. Например, в условиях уменьшения содержания кислорода в крови рефлекторно через раздражение хеморецепторов стимулируются нейроны дыхательного центра, в итоге увеличивается объём альвеолярной вентиляции, ликвидируя недостаток кислорода в крови и тканях. Повреждение клеток в условиях гипогликемии может быть уменьшено в результате увеличения выработки гормонов, способствующих повышению в крови уровня глюкозы и транспорта её в клетки: адреналина, глюкокортикоидов, соматотропного гормона и др. Примером адаптивной реакции циркуляторного типа является увеличение притока крови по коллатеральным (обходным) сосудам при закрытии просвета магистральной артерии какого-либо органа или ткани. Следует указать, что характерной чертой межклеточных механизмов адаптации является то, что они реализуются в основном при участии клеток, которые не подвергались непосредственному воздействию патогенного фактора. Например, при инфаркте миокарда наблюдается гипертрофия кардиомиоцитов за пределами зоны некроза.

Реакции межклеточной адаптации при повреждении клеток по уровню и масштабу делят на: *органно-тканевые* (например, активация функции повреждённых клеток печени или почки при повреждении клеток части органа, что снижает

нагрузку на клетки, испытавшие патогенное воздействие, способствует уменьшению степени их альтерации и реализации репаративных процессов); *внутрисистемные* (сужение артериол при снижении работы сердца, что обеспечивает поддержание высокого уровня перфузионного давления в тканях и уменьшает степень повреждения их клеток); *межсистемные* (вовлечение в адаптивные реакции нескольких физиологических систем, например, при общей гипоксии; это активирует сердечно-сосудистую, дыхательную системы, повышает уровень тканевого метаболизма, снижая недостаток кислорода и субстратов метаболизма в тканях, уменьшая степень повреждения клеток). Активация внутриклеточных и межклеточных механизмов адаптации при повреждении направлена на предотвращение гибели клеток, обеспечение выполнения ими функций и способствует ликвидации последствий действия патогенного фактора, в этом случае речь идёт об *обратимых* изменениях. Если сила патогенного агента велика и (или) защитно-приспособительные механизмы недостаточны, то развивается *необратимое* повреждение клеток, приводящее к их гибели.

Механизмы компенсаторно-приспособительных реакций

Различают два типа реакций компенсации: срочные и долговременные. Для *срочных* реакций характерны: быстрое включение после повреждения; непродолжительное действие; развитие за счёт предсуществующих, т.е. уже готовых механизмов; Например, при острой массивной кровопотере к срочным реакциям компенсации относятся спазм периферических сосудов, тахикардия, одышка, выход крови из депо, выход тканевой жидкости в сосудистое русло.

Для *долговременных* реакций компенсации характерно: развитие спустя недели или месяцы после начала болезни; дли-

тельная продолжительность; отсутствие готовых предсуществующих механизмов. Например, при кровопотере долговременной реакцией компенсации является стимуляция эритропоэза; при пороках сердца – гипертрофия соответствующих отделов миокарда.

Среди механизмов компенсаторно-приспособительных реакций наиболее важными являются саморегуляция жизненно важных показателей гомеостаза, сигнальность отклонения и дублирование физиологических процессов, рассмотрим их более подробно. Отклонение любого показателя жизнедеятельности от нормы является стимулом возвращения к норме. Саморегуляция проявляется на всех уровнях – от молекулярного до организменного. Например, саморегуляция клеточного метаболизма проявляется в снижении активности фермента, катализирующего какую-либо биохимическую реакцию, конечным продуктом этой реакции. Примером саморегуляции на системном уровне является поддержание уровня глюкозы в крови.

Сущность механизма сигнальности отклонения состоит в том, что при изменении каких-либо показателей внутренней среды (рН, уровень глюкозы, объём крови, осмотическое давление и др.) специализированные рецепторы сосудов и тканей воспринимают данное отклонение, прежде чем оно достигнет опасной для жизни степени. Например, снижение парциального давления кислорода в артериальной крови даже на незначительную величину, немедленно стимулирует хеморецепторы синокаротидной зоны, сигнал поступает в ЦНС, что приводит к повышению эффективности легочного кровообращения.

Сущность механизма дублирования физиологических процессов состоит в том, что в поддержании какого-либо жиз-

ненно важного показателя внутренней среды организма принимает участие не один орган или система, а их совокупность. Если функция одного из них оказывается недостаточной, активируется деятельность других органов и систем.

Стадии развития

компенсаторно-приспособительных реакций

В динамике развития компенсаторно-приспособительных реакций условно выделены три стадии: 1) становления («аварийная»); 2) закрепления (относительно устойчивой компенсации); 3) декомпенсации (истощения).

Стадия становления проявляется в том, что в повреждённом органе в ответ на новые условия существования возникает интенсивное функционирование (гиперфункция) всех его структур: клеток, внутриклеточных органелл, межклеточного вещества, микроциркуляторного русла. Но при усилении функции органа возрастает и распад его структур. Чтобы восполнить этот распад и одновременно обеспечить достаточную функцию, должны быть мобилизованы все резервы органа, особенно энергетические. При дефиците резервов функция не обеспечивается, а орган погибает.

Стадия закрепления характеризуется перестройкой всех структур повреждённого органа, что позволяет ему приспособиться к новым условиям существования. В органе увеличиваются количество и объём клеток и внутриклеточных структур, выполняющих специфическую функцию, а также элементов его стромы, появляются новые сосудистые коллатерали, т.е. орган гипертрофируется.

Стадия декомпенсации развивается в том случае, если не ликвидирована причина, вызвавшая компенсаторно-приспо-

собоительную реакцию. Резервные возможности организма постепенно истощаются, нарастают нарушения обмена веществ, развивается дистрофия и орган теряет способность полноценно функционировать.

1.4 ОСНОВЫ ТЕОРИИ АДАПТАЦИИ (ПО Ф.З. МЕЕРСОНУ)

Адаптационные реакции организма на срочном и долго-временном этапах своего формирования протекают при участии нейрогормональных механизмов целого организма. Это участие проявляется в виде стресс-реакции. Стресс-реакция, открытая Гансом Селье, была обозначена им как общий «адаптационный синдром» (Селье Г., 1960). Главное содержание общего адаптационного синдрома составляет значительное возбуждение высших вегетативных центров и как следствие адренергической и гипофизарно-адреналовой систем. В результате реализуется эффект высоких концентраций катехоламинов и глюкокортикоидов. Оба эти фактора обладают в организме широким диапазоном действия, главная черта которого состоит в мобилизации энергетических и структурных ресурсов организма.

Катехоламины (адреналин и норадреналин) – увеличивают минутный объем сердца, суживают артериолы кожи, угнетают сокращения желудка и тонкого кишечника, вызывают мобилизацию гликогенного резерва печени и гипергликемию, липолиз и увеличение содержания жирных кислот в крови и соответственно увеличивают приток кислорода и субстра-

тов окисления к тканям. Выделение адреналина надпочечниками стимулируется снижением содержания глюкозы в крови. Катехоламины вызывают экстренную перестройку функций, направленную на повышение работоспособности организма в чрезвычайных условиях

Глюкокортикоиды (гидрокортизон, кортикостерон, кортизон) оказывают влияние на углеводный, белковый и жировой обмен. Их называют противовоспалительными гормонами, т.к. они угнетают образование антител и препятствуют развитию воспалительных процессов. Действуя на генетическом уровне глюкокортикоиды активируют глюконеогенез и трансаминирование, и тем самым детерминируют преобразование аминокислот в глюкозу - структурного резерва организма в энергетический (Меерсон Ф.З., 1963). В целом вызванный любым фактором среды стресс внешне выглядит как генерализованная реакция мобилизации, охватывающая весь организм. Поэтому стресс-реакция является неспецифической системой мобилизации и адаптации к любому стрессору. Стресс влияет в первую очередь на кору головного мозга, а мозг подготавливает весь организм к ответной реакции, через гипоталамус, активизируя деятельность двух основных путей стрессовой реактивности: эндокринную систему и автономную (периферическую) нервную систему.

При активизации эндокринной системы, в передней части гипоталамуса вырабатывается кортикотропный рилизинг-гормон (КРГ), который действует на гипофиз таким образом, что там начинает вырабатываться адренотропный гормон (АКТГ). АКТГ в свою очередь активирует кору надпочечников, где вырабатываются кортикоидные гормоны. При акти-

визации автономной нервной системы, сигнал посылается из задней части гипоталамуса по нервным путям к мозговому веществу надпочечников, высвобождаются катехоламины - адреналин и норадреналин. Адреналин и норадреналин воздействуют на те органы, которые участвуют в процессе приспособления к стрессору (Селье Г., 1960; Меерсон Ф.З., 1986; Гринберг Дж., 2002). Активизированные органы, с течением времени (при частом или длительном действии стрессора) образуют системный структурный след – основу долговременной адаптации к стрессору. Неспецифический стресс-синдром и системный структурный след, составляющий основу специфической адаптации неразрывно связаны между собой, т.е. координированы в рамках единой приспособительной реакции организма. Это представление о механизме фенотипической адаптации суммировано схемой на рисунке 3.

На схеме показано, что нарушение гомеостаза, вызванное фактором внешней среды, или сигнал о том, что такие нарушения возможны в будущем, через высшие регуляторные механизмы активизирует системы, ответственные за адаптацию. В результате возникают два явления:

- **во-первых**, мобилизация функциональной системы, специфически ответственной за адаптацию к данному фактору;
- **во-вторых**, неспецифический стресс-синдром. В дальнейшем система специфической адаптации осуществляет увеличенную функцию и доминирует в жизнедеятельности организма.



Рисунок 3 – Механизм фенотипической адаптации

– **Связь между функцией и генетическим аппаратом** клетки ($F \leftrightarrow G$) – ключевой момент всех адаптационных перестроек длительного характера. (Меерсон Ф.З., 1963). На основе связи между функцией и генетическим аппаратом и при потенцирующем влиянии стресс – синдрома в клетках доминирующей системы формируется структурный след, который существенно повышает ее мощность. Развивается надежная и долговременная адаптация, которая устраняет первоначальные нарушения гомеостаза, делает излишним стресс-синдром, вызывающий нежелательные последствия.

Основой увеличения функциональных возможностей системы, ответственной за адаптацию, является изменение соотношения клеточных структур, а именно: ответственных за управление, ионный транспорт, энергообеспечение [5-7].

Системный структурный след – основа долговременной адаптации. Увеличение функции органов и систем закономерно влечет за собой активацию синтеза нуклеиновых кислот и белков в клетках, образующих эти органы и системы. Поскольку в ответ на требования среды возрастает функция систем, ответственных за адаптацию, то именно там, прежде всего, развивается активация синтеза нуклеиновых кислот и белков (Меерсон Ф.З., Пшенникова М.Г., 1986). Активация приводит к формированию структурных изменений, которые принципиально увеличивают мощность систем, ответственных за адаптацию. Это и составляет основу перехода от срочной адаптации к долговременной – решающий фактор формирования структурного базиса долговременной адаптации. Таким образом, алгоритм реализации механизма формирования долговременной адаптации состоит в том, что увеличение физиологиче-

ской функции клеток систем, ответственных за адаптацию, вызывает в качестве первого сдвига увеличение скорости транскрипции РНК на структурных генах ДНК в ядрах этих клеток. Увеличение количества информационной РНК приводит к увеличению количества программированных этой РНК рибосом и полисом, в которых интенсивно протекает процесс синтеза клеточных белков. В результате масса структур возрастает и происходит увеличение функциональных возможностей клетки – сдвиг, составляющий основу долговременной адаптации (Меерсон Ф.З., 1986) [5-7].

На этапе срочной адаптации - при гиперфункции системы, специфически ответственной за адаптацию – реализация взаимосвязи между функцией и генетическим аппаратом ($\Gamma \leftrightarrow \Phi$) закономерно обеспечивает избирательное увеличение активации синтеза нуклеиновых кислот и белков во всех клетках и органах ответственных за адаптацию (Меерсон Ф.З., 1963). В процессе адаптационной реакции эти органы образуют единую функциональную систему, а развивающиеся в них структурные изменения представляют собой системный структурный след, который составляет основу адаптации. Применительно к разбираемому механизму адаптации к физическим нагрузкам этот системный структурный след на уровне нервной регуляции проявляется в гипертрофии нейронов моторных центров (Брумберг В.А., 1969; Виру А.А., 1981, 1993); на уровне эндокринной регуляции - в гипертрофии коркового и мозгового вещества надпочечников (Bernet F., Denimal J., 1974; Severson J.A. et al., 1978); на уровне исполнительных органов - в гипертрофии скелетных мышц и увеличении в них количества митохондрий в 1,5-2 раза (Hollloszy, 1967; Gollnick, King, 1969). В сочетании с увеличением

мощности систем кровообращения и внешнего дыхания увеличение количества митохондрий обеспечивает увеличение аэробной мощности организма (рост его способности утилизировать кислород и осуществлять аэробный ресинтез АТФ), необходимой для интенсивного функционирования аппарата движения. В результате увеличения количества митохондрий рост аэробной мощности организма сочетается с возрастанием способности мышц утилизировать пируват, в повышенных количествах образующийся при нагрузках вследствие активации гликолиза (Яковлев Н.Н., 1974). Это предупреждает повышение концентрации лактата в крови адаптированных людей. Повышение концентрации лактата, как известно, фактор, лимитирующий физическую работу (Коц Я.М., 1982), вместе с тем лактат является ингибитором липаз, и соответственно лакцидемия тормозит использование жиров [5-7].

Экономичность и оптимизация – главные черты адаптации. Генетическая программа организма предусматривает не заранее сформировавшуюся адаптацию, а возможность ее реализации под влиянием среды (Меерсон Ф.З., 1973; Стригин В.М., 1978). Это обеспечивает реализацию только тех адаптационных реакций, которые жизненно необходимы, и тем самым экономное, направляемое средой расходование энергетических и структурных ресурсов организма, а также ориентированное определенным образом формирование всего фенотипа, направленного на совершенное приспособление к повреждающим факторам среды. Следовательно, можно утверждать, что главными чертами адаптированной системы следует считать экономичность и оптимизацию её функционирования. Если рассмотреть экономичность и оптимизацию применительно к адаптации в ответ на физические нагрузки, то можно дать такие определения:

Экономичность – это меньшая мобилизация физиологических функций в покое и при одинаковой работе у адаптированного (тренированного) по сравнению с неадаптированным (нетренированным) организмом. В результате упрочения системы условно-рефлекторных временных связей, составляющих основу формирующегося навыка, лишние движения и ошибки исчезают, вегетативный компонент реакции значительно уменьшается и, таким образом, искомый результат оказывается достигнутым при максимальной экономии ресурсов организма. То есть при успешной адаптации к самым различным факторам среды высокая экономичность функционирования является характерной чертой систем, ответственных за адаптацию. Эта важная черта одинаково выявляется:

- на уровне клеток и органов, где экономичность детерминирована соотношением клеточных структур;
- на уровне системы в целом, где экономичность функционирования определяется соотношением органов;
- на уровне нейрогормональной регуляции, где экономичность оказывается следствием повышения реактивности адаптированных органов к медиаторам и гормонам.

Изложенные данные приводят, на наш взгляд, к важному заключению. Долговременная совершенная адаптация характеризуется, с одной стороны, увеличением мощности механизмов саморегуляции отдельных систем организма, а с другой – повышением реактивности этих систем к управляющим сигналам – медиаторам и гормонам. В результате этого уравновешивание адаптированного организма с внешней средой достигается при меньшей степени включения высших уровней регуляторной «иерархии» – при более экономном функционировании

нейроэндокринной регуляции систем, ответственных за адаптацию. Повышается эффективность функционирования именно адаптированной, ответственной за адаптацию системы, а не организма в целом. Таким образом, адаптивное изменение соотношения структур и увеличение эффективности функционирования, экономное расходование структурных ресурсов организма характеризует именно систему, ответственную за адаптацию, в которой реализовался системный структурный след (Меерсон Ф.З., 1973) [5-7].

Оптимизация - способность достигать намного больших изменений физиологических функций адаптированным организмом по сравнению с неадаптированным. С позиции оптимизации функционирования адаптированной системы существенное значение приобретает рассмотренное выше представление о взаимосвязи функции и генетического аппарата дифференцированных клеток организма. В соответствии с этим представлением увеличение функции доминирующей системы закономерно влечет за собой активацию синтеза нуклеиновых кислот и белков в клетках, образующих данную систему. Это приводит в свою очередь к увеличению возможности функционирования адаптированной системы по сравнению с неадаптированной. То есть при успешной адаптации к самым различным факторам среды высокая оптимизация функционирования является характерной чертой систем, ответственных за адаптацию. Эта черта одинаково проявляется:

– на уровне клеток и органов, где оптимизация обусловлена соотношением клеточных структур, т.е. адаптированные клетки и органы имеют более развитую и сильную структуру;

– на уровне системы в целом, где оптимизация функционирования определяется увеличенным соотношением органов, приспособленных выполнять новые требования среды;

– на уровне нейрогормональной регуляции, где оптимизация оказывается следствием повышения реактивности адаптированных органов к медиаторам и гормонам, т.е. способности органов, к более сильной и длительной ответной реакции при адаптации возрастают (Меерсон Ф.З., 1973).

Предлагаемая концепция механизма фенотипической адаптации позволяет предварительно наметить основные стадии этого процесса (Меерсон Ф.З., 1973). **Первая стадия срочной адаптации** характеризуется мобилизацией ранее существовавших адаптационных механизмов — гиперфункцией, или началом формирования функциональной системы, ответственной за адаптацию. Эта структурно не обеспеченная гиперфункция, несмотря на свое недостаточное совершенство, дает организму возможность «продержаться» до развития долговременной адаптации. В сфере поведения - это стадия расточительных и лишь иногда удачных ориентировочных реакций; в сфере приспособления к физической нагрузке - это стадия работы на пределе с максимальным минутным объемом кровообращения и дыхания, лакцидемии, близкой к критическому уровню, и т. д.

В основе этой начальной стадии лежит триада:

– гиперфункция системы, специфически ответственной за приспособление к данному фактору;

– неспецифический стресс-синдром (активизация гипоталамо-гипофизарной адренкортикотропной адренергической системы);

– нарушения функций, обусловленные сдвигами гомеостаза.

Вторая переходная стадия от срочной адаптации к долговременной характеризуется активацией синтеза нуклеиновых кислот и белков в клетках системы, специфически ответственной за адаптацию, увеличением мощности этой доминирующей системы, постепенным уменьшением стресс - синдрома. Переходная стадия может затягиваться, когда действующий на организм фактор чрезмерно силен или когда ситуация возникшая в окружающей среде, слишком сложна, а потому требуемая приспособительная реакция оказывается неосуществимой. В подобных ситуациях эффективная функциональная система не реализуется, системный структурный след в ней не формируется. В результате первоначальные нарушения гомеостаза сохраняются, а стимулируемый ими стресс-синдром достигает большой интенсивности и длительности (так называемый дистресс). Именно в этой ситуации данный синдром превращается из инструмента адаптации в инструмент повреждения и возникают многочисленные стрессорные заболевания (язва желудка, гипертония, атеросклероз, нарушения работы сердца, иммунодефицитные состояния, злокачественные опухоли и т.д.) [5-7].

Третья стадия сформировавшейся долговременной адаптации характеризуется наличием системного структурного следа, отсутствием стресс - синдрома и совершенным приспособлением к определенному фактору или ситуации. При чрезмерно длительной и направленной адаптации такого рода (например, при натаскивании на «рекорд» в спорте) доминирование определенной системы в соответствии с основным прин-

ципом доминанты может привести к одностороннему развитию организма. Может произойти «разоружение» определенных структур организма и стать предпосылкой болезней одностороннего развития.

Четвертая стадия изнашивания и функциональной недостаточности не является обязательной, развивается лишь при чрезмерно напряженной адаптации и характеризуется тем, что большая нагрузка на системы, доминирующие в адаптации, приводит к чрезмерной гипертрофии их клеток и как следствие к нарушениям их структуры и функции. Система, длительно доминирующая в напряженной долговременной адаптационной реакции организма, может подвергаться прямому изнашиванию, т.е. вследствие истощения способности генетического аппарата клеток генерировать новые порции РНК и соответственно белка, образующего новые клеточные структуры – происходит явление локального старения перегруженных систем. Вероятность этого велика, когда в процессе адаптации ярко выражены три ситуации:

- аккордный характер нагрузки;
- многократная утрата и восстановление адаптации;
- чрезмерное доминирование и одностороннее развитие.

Биохимическая адаптация организма к действию неспецифических факторов стресс - реакции, позволяет повысить устойчивость человека ко многим неблагоприятным условиям жизнедеятельности, предупредить возникновение и развитие многих болезней (Меерсон Ф.З., 1985; Казначеев В.П., 1980; Пшенникова М.Г., 1985; Платонов В.Н., 1988). Биохимическая адаптация организма к мышечной деятельности, происходящая в процессе тренировки распространяется на все функциональ-

ные системы, имеющие отношение к обеспечению двигательной деятельности, в том числе и на антиоксидантные системы. Адаптационные изменения химизма этих систем и органов имеют тот же генез, что и адаптационные изменения в мышцах: их порождают процессы, происходящие во время мышечной деятельности на основе взаимосвязи функции и генетического аппарата (Яковлев Н.Н., 1974; Меерсон Ф.З., 1981; Павлова В.И., 1992) [5-7].

При интенсивных физических нагрузках в организме наблюдаются: снижение концентрации АТФ и креатинфосфата, активация гликолиза, мобилизация и истощение гликогенных депо, накопление высоких содержаний лактата в тканях и крови (Меерсон Ф.З., 1985; Пшенникова М.Г., 1985; Платонов В.Н., 1988; Яковлев Н.Н., 1974). Снижение интенсивности окислительного фосфорилирования, которое составляет основу упомянутых сдвигов, может быть связано как с недостаточной мощностью кислородтранспортных систем, так и с нарушением окислительно-восстановительных процессов в клетке, приводящих к снижению мощности аппарата аэробного ресинтеза АТФ (Голлник Ф.Д., Германсен Л., 1982; Холлоши Д.О., 1982).

Нарушение окислительно-восстановительных процессов в клетке развивается вследствие повреждения клеточных и митохондриальных мембран, важнейшей причиной которого является активация перекисного окисления липидов (ПОЛ) при максимальных физических нагрузках. Вследствие этого, уменьшение интенсивности окислительного фосфорилирования, накопление молочной кислоты и снижение рН является одним из механизмов активации свободнорадикальных про-

цессов (Владимиров Ю.А., Арчаков А.И., 1972; Ланкин В.З., Тихазе А.К., 2001).

Свободными радикалами называют молекулы или структурные фрагменты молекул, имеющие на внешней орбитали вместо двух один неспаренный электрон, который свободные радикалы активно стремятся отнять у других молекул (или, напротив, избавиться от лишнего электрона). Эта особенность и придает им повышенную реакционную способность. Свободными радикалами называются кислородсодержащие (оксидантные) радикалы. Наиболее вероятной мишенью для свободных радикалов являются полиеновые липиды биомембран, а также молекулы биополимеров – белков и нуклеиновых кислот (Ланкин В.З., Тихазе А.К., Беленков Ю.Н., 2001). При интенсификации свободнорадикального перекисного окисления липидов происходит подавление гликолиза и разобщение окислительного фосфорилирования, блокирование синтеза белка и нуклеиновых кислот, может провоцироваться повреждение молекул ДНК.

Свободнорадикальное повреждение мышечных клеток – один из важнейших факторов в развитии утомления, а увеличение антиоксидантной активности в процессе тренировки позволяет работающей мышце более эффективно противостоять действию свободных радикалов. Усиление резистентности организма к повреждающим воздействиям развивается лишь при оптимальном использовании физических нагрузок, т.е. систематическая тренировка увеличивает устойчивость организма к оксидативным повреждениям, связанным с интенсивными физическими нагрузками. Изменение содержания в организме первичных и вторичных продуктов ПОЛ при систематической

физической тренировке отражает степень интенсивности функционирования антиоксидантных систем. Следовательно, чем менее резкие сдвиги в содержании продуктов ПОЛ вызывает нагрузка, тем выше уровень тренированности и тем совершеннее биохимическая адаптация антиоксидантных систем организма. Увеличение мощности антиоксидантной системы при долговременной адаптации к мышечной деятельности рассматривается в настоящее время как фактор увеличения устойчивости организма к оксидативным стрессам любой природы (Меерсон Ф.З., 1993) [5-7].

В целом изложенные положения основных закономерностей индивидуальной адаптации позволяют нам рассмотреть адаптацию к физическим нагрузкам в спорте (например, в спортивных единоборствах), в свете современных научных посылок, раскрывая сущность и механизмы её развития во всех системах и на всех уровнях функционирования целостного организма.

Первая стадия срочной адаптации - характеризуется мобилизацией функциональной системы, ответственной за субмаксимальную анаэробно-гликолитическую реакцию, до предельно достижимого уровня, а также выраженной стресс-реакцией, явлениями повреждения и вместе с тем определенным «несовершенством» двигательных действий в поединке или при отработке технико-тактических комбинаций (Солодков А.С., 2001).

На уровне нейрогуморальной регуляции реализуется интенсивное, избыточное по своему пространственному распространению возбуждение корковых, подкорковых и нижележащих двигательных центров, которому соответствует значи-

тельная, но недостаточно координированная двигательная реакция, проявляющаяся в нарушениях спарринговой техники и наличии множества лишних движений. Этот процесс характеризует собой начальный этап формирования новых, условно-рефлекторных по своей природе динамических стереотипов, двигательных навыков. Одновременно реализуется нейрогенно детерминированная стресс-реакция (Пшенникова М.Г., 1986).

Стресс-реакция проявляется в увеличении высвобождения и повышении в крови концентрации катехоламинов, увеличении секреции кортиколиберина, АКТГ, соматолиберина, соматотропина и других тропных гормонов, а вслед за этим - в увеличении в крови уровня кортикостероидов, глюкагона, тироксина, тирокальцитонина. Одновременно возрастает концентрация в крови и доступность для мышц, сердца и других рабочих органов субстратов энергетического обмена: глюкозы, жирных кислот, аминокислот.

На уровне двигательного аппарата эта стадия характеризуется включением в реакцию части моторных единиц, т.е. моторных нейронов и связанных с ними мышечных волокон, а также генерализованным включением «лишних» мышц. В результате сила и скорость сокращений мобилизованных мышц оказываются ограниченными, но максимально достижимыми для данного этапа процесса, координация движений недостаточно совершенна. При анаэробно-гликолитической работе содержание в мобилизованных скелетных мышцах КФ, гликогена и, в меньшей мере, АТФ падает, а концентрация аммиака и лактата растет, что ограничивает интенсивность и длительность функционирования мышц. Одновременно под влиянием активированного катехоламинами перекисного окисления липидов, а также ак-

тивации липаз и фосфолипаз происходит повреждение клеточных мембран и наряду с увеличением концентрации лактата в крови наблюдается выраженная ферментемия. В результате увеличенного распада белков в скелетных мышцах и других органах устанавливается отрицательный азотистый баланс организма (Фарфель В.С., Коц Я.М., 1970; Коц Я.М., 1982) [5-7].

На уровне системы дыхания наблюдается максимальная мобилизация дыхания, проявляющаяся в неэкономном увеличении легочной вентиляции за счет увеличения частоты, но не глубины дыхания, что приводит к запредельному торможению дыхательного центра и к затруднениям дыхания. Может наступить состояние «мертвой точки». Наблюдается дискоординация между регионарным кровотоком в легких и вентиляцией соответствующих участков легочной ткани, а также в дискоординации между дыханием и движением. В итоге увеличение легочной вентиляции на этой стадии процесса не избавляет от более или менее выраженной гипоксемии и гиперкапнии (Ноздрачев А.Д., Баженов Ю.И., 2002).

На уровне кровообращения реализуется значительное, но недостаточное для длительного поддержания высокого уровня работы увеличение минутного объема, которое вследствие недостаточно полной диастолы и амплитуды сокращений сердца достигается неэкономным путем за счет роста частоты сокращений при ограниченном увеличении ударного объема. При этом рост частоты сокращений также ограничен недостаточно быстрым восстановлением энергетического резерва сердечной мышцы во время диастолы. Одновременно происходит перераспределение кровотока в сторону преимущественного кровоснабжения сердца, мозга, работающей мускулатуры за счет

внутренних органов. Вследствие ограниченного минутного объема это может приводить к повреждающей анемизации внутренних органов (Парин В.В., Карпман В.Л., 1980; Пшеникова М.Г., 1986; Харитонов Л.Г., 1996).

В целом эта аварийная стадия характеризуется максимальной по уровню и неэкономной гиперфункцией, ответственной за адаптацию системы, утратой функционального резерва данной системы, явлениями чрезмерной стресс - реакции и повреждения. В результате двигательные реакции организма оказываются лимитированными. Спортсмены на данной стадии адаптации быстро утомляются от работы такого характера, поэтому не рекомендуется на начальных этапах подготовки перегружать юных спортсменов анаэробно - гликолитическими режимами тренировок (Волков В.Н., 2000).

На уровне кровообращения реализуется значительное, но недостаточное для длительного поддержания высокого уровня работы увеличение минутного объема, которое вследствие недостаточно полной диастолы и амплитуды сокращений сердца достигается неэкономным путем за счет роста частоты сокращений при ограниченном увеличении ударного объема. При этом рост частоты сокращений также ограничен недостаточно быстрым восстановлением энергетического резерва сердечной мышцы во время диастолы. Одновременно происходит перераспределение кровотока в сторону преимущественного кровоснабжения сердца, мозга, работающей мускулатуры за счет внутренних органов. Вследствие ограниченного минутного объема это может приводить к повреждающей анемизации внутренних органов (Парин В.В., Карпман В.Л., 1980; Пшеникова М.Г., 1986; Харитонов Л.Г., 1996).

В целом эта аварийная стадия характеризуется максимальной по уровню и неэкономной гиперфункцией, ответственной за адаптацию системы, утратой функционального резерва данной системы, явлениями чрезмерной стресс - реакции и повреждения. В результате двигательные реакции организма оказываются лимитированными. Спортсмены на данной стадии адаптации быстро утомляются от работы такого характера, поэтому не рекомендуется на начальных этапах подготовки перегружать юных спортсменов анаэробно - гликолитическими режимами тренировок (Волков В.Н., 2000).

Вторая переходная стадия от срочной адаптации к долговременной - определяется тем, что возникающая активация синтеза нуклеиновых кислот и белков, вызванная дефицитом энергии и сдвигами гомеостаза, приводит к избирательному росту определенных структур и, таким образом, расширяет звенья, лимитирующие интенсивность и длительность адапционной реакции (Меерсон Ф.З., 1986) на интенсивную анаэробно-гликолитическую нагрузку спортивных поединков в тхэквондо.

На уровне нейрогормональной регуляции в результате активации синтеза белков развивается консолидация - фиксация временных связей и целых условно-рефлекторных стереотипов, обеспечивающих новые двигательные навыки в новых условиях спарринга. В соответствии с этим возрастает степень координации движений, участие «лишних» мышц исчезает, техника действий в бою начинает автоматизироваться, спортсмен заикликивается на ограниченном техническом арсенале, используя в поединке лишь самые простые и доступные ему на данный момент технико-тактические комбинации. Двигательная реакция в целом

становится более экономной. На основе того же механизма формируются временные связи, обеспечивающие развитие координации между аппаратом движения, системами кровообращения и дыхания; деятельность этих систем начинает экономизироваться, несмотря на более интенсивную двигательную реакцию (Пшенникова М.Г., 1986). Одновременно активация синтеза нуклеиновых кислот и белков в скелетных мышцах, сердце, дыхательных мышцах и других рабочих органах приводит к увеличению массы и мощности клеточных систем транспорта и митохондрий (Меерсон Ф.З., 1986).

В результате более быстрого усвоения пирувата и жирных кислот, уменьшаются сдвиги, нарушающие гомеостаз организма, например: лакцидемия, увеличение содержания аммиака, дефицит гликогена, КФ и другие (Яковлев Н.Н., 1974). Вследствие этого по всем параметрам уменьшается стресс-реакция, т.е. концентрация в крови катехоламинов, глюкокортикоидов и других гормонов. В итоге рассмотренных сдвигов уменьшается ферментемия, распад белков, нарушение азотистого баланса и другие явления повреждения. Звенья, лимитирующие двигательную реакцию, постепенно начинают расширяться, а ее интенсивность и длительность возрастать. В организме юных тхэквондистов начинает реализовываться эффект суперкомпенсации на физическую нагрузку.

Третья стадия сформировавшейся долговременной адаптации - характеризуется сформированной доминирующей функциональной системой и развитием системного структурного следа, а также отсутствием стресс - синдрома (Пшенникова М.Г., 1986) и совершенным приспособлением к анаэробно - гликолитической нагрузке соревновательных поединков в тхэквондо.

На уровне нейрогуморальной регуляции системный структурный след выражается в формировании устойчивого условно-рефлекторного динамического стереотипа и увеличении общего фонда двигательных навыков (Пшенникова М.Г., Меерсон Ф.З., 1986). За счет экстраполяции это повышает возможность быстрой перестройки двигательной реакции в ответ на изменения требований спортивного поединка (Исаев А.П., Эберт Л.Я., Захаров Ю.М., 1991). Здесь у тхэквондистов наблюдается расширение технико-тактического арсенала боевых действий в спарринге, отмечается более быстрая и точная реакция на действия противника.

На основе условно-рефлекторных связей устанавливается устойчивая координация между циклами двигательной реакции и дыханием; такая же координация устанавливается между легочным кровотоком и вентиляцией различных отделов легких (Фомин Н.А., 2003). Следствием этого является более быстрая вработываемость юных тхэквондистов в работу, наблюдается уменьшение времени, отводимого на самостоятельную разминку перед поединками.

В результате роста адренергических волокон увеличивается плотность адренергической иннервации сердца, возрастает количество адренорецепторов, активность аденилатциклазы и фосфодиэстеразы в скелетных мышцах и сердце (Сальманович В.С., 1980). Соответственно адренергическая мобилизация сократительной функции может быть достигнута более экономно - меньшей активацией адренергической системы и меньшим количеством катехоламинов. Одновременно наблюдается выраженная гипертрофия и увеличение функциональных возможностей надпочечников у подростков

На уровне двигательного аппарата наблюдается более или менее выраженная гипертрофия скелетных мышц с резким увеличением количества и массы митохондрий на единицу массы ткани и накоплением мембранных белков; растет АТФазная активность миофибрилл; за счет увеличения популяции ферментов растет активность гликолиза и гликогенолиза (Сальманович В.С., 1980; Парин В.В., Карпман В.Л., 1980). Закономерно увеличивается система капилляров и концентрация миоглобина в мышцах, т.е. возрастает эффективность системы транспорта кислорода (Пшенникова М.Г., 1986; Харитоновна Л.Г., 1996). В итоге такого увеличения мощности системы энергообеспечения в ответ на большие, но привычные нагрузки в этой стадии адаптации не происходит значительного падения концентрации гликогена, КФ и не увеличивается концентрация аммиака и лактата в мышечной ткани (Яковлев Н.Н., 1974) [5-7].

На уровне системы дыхания благодаря увеличению жизненной емкости легких, гипертрофии и увеличению скорости и амплитуды сокращения дыхательной мускулатуры возрастает коэффициент утилизации кислорода (Кучкин С.Н., 1969). Вместе с увеличением максимально достижимой вентиляции легких при физической работе и упомянутым выше ростом массы митохондрий в скелетных мышцах это обеспечивает значительное увеличение аэробной мощности организма. Данное достижение адаптации реализуется вместе с экономизацией реакции на нагрузку, так как в адаптированном организме потребление определенного, весьма значительного количества кислорода может быть успешно обеспечено при сравнительно меньшем объеме легочной вентиляции и при меньшем минутном объеме сердца (Апанасенко Г.Л., Науменко Р.Г., 1988). Эта важная черта

адаптации (экономизация реакций) обеспечивается не только увеличением жизненной емкости легких, но и ростом массы митохондрий и содержания миоглобина в скелетных мышцах, которые благодаря этому могут извлечь из литра протекающей крови большее количество кислорода (Пшенникова М.Г., 1986).

На уровне системы кровообращения системный структурный след выражается умеренной гипертрофией сердца (увеличением массы на 20-40%), увеличением васкуляризации сердца и концентрации в нем миоглобина, избирательным ростом мембранной системы Ca^{2+} насоса, ответственного за расслабление сердечной мышцы, изменением изозимного спектра миозина и как следствие увеличением его АТФазной активности (Пшенникова М.Г., 1986). В результате развития этого комплекса изменений сердце приобретает большую максимальную скорость сокращения и расслабления, и в условиях максимальных нагрузок больший конечный диастолический, ударный и, в конечном счете, больший максимальный минутный объем (Летунов С.П., 1966). За счет более высокого минутного объема и более экономичного функционирования скелетных мышц, которые способны извлекать кислород из циркулирующей крови более эффективно, перераспределение крови в организме при максимальных нагрузках не приводит к резкому уменьшению кровотока во внутренних органах и степень анемизации этих органов уменьшается (Летунов С.П., 1966; Харитоновна Л.Г., 1996) [5-7].

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите предмет, задачи, методы физиологии спорта.
2. Назовите ученых, которые внесли существенный вклад в развитие физиологии спорта.
3. Дайте определение адаптации.
4. Дайте характеристику стадиям общего адаптационного синдрома.
5. Общая характеристика тренированности.
6. Понятие «цена адаптации».
7. Общая характеристика срочной и долговременной адаптации.
8. Понятие «системный структурный след» адаптации.
9. Механизмы адаптации организма к физическим нагрузкам.
10. Механизмы адаптации клеток при их повреждении.
11. Основы теории адаптации (по Ф.З. Меерсону).

ГЛАВА 2. ФИЗИОЛОГИЯ ФИЗИЧЕСКИХ КАЧЕСТВ, УПРАЖНЕНИЙ И ДВИЖЕНИЙ ЧЕЛОВЕКА

2.1 ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТОЯНИЙ ОРГАНИЗМА ПРИ МЫШЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

При выполнении тренировочного или соревновательного упражнения в функциональном состоянии спортсмена происходят значительные изменения. В непрерывной динамике этих изменений можно выделить три основных периода: *предстартовый*, *основной* (рабочий) и *восстановительный*.

Предстартовое состояние характеризуется функциональными изменениями, предшествующими началу работы (выполнению упражнения).

В рабочем периоде отмечаются быстрые изменения функций в самый начальный период работы – *состояние вработывания* и следующее за ним относительно неизменное (точнее, медленно изменяющееся) состояние основных физиологических функций, так называемое *устойчивое состояние*. В процессе выполнения упражнения развивается *усталость*, которое выражается в снижении работоспособности, т.е. невозможности продолжать упражнение на требуемом уровне интенсивности или в полном отказе от продолжения данного упражнения. Восстановление функций до исходного, предработного уровня характеризует состояние организма на протяже-

нии определенного времени после завершения упражнения. Каждый из указанных периодов в состоянии организма характеризуется особой динамикой физиологических функций различных систем, органов и всего организма в целом. Наличие этих периодов, их особенности и продолжительность определяются прежде всего характером, интенсивностью и продолжительностью выполняемого упражнения, условиями его выполнения, а также степенью тренированности спортсмена.

*Роль эмоций при спортивной деятельности
и механизмы их проявления*

С физиологической точки зрения **эмоции** – это особое состояние нервной системы, которое сопровождается сдвигами в деятельности внутренних органов. Они определяются потребностями и мотивациями человека. В регуляции функциональных состояний, которые являются базой двигательной деятельности человека, принимают участие различные психологические, нервные и гуморальные механизмы: потребности как основные источники активности; мотивы, побуждающие к удовлетворению этих потребностей; эмоции, подкрепляющие деятельность; речевая регуляция (самоорганизация и самомобилизация); гормональные влияния (выделение гормонов гипофиза, надпочечников и др.). Спортивная деятельность вызывает в организме спортсмена: 1) физическое напряжение, связанное с осуществлением нагрузочной мышечной работы; 2) эмоционально-психическое напряжение, вызываемое экстремальными раздражителями (стрессорами).

К эмоционально-психическим напряжениям относятся три фактора: 1) большой объем информации, создающий инфор-

мационную перегрузку (в игровых видах спорта, единоборствах, скоростном спуске на лыжах); 2) необходимость перерабатывать информацию в условиях дефицита времени; 3) высокий уровень мотивации – социальной значимости принимаемых спортсменом решений.

Эмоции постоянно сопровождают спортсменов, которые испытывают «мышечную радость», «спортивную злость», «горечь поражения» и «радость победы». Они ярко проявляются в предстартовом состоянии, во время спортивной борьбы, являются важным компонентом в процессе тактического мышления. Эмоциональные реакции включают *двигательные, вегетативные и эндокринные* проявления: изменения дыхания, частоты сердечных сокращений, артериального давления, деятельности скелетных и мимических мышц, выделение гормонов (адренокортикотропного гормона гипофиза, адреналина, норадреналина, выделяемых надпочечниками). Эмоции являются механизмом регуляции интенсивности движений, вызывая мобилизацию функциональных резервов организма в экстремальных ситуациях. Это особенно наглядно проявляется в соревновательных условиях, когда результативность выступлений спортсмена превышает его достижения на тренировочных занятиях. Способность к мобилизации функциональных резервов при повышенной мотивации в наибольшей мере присуща опытным квалифицированным спортсменам, в то же время нетренированные лица чаще всего исчерпывают резервы своего организма уже при обычной мотивации. Значительные нервно-психические напряжения при спортивной деятельности приводят к резкому усилению эмоциональных реакций, обуславливая эмоциональный *стресс* у спортсменов, а при чрезмерном воздействии вы-

зывают негативные проявления эмоций – *дистресс* (ухудшение функционального состояния и активности организма, снижение иммунитета). У спортсменов в соревновательных условиях концентрация нейропептидов (биологических регуляторов) в 5-6 раз превышает их обычное содержание у нетренированных лиц [3; 15].

Характеристика предстартового периода при спортивной деятельности

Еще до начала выполнения мышечной работы, в процессе ее ожидания, происходит целый ряд изменений в разных функциях организма. Важность таких изменений состоит в том, что они подготавливают организм к успешному выполнению предстоящей деятельности. Предстартовое изменение функций происходит за несколько минут, часов или даже дней до начала мышечной работы. Иногда выделяют отдельно стартовое состояние, характерное для последних минут перед стартом (началом работы), во время которого функциональные изменения особенно значительны. Они переходят непосредственно в фазу быстрого изменения функции в начале работы (период вработывания). В предстартовом состоянии, как и во время самой работы, происходят следующие изменения: учащается и углубляется дыхание, т.е. растет легочная вентиляция (ЛВ), усиливается газообмен (потребление O₂), учащаются и усиливаются сокращения сердца (растет сердечный выброс), повышается артериальное давление (АД), увеличивается концентрация молочной кислоты в мышцах и крови, повышается температура тела и т.д. Таким образом, организм как бы переходит на некоторый «рабочий уровень» еще до начала дея-

тельности, и это обычно способствует успешному выполнению работы.

По своей природе предстартовые изменения функций являются *условно-рефлекторными* и *гормональными реакциями*. Условно-рефлекторными раздражителями в данном случае служат: место, время предстоящей деятельности, наличие соперников, спортивная форма, а также второсигнальные (речевые) раздражители – напутствия тренера и т.д. Важнейшую роль в данном случае играют эмоциональные реакции. Поэтому наиболее резкие изменения в функциональном состоянии организма наблюдаются перед спортивными соревнованиями. Причем степень и характер предстартовых изменений часто находятся в прямой связи со значимостью данного соревнования для спортсмена. Потребление кислорода, основной обмен, легочная вентиляция перед стартом могут в 2-2,5 раза превышать обычный уровень покоя. У спринтеров, горнолыжников ЧСС на старте может достигать 160 уд/мин. Это связано с усилением деятельности симпатoadреналовой системы, активируемой лимбической системой головного мозга (гипоталамусом, лимбической долей коры). Активность таких систем увеличивается еще до начала работы, о чем свидетельствует повышение концентрации норадреналина и адреналина. Под влиянием катехоламинов и других гормонов ускоряются процессы расщепления гликогена в печени, жиров в жировом депо, поэтому еще до начала работы в крови повышается содержание энергетических субстратов – глюкозы, свободных жирных кислот. Усиление симпатической активности увеличивает гликолиз в скелетных мышцах, вызывает расширение их кровеносных сосудов.

Уровень и характер предстартовых сдвигов часто соответствует особенностям тех функциональных изменений, которые происходят во время выполнения самого упражнения. Например, ЧСС перед стартом в среднем тем выше, чем короче дистанция предстоящего бега, т.е. чем выше ЧСС во время выполнения упражнения. В ожидании бега на средние дистанции систолический объем крови увеличивается относительно больше, чем перед спринтерским бегом. Таким образом, предстартовые изменения физиологических функций довольно специфичны, хотя количественно выражены значительно слабее происходящих во время работы. Особенности предстартового состояния во многом могут определять спортивную работоспособность. Не во всех случаях предстартовые изменения оказывают положительное влияние на спортивный результат. В этой связи выделяют три формы предстартового состояния:

1. *Боевая готовность* обеспечивает наилучший психологический настрой и функциональную подготовку спортсменов к работе. Наблюдается оптимальный уровень физиологических сдвигов – повышенная возбудимость нервных центров и мышечных волокон, адекватная величина поступления глюкозы в кровь из печени, благоприятное превышение концентрации норадреналина над адреналином, оптимальное усиление частоты и глубины дыхания и частоты сердцебиений, укорочение времени двигательных реакций.

2. *Предстартовая лихорадка*. В случае ее возникновения возбудимость мозга чрезмерно повышается, что вызывает нарушение тонких механизмов межмышечной координации, излишние энерготраты и преждевременный дорабочий расход углеводов, избыточные кардиореспираторные реакции. При

этом у спортсменов отмечается повышенная нервозность, возникают фальстарты, а движения начинаются в неоправданно быстром темпе и вскоре приводят к истощению ресурсов организма.

3. *Предстартовая апатия* характеризуется недостаточным уровнем возбудимости ЦНС, увеличением времени двигательной реакции, не-большими изменениями в состоянии скелетных мышц и вегетативных функций, подавленностью и неуверенностью спортсмена в своих силах. Чрезмерные предстартовые реакции снижаются у спортсменов по мере привыкания к соревновательным условиям.

На формы проявления предстартовых реакций оказывает влияние: а) тип нервной системы: у спортсменов с сильными уравновешенными нервными процессами – сангвиников и флегматиков – чаще наблюдается боевая готовность, у холериков – предстартовая лихорадка; меланхолики в трудных ситуациях подвержены предстартовой апатии; б) предстартовые установки: умение тренера провести необходимую беседу, переключить спортсмена на другой вид деятельности способствует оптимизации предстартовых состояний; в) массаж; г) правильно проведенная разминка: в случае предстартовой лихорадки необходимо проводить разминку в невысоком темпе, подключить глубокие ритмичные дыхания (гипервентиляцию), так как дыхательный центр оказывает мощное нормализующее влияние на кору больших полушарий. При апатии, наоборот, требуется проведение разминки в быстром темпе для повышения возбудимости в нервной и мышечной системах [3; 14].

Разминка

Роль разминки, в подготовке организма к предстоящей работе велика, т.к. к условно-рефлекторным механизмам предстартовых состояний присоединяются безусловно-рефлекторные реакции, вызываемые работой мышц.

Разминка – комплекс общих и специальных упражнений, выполняемых перед тренировкой или соревнованием и способствующих ускорению процесса вработывания и повышению работоспособности. Механизмы положительного влияния разминки на последующую соревновательную или тренировочную деятельность многообразны, а именно:

1. Разминка *повышает возбудимость* сенсорных и моторных нервных центров коры больших полушарий, вегетативных нервных центров, усиливает деятельность желез внутренней секреции, благодаря чему создаются условия для ускорения процессов оптимальной регуляции функций во время выполнения последующих упражнений.

2. Разминка *усиливает деятельность всех звеньев кислородтранспортной системы* (дыхания и кровообращения): повышается легочная вентиляция, увеличивается скорость диффузии кислорода из альвеол в кровь, активизируется деятельность сердца, что приводит к увеличению сердечного выброса, уровня артериального давления, усиливается венозный возврат, расширяются капиллярные сети в легких, сердце, скелетных мышцах. Все это приводит к усилению снабжения тканей кислородом и, соответственно, к уменьшению кислородного дефицита в период вработывания, предотвращает наступление состояния «мертвой точки» или ускоряет наступление «второго дыхания».

3. Разминка усиливает кожный кровоток и снижает порог начала потоотделения, поэтому она оказывает положительное влияние на терморегуляцию, облегчая теплоотдачу и предотвращая чрезмерное перегревание тела во время выполнения последующих упражнений.

4. Разминка *повышает температуру тела и рабочих мышц*. Температура не должна превышать 38°C, в противном случае разминка оказывает отрицательный эффект.

Разминку часто называют *разогреванием*. Оно способствует снижению вязкости крови и мышц, что повышает скорость сокращения и расслабления последних; увеличивается скорость проведения импульсов по нервным волокнам, возрастает скорость метаболических процессов (прежде всего в мышцах) благодаря повышению активности ферментов, определяющих скорость протекания биохимических реакций. Вместе с тем эффекты разминки не могут быть объяснены только повышением температуры тела, так как пассивное разогревание (с помощью массажа, облучения инфракрасными лучами, ультразвука, диатермии, сауны, горячих компрессов) не дает такого же повышения работоспособности, как активная разминка. Важнейший результат активной разминки – регуляция и согласование функций дыхания, кровообращения и двигательного аппарата в условиях максимальной мышечной деятельности. В этой связи следует различать *общую* и *специальную* разминку. Общая разминка направлена на повышение температуры тела, возбудимости ЦНС, усиление функций кислородтранспортной системы, обмена веществ в мышцах и других органах и тканях тела. Еще до начала работы создаются условия для формирования новых двигательных навыков и наилучшего проявления физических качеств.

Специальная разминка обеспечивает специфическую подготовку к предстоящей работе именно тех нервных центров и скелетных мышц, которые несут основную нагрузку. Происходит оживление рабочих доминант и созданных на их базе двигательных динамических стереотипов, вегетативные сдвиги достигают уровня, необходимого для быстрого вхождения в работу. Продолжительность и интенсивность разминки, а также интервал между разминкой и основной деятельностью определяются следующими факторами: 1) характером предстоящей нагрузки; 2) внешними условиями (температурой, влажностью воздуха и др.); 3) индивидуальными особенностями (полом, возрастом и др.); 4) эмоциональным состоянием спортсмена; 5) масштабом соревнований.

Оптимальная длительность разминки составляет 10-30 минут, а интервал до работы не должен превышать 15 минут, после чего эффект разминки снижается. Роль разминки в разных видах спорта и при разных внешних условиях неодинакова. Особенно заметно положительное влияние разминки перед скоростно-силовыми упражнениями относительно небольшой продолжительности. Разминка не оказывает достоверного положительного воздействия на мышечную силу, но улучшает результаты в таких скоростно-силовых, сложно-координационных упражнениях, как легкоатлетические метания. Положительное влияние разминки перед бегом на длинные дистанции выражено слабее, чем перед бегом на средние и короткие дистанции. Более того, при высокой температуре воздуха обнаружено отрицательное влияние разминки на терморегуляцию во время бега на длинные дистанции [3; 16].

Характеристика основного (рабочего) периода при спортивной деятельности

Врабатывание – постепенное повышение работоспособности организма на начальных стадиях той или иной деятельности. Это первая фаза функциональных изменений, происходящих во время работы. Тесно связаны с процессом вработывания явления «мертвой точки» и «второго дыхания».

В ходе вработывания происходят следующие *процессы*: 1) настройка нервных и нейрогормональных механизмов управления движениями и вегетативных процессов; 2) постепенное формирование необходимого стереотипа движений (по характеру, форме, амплитуде, скорости, силе и ритму), т.е. улучшение координации движений; 3) достижение требуемого уровня вегетативных функций, обеспечивающих данную мышечную деятельность.

Процесс вработывания характеризуется следующими особенностями:

1. Относительная *замедленность* в усилении вегетативных процессов, инертность в разворачивании вегетативных функций, что в значительной мере связано с характером нервной и гуморальной регуляции этих процессов в данный период.

2. *Гетерохронность* (неодновременность) в усилении отдельных функций организма. Вработывание двигательного аппарата протекает быстрее, чем вработывание вегетативных систем. С неодинаковой скоростью изменяются различные показатели деятельности вегетативных систем, концентрация метаболитических веществ в мышцах и крови. Например, ЧСС увеличивается быстрее, чем сердечный выброс и АД, легочная вентиляция усиливается быстрее, чем потребление кислорода.

3. Наличие *прямой зависимости* между *интенсивностью* (мощностью) выполняемой работы и *скоростью* изменения физиологических функций: чем интенсивнее выполняется работа, тем быстрее происходит усиление функций организма, непосредственно связанных с ее выполнением. Поэтому длительность периода вработывания находится в *обратной зависимости* от интенсивности (мощности) упражнения. Например, в упражнениях малой аэробной мощности период вработывания для достижения требуемого уровня потребления кислорода длится примерно 7-10 минут, средней аэробной мощности – 5-7 минут, субмаксимальной аэробной мощности – 3-5 минут, околوماксимальной аэробной мощности – до 2-3 минут, максимальной аэробной мощности – 1,5-2 минуты.

4. Вработывание протекает при выполнении одного и того же упражнения тем быстрее, чем выше уровень *тренированности* спортсмена.

Так как деятельность дыхательной и сердечно-сосудистой систем, обеспечивающих доставку кислорода к работающим мышцам, усиливается постепенно, то в начале любой работы сокращение мышц осуществляется преимущественно за счет энергии *анаэробных механизмов* (за счет расщепления АТФ, КрФ, анаэробного гликолиза с образованием молочной кислоты). Имеющееся в начале работы несоответствие между потребностями организма (работающих мышц) в кислороде и их реальным удовлетворением в период вработывания приводит к образованию *кислородного дефицита*. Замедленное увеличение потребления кислорода в начале работы, приводящее к образованию кислородного дефицита, объясняется: 1) инертным усилением деятельности систем дыхания и кровообращения,

т.е. медленным приспособлением кислородтранспортной системы к мышечной деятельности; 2) особенностями кинетики самого энергетического метаболизма в работающих мышцах: чем быстрее (короче) протекает процесс вработывания, тем меньше кислородный дефицит. *Вывод:* при выполнении одинаковых аэробных упражнений кислородный дефицит у тренированных спортсменов меньше, чем у нетренированных людей.

«Мертвая точка» и «второе дыхание»

Через несколько минут после начала напряженной и продолжительной работы (при работе циклического характера субмаксимальной, большой и иногда умеренной мощности) у нетренированного человека часто возникает особое состояние, называемое *«мертвой точкой»* (иногда оно отмечается и у тренированных спортсменов). Чрезмерно интенсивное начало работы повышает вероятность появления этого состояния, которое характеризуется:

1) *субъективными* признаками: ощущение одышки, чувство стеснения в груди, головокружение, ощущение пульсации сосудов головного мозга, иногда боли в мышцах, желание прекратить работу;

2) *объективными* признаками: частое и поверхностное дыхание, повышенное потребление кислорода и увеличенное выделение углекислого газа с выдыхаемым воздухом, высокая ЧСС, повышенное содержание углекислого газа в крови и альвеолярном воздухе, закисление крови, значительное потоотделение.

Общая причина наступления «мертвой точки» состоит в несоответствии между высокими потребностями рабочих мышц в кислороде и недостаточным уровнем функционирова-

ния кислородтранспортной системы, призванной обеспечивать организм кислородом, т.е. в *дискоординации двигательных и вегетативных функций*. В результате такого процесса в мышцах и крови накапливаются продукты анаэробного метаболизма, прежде всего молочная кислота. Это касается и дыхательных мышц, которые могут испытывать состояние относительной гипоксии из-за медленного перераспределения сердечного выброса в начале работы между активными и неактивными органами и тканями тела.

Правильно организованная разминка исключает возможность возникновения «мертвой точки». Преодоление временного состояния «мертвой точки» требует больших волевых усилий. Если работу продолжить, но снизить ее темп, то появляется чувство внезапного облегчения, которое выражается в появлении нормального («комфортного») дыхания. Поэтому состояние, сменяющее «мертвую точку», называют *«вторым дыханием»*. С наступлением «второго дыхания» уменьшается легочная вентиляция, замедляется частота дыхания, но увеличивается глубина дыхания, снижается частота сердечных сокращений, уменьшается потребление кислорода и выделение углекислого газа с выдыхаемым воздухом, а рН крови растет (т.е. кровь защелачивается) и увеличивается потоотделение.

В основе физиологического механизма возникновения «второго дыхания» лежит *феномен усвоения ритма* (Ухтомский). Он заключается в способности нервных центров усваивать новый навязанный им ритм раздражения. В основе усвоения ритма лежит изменение лабильности ткани (ее увеличение). Состояние «второго дыхания» показывает, что организм достаточно мобилизован для удовлетворения рабочих запросов. Подоб-

ное состояние может неоднократно повторяться во время длительной работы при повышении ее мощности, неадекватных возможностям спортсмена. Чем интенсивнее работа, тем раньше наступает «второе дыхание». Возникающее при «мертвой точке» несоответствие в деятельности отдельных систем организма может быть преодолено не при всякой работе. Так, например, при работе субмаксимальной мощности (средняя дистанция л/а бега – 400-500 м, предельное время – 3-5 минут) «второе дыхание» не наступает, и работа заканчивается при нарастающем утомлении (финиш в состоянии «мертвой точки»).

Устойчивое состояние

После окончания периода вработывания при выполнении длительной циклической работы относительно постоянной мощности в организме спортсмена возникает период, который был назван А. Хиллом периодом ***устойчивого состояния*** (устойчивой работоспособности), которое продолжается до начала утомления. По характеру снабжения организма кислородом выделяют два вида устойчивого состояния:

1) *кажущееся (ложное) устойчивое состояние* (при работе большой и субмаксимальной мощности, например, бег на длинные дистанции – 3-10 км), когда спортсмен достигает уровня максимального потребления кислорода (потребление кислорода $> 50\%$ от МПК), но оно не покрывает высокого кислородного запроса, и образуется значительный кислородный долг. Кислородная недостаточность ведет к усилению *анаэробных* процессов, в результате чего в мышцах, а затем и в крови нарастает концентрация молочной кислоты (до 200 мл %) и происходит сдвиг рН в кислую сторону; ЧСС и МОК

приближаются к предельным величинам (180-200 уд/мин и 25-30 л/мин соответственно);

2) *истинное устойчивое состояние* (при работе умеренной мощности, например, бег на сверхдлинные дистанции – 21 км, 42 км 195 м), когда потребление кислорода соответствует кислородному запросу и кислородный долг почти не образуется (потребление кислорода равно (и менее) 50% от МПК). Это состояние характеризуется высокой согласованностью функций двигательного аппарата и вегетативных систем. При длительной работе умеренной мощности в скелетных мышцах преобладают *аэробные* реакции, благодаря которым обеспечивается почти полный ресинтез гликогена. Молочная кислота накапливается в мышцах в минимальном количестве, что позволяет сохранять кислотно-щелочное равновесие крови; МОК увеличивается до 20-25 л/мин; легочная вентиляция составляет 60-80 л/мин.

Таким образом, *устойчивое состояние* (А. Хилл) – это равенство величин кислородного запроса и потребления кислорода в единицу времени. Механизм возникновения и поддержания устойчивого состояния у разных людей могут быть различными: у одних повышенная доставка кислорода обеспечивает резко нарастающую легочную вентиляцию; у других – более эффективное использование кислорода из выдыхаемого воздуха; у третьих – усиление деятельности сердца. Устойчивое состояние характеризуется следующими *особенностями*: 1) *мобилизация* всех систем организма на высокий рабочий уровень (главным образом, кардиореспираторной системы и системы крови, обеспечивающих достижение МПК); 2) *стабилизация* множества показателей, влияющих на спортивные по-

казатели – длины и частоты шагов, частоты и глубины дыхания, частоты сердечных сокращений, уровня потребления кислорода и др.; 3) *согласование* работы различных систем организма, например, устанавливается определенное соотношение темпа дыхания и движения. У тренированных спортсменов устойчивое состояние и КПД работы выражены сильнее, чем у нетренированных лиц [9; 12].

Утомление – это функциональное состояние организма, вызванное умственной или физической работой, при котором могут наблюдаться временное снижение работоспособности, изменение функций организма и появление ощущения усталости. В этом состоянии человек не способен поддерживать требуемый уровень интенсивности и (или) качества (техники выполнения) работы или вынужден отказаться от ее продолжения. Согласно современному учению о физическом утомлении, оно связано с развитием функциональных изменений во многих органах и системах и с различным сочетанием их деятельности, при которых наблюдается ухудшение функций во время выполнения физических упражнений. В зависимости от характера работы, ее напряженности и продолжительности ведущая роль в развитии утомления может принадлежать разным функциональным системам. Утомление играет особую роль, способствуя тренировке функций организма, их совершенствованию и развитию. *Основным фактором*, вызывающим утомление, является *физическая* или *умственная нагрузка*. Зависимость между величиной нагрузки и степенью утомления почти всегда бывает линейной, то есть чем больше нагрузка, тем ярче выраженным и ранним является утомление. Помимо абсолютной величины нагрузки на характере развития утомления ска-

зывается еще и ряд ее *особенностей*, среди которых следует выделить: статический или динамический характер нагрузки, постоянный или периодический ее характер и интенсивность нагрузки. Наряду с основным фактором (рабочей нагрузкой), ведущим к утомлению, существует ряд дополнительных. Такие факторы сами по себе не способствуют развитию утомления, однако, сочетаясь с действием основного, благоприятствуют более раннему и выраженному наступлению утомления. К числу *дополнительных факторов* можно отнести: 1) факторы внешней среды (температура, влажность, газовый состав, барометрическое давление и др.); 2) факторы, связанные с нарушением режимов труда и отдыха; 3) факторы, обусловленные изменением привычных суточных биоритмов и исключением сенсорных раздражений; 4) социальные факторы, мотивация, взаимоотношения в команде.

К *субъективным признакам* утомления относится чувство усталости, общее или локальное. При этом появляются боли и чувство онемения в конечностях, пояснице, мышцах спины и шеи, тяжесть в голове, общая слабость, вялость, желание прекратить работу или изменить ее ритм и др. А.А. Ухтомский считал, что усталость является одновременно и «натуральным предупреждением утомления». Ощущая усталость, человек снижает темп работы или вовсе ее прекращает. Этим самым предотвращается «функциональное истощение» корковых клеток и обеспечивается возможность быстрого восстановления работоспособности человека.

Объективные признаки утомления можно обнаружить при обследовании, начиная с двигательной, сердечно-сосудистой и центральной нервной системы и заканчивая пи-

щеварительной и выделительной. Многообразие изменений отражает закономерности функционирования организма как единого целого и характеризует реакции обеспечения функциональной нагрузки, а также адаптационные и компенсационные сдвиги.

Внешними проявлениями утомления являются: нарушение координации движений, уменьшение объема выполняемой работы, одышка, покраснение кожных покровов, чрезмерная потливость и т.д. Утомление динамично по своей сущности и в своем развитии имеет несколько последовательно возникающих *признаков*: 1) нарушение автоматичности движений; 2) нарушение координации движений; 3) значительное напряжение вегетативных функций при одновременном падении производительности работы, а затем и нарушение самого вегетативного компонента. При выраженных степенях утомления новые, мало усвоенные двигательные навыки, могут угаснуть полностью. В развитии утомления можно выделить две фазы:

1. *Преодолеваемое (компенсированное)* утомление. Усилием воли работоспособность поддерживается на прежнем высоком уровне, что достигается за счет нарастающего возбуждения в ЦНС, особенно в КБПМ. Работа обеспечивается максимальным напряжением сердечной и дыхательной систем; затраты энергии резко возрастают; КПД организма снижается.

2. *Непреодолеваемое (некомпенсированное)* утомление. Работоспособность снижается при глубоком утомлении. Несмотря на все усилия, спортсмен прекращает работу. В ЦНС развивается охранительное торможение, угнетаются функции надпочечников, снижается активность дыхательных ферментов, происходит вторичное усиление процессов анаэробного гликолиза.

Биологическое значение утомления состоит в том, что оно, являясь нормальной физиологической реакцией организма на работу, с одной стороны, препятствует крайнему истощению организма (переходу его в патологическое состояние) и способствует тренировке функций организма, их совершенствованию и развитию, а с другой – ведет к снижению работоспособности спортсменов, к неэкономному расходу энергии и уменьшению функциональных резервов организма. Эта сторона утомления является невыгодной, нарушающей длительное выполнение спортивных нагрузок. Рассмотрение основных причин утомления связано с двумя основными понятиями. Первое из них – *локализация утомления*, т.е. выделение той ведущей системы (или систем), функциональные изменения в которой и определяют наступление состояния утомления. Второе понятие – *механизмы утомления*, т.е. те конкретные изменения в деятельности ведущих функциональных систем, которые обуславливают развитие утомления. *По локализации* утомление может развиваться в: 1) регулирующих системах: центральная нервная система, вегетативная нервная система и гормонально-гуморальная система; 2) системах вегетативного обеспечения мышечной деятельности: системы дыхания, крови и кровообращения; 3) исполнительной системе: двигательный (периферический, нервно-мышечный) аппарат.

1. При выполнении любого упражнения происходят функциональные изменения в состоянии нервных центров коры и подкорковых структур, управляющих мышечной деятельностью и регулирующих ее вегетативное обеспечение. Между ними нарушаются межцентральные взаимосвязи, что приводит к ослаблению условно-рефлекторных реакций, неравномерно-

сти сухожильных рефлексов, а при переутомлении – к развитию неврозоподобных состояний. Утомление может быть связано с изменениями в деятельности вегетативной нервной системы и желез внутренней секреции (А.А. Виру), что приводит к нарушениям в регуляции вегетативных функций, энергетического обеспечения мышечной деятельности и т.д.

2. Причиной развития утомления могут служить многие изменения в деятельности систем вегетативного обеспечения, а именно: в сердечно-сосудистой и дыхательной системах (тахикардия, лабильность артериального давления, неадекватные реакции на дозированную физическую нагрузку и др., снижение насыщения артериальной крови кислородом, учащение дыхания и ухудшение легочной вентиляции), в крови (снижается количество эритроцитов и гемоглобин, отмечается лейкоцитоз, угнетается фагоцитарная активность лейкоцитов и уменьшается количество тромбоцитов). Главное следствие таких изменений – снижение кислородтранспортных возможностей организма работающего человека.

3. Утомление может быть связано с изменениями в самом исполнительном аппарате – работающих мышцах, а именно с изменениями, возникающими либо в сократительном аппарате мышечных волокон, либо в нервно-мышечных синапсах, либо в системе электромеханической связи мышечных волокон. При любой из этих локализаций мышечное утомление проявляется в снижении сократительной способности мышц. Основными механизмами мышечного утомления являются: а) истощение энергетических ресурсов; б) засорение или отравление накапливающимися продуктами распада энергетических веществ; в) удушье в результате недостаточного поступления кислорода

к мышцам. Роль данных механизмов в развитии утомления не одинакова при выполнении различных упражнений.

Виды утомления

1. *Скрытое утомление* – это функциональное состояние организма, заключающееся в изменении двигательных и вегетативных функций без снижения эффективности работы. Такую скрытую стадию утомления называют еще *компенсированной*, а при существенно выраженных признаках утомления – *декомпенсированной формой*.

2. *Хроническое утомление* – это функциональное состояние организма, которое характеризуется сохранением к началу работы субъективных и объективных признаков утомления от предыдущей работы, для ликвидации которых необходим дополнительный отдых. Хроническое утомление возникает во время длительной работы при нарушении режимов труда и отдыха. Его основными *субъективными признаками* являются: ощущение усталости перед началом работы, быстрая утомляемость, раздражительность, неустойчивое настроение; объективно при этом отмечается выраженное изменение функций организма, значительное снижение спортивных результатов и появление ошибочных действий. При хроническом утомлении необходимый уровень работоспособности может поддерживаться лишь кратковременно за счет повышения биологической цены и быстрого расходования функциональных резервов организма. Для ликвидации неблагоприятных изменений функций организма и сохранения спортивной работоспособности необходимо устранить нарушения режимов тренировок и отдыха и предоставить спортсменам дополнительный отдых.

При несоблюдении этих мероприятий хроническое утомление может перейти в переутомление.

3. *Переутомление* – это патологическое состояние организма, которое характеризуется такими *субъективными признаками*, как постоянное ощущение усталости, вялость, нарушение сна и аппетита, боли в области сердца и других частях тела. Для ликвидации этих симптомов дополнительного отдыха недостаточно – требуется специальное лечение. *Объективными признаками* переутомления являются резкие изменения функций организма, часть которых выходит за пределы нормальных колебаний, потливость, одышка, снижение массы тела, расстройства внимания и памяти, атипичные реакции на функциональные пробы, которые часто не доводятся до конца. Главным *объективным критерием* переутомления является резкое снижение спортивных результатов и появление грубых ошибок при выполнении специальных физических упражнений. Спортсмены с признаками переутомления должны быть отстранены от тренировок и соревнований и подвергнуты медицинской коррекции [10; 16].

Физиологическая характеристика перетренированности и перенапряжения

Отклонения от рационального режима тренировочных занятий, не-соблюдение величин нагрузки и длительности отдыха ведут к развитию состояний перетренированности и перенапряжения.

Перетренированность – это патологическое состояние организма спортсмена, вызванное прогрессирующим развитием переутомления вследствие недостаточного отдыха между

тренировочными нагрузками. Данное состояние тождественно по генезу невротическим расстройствам, развивающимся в результате нарушений высшей нервной деятельности. Главная причина перетренированности – недостаточный отдых между нагрузками. Это состояние характеризуется стойкими нарушениями двигательных и вегетативных реакций, плохим самочувствием, падением работоспособности. У некоторых лиц возникает явление депрессии, вялости, наблюдается отсутствие интереса к тренировкам, спортсмен «спит» на дистанции. В развитии перетренированности выделяют 3 стадии: 1. *Первая стадия* характеризуется прекращением роста спортивных результатов или их незначительным снижением, плохим самочувствием, снижением адаптивности реакций организма на нагрузку. 2. *Вторая стадия* связана с прогрессирующим снижением спортивных результатов, затруднением процессов восстановления и дальнейшим ухудшением самочувствия. 3. *Третья стадия* характеризуется стойким нарушением функций сердечно-сосудистой, дыхательной и двигательной систем, резким снижением спортивной работоспособности, особенно выносливости, тяжелым самочувствием, постоянными нарушениями сна, отсутствием аппетита, потерей веса спортсмена.

Профилактика состояния перетренированности заключается в соблюдении режима тренировок и отдыха, адекватного функциональным возможностям организма спортсмена. Восстановление нарушенной работоспособности требует (в зависимости от тяжести состояния перетренированности) либо снижения физических нагрузок, либо полного их прекращения. Спортсмену необходим активный отдых или полный отдых на протяжении 1-2 недель или 1 месяца. В этот период рекомен-

дуются прием витаминов, биологически активных веществ; массаж, физиотерапия и др.

Перенапряжение – это резкое снижение функционального состояния организма, вызванное нарушением процессов нервной и гуморальной регуляции различных функций, обменных процессов и гомеостаза. При развитии перенапряжения нарушается баланс ионов натрия и калия, что вызывает отклонения в нормальном течении процессов возбуждения в нервной и мышечной системах. Эти изменения приводят к очаговым и диффузным поражениям сердечной мышцы (могут разрываться мышечные волокна миокарда в процессе прохождения дистанции спортсменом). Главной причиной перенапряжения является чрезмерные и форсированные физические нагрузки.

Выделяют **острое** и **хроническое** перенапряжение. Острое перенапряжение сопровождается резкой слабостью, головокружением, тошнотой, одышкой, сердцебиением, падением артериального давления. В тяжелых случаях оно может вызывать печеночные боли в правом подреберье, острую сердечную недостаточность, обморочное состояние и даже летальный исход. Хроническое перенапряжение отмечается при многократных тренировочных нагрузках, не соответствующих функциональным возможностям организма спортсмена. Оно проявляется в повышенной усталости, нарушениях сна и аппетита, колющих болях в области сердца, стойком повышении или понижении артериального давления. Работоспособность спортсмена при этом резко падает. Сокращение или полное прекращение физических нагрузок способствует восстановлению организма. При выраженных сердечно-сосудистых расстройствах применяется медикаментозная терапия. При этом необходимо

уделять повышенное внимание сбалансированному питанию и дополнительному приему витаминов.

Характеристика периода восстановления при спортивной деятельности

После прекращения работы происходят обратные изменения в деятельности тех функциональных систем, которые обеспечивали выполнение этого упражнения. Вся совокупность изменений в этот период объединяется понятием «восстановление». На протяжении восстановительного периода удаляются продукты рабочего метаболизма и восполняются энергетические запасы, пластические (структурные) вещества (белки и др.) и ферменты, израсходованные за время мышечной деятельности. По существу, происходит восстановление нарушенного работой гомеостаза. Однако **восстановление** – это не только процесс возвращения организма к предрабочему состоянию, но и период, в течение которого происходят изменения, обеспечивающие повышение функциональных возможностей организма, т.е. положительный тренировочный эффект. Основными физиологическими **закономерностями** восстановительных процессов являются:

1. **Фазность** восстановительных процессов. В динамике восстановления работоспособности различают 4 фазы: а) быстрого восстановления; б) замедленного восстановления; в) суперкомпенсации (или сверхвосстановления); г) длительного (позднего) восстановления. В первые две фазы (они объединяются понятием «**фаза компенсации**») происходит восстановление работоспособности до исходного уровня, что соответствует **фазе пониженной работоспособности**. Повторные

нагрузки в этот период вырабатывают выносливость. В третьей фазе восстановления работоспособности происходит расширение функциональных возможностей организма, которые могут превысить исходные значения показателей, и в таком случае наступает сверхвосстановление, которое соответствует *фазе повышенной работоспособности*. Повторные нагрузки при этом повышают тренированность. В четвертой фазе происходит восстановление работоспособности до исходного уровня, что соответствует *фазе исходной работоспособности*. Повторные нагрузки в это время малоэффективны и лишь поддерживают состояние тренированности. Наличие этих фаз, их длительность и характер сильно варьируют для разных функций. Знания фазного характера восстановительного процесса работоспособности позволяет тренерам правильно организовать тренировочный процесс.

2. *Неравномерность* восстановительных процессов (Хилл А., 1926). Сразу после окончания работы восстановление идет быстро, а затем скорость его снижается и наблюдается фаза медленного восстановления. В дальнейшем было отмечено, что наличие двух фаз восстановления наблюдается после тяжелой физической работы, а после умеренных нагрузок погашение кислородного долга носит однофазный характер (наблюдается только фаза быстрого восстановления). Факт неравномерного восстановления был отмечен и в динамике показателей сердечно-сосудистой системы, органов дыхания, нервно-мышечного аппарата, картины периферической крови и обмена веществ. Этот факт следует учитывать при регламентации режимов труда и отдыха и при выборе тактики применения различных средств рекреации.

3. *Гетерохронность (неодновременность)*. В ее основе лежит принцип саморегуляции, свидетельствующий о том, что неодновременное протекание различных восстановительных процессов обеспечивает наиболее оптимальную деятельность целостного организма. В частности, сразу после окончания физических нагрузок восстанавливаются алактатная фаза кислородного долга и фосфагены; через несколько минут происходит нормализация пульса, артериального давления, ударного и минутного объемов крови, скорости кровотока, т.е. тех показателей, которые обеспечивают восстановление лактатной фазы кислородного долга. В течение нескольких часов восстановления после нагрузок нормализуются показатели внешнего дыхания, глюкоза и гликоген. Обмен веществ, состав крови, водно-солевой баланс, ферменты и гормоны восстанавливаются в течение нескольких суток. Таким образом, в различные временные интервалы восстановительного периода функциональное состояние организма неоднозначно, поэтому о завершении процесса восстановления следует судить по самому медленно восстанавливающемуся показателю. Все это следует принимать во внимание, планируя характер нагрузок и реабилитационные мероприятия.

4. *Избирательность*. Различный характер деятельности человека оказывает избирательное влияние на отдельные функции организма и разные стороны энергетического обмена. Понимание этого позволяет целенаправленно и эффективно управлять двигательным аппаратом, вегетативными функциями и энергетическим обменом. Избирательность восстановления определяется и характером энергообеспечения: после работы показатели внешнего дыхания, фазы сердечного цикла,

функциональная устойчивость к гипоксии (т.е. показатели аэробной производительности) восстанавливаются медленнее, чем после нагрузок анаэробного характера. Такая особенность прослеживается как после отдельных тренировочных занятий, так и после недельных микроциклов.

5. *Тренируемость* восстановления. Развитие и совершенствование долговременной адаптации во время тренировок к физическим нагрузкам проявляется на разных этапах спортивной деятельности (вработывание, устойчивая работоспособность), а также в различные периоды восстановления. Восстановительные процессы, происходящие в различных органах и системах, подвержены тренируемости, т.е. в ходе развития адаптированности организма к нагрузкам данные процессы улучшаются, повышается их эффективность. У нетренированных лиц восстановительный период удлинен, а фаза сверхвосстановления выражена слабо. У высококвалифицированных спортсменов отмечается короткий период восстановления и более значительные явления суперкомпенсации. Кроме вышеперечисленных закономерностей восстановительного периода следует отметить еще ряд особенностей. *Скорость и длительность восстановления* большинства функциональных показателей находятся в прямой зависимости от мощности работы: чем выше мощность работы, тем большие изменения происходят за время работы и, соответственно, тем выше скорость восстановления. Это означает, что чем меньше предельная продолжительность упражнения, тем короче период восстановления. Например, продолжительность восстановления большинства функций после максимальной анаэробной работы – несколько минут, а после продолжительной работы (марафон-

ский бег) – несколько дней. Восстановление работоспособности протекает быстрее при *активном отдыхе*, т.е. при переключении на другой вид деятельности (И.М. Сеченов). Это значит, что если работа совершалась одной группой мышц, то следует включить в работу другую группу мышц (но не максимально). Суть такого феномена заключается в том, что афферентные импульсы, поступающие во время отдыха от других работающих мышц, способствуют лучшему восстановлению работоспособности нервных центров, как бы заряжая их энергией. Кроме того, работа одной группы мышц вызывает увеличение кровотока в сосудах другой группы мышц, что также может способствовать более быстрому восстановлению работоспособности утомленных мышц. Положительный эффект активного отдыха проявляется не только при переключении на работу других мышечных групп, но и при выполнении той же работы, но с меньшей интенсивностью. Например, переход от бега с большой скоростью к бегу трусцой также оказывается эффективным для более быстрого восстановления. Работа невысокой мощности в конце тренировки или после соревнования является проявлением феномена активного отдыха. Знание медико-биологических особенностей восстановления и их реализация в практике тренировочной деятельности способствуют достижению высоких спортивных результатов, правильному применению реабилитационных мероприятий и самое главное – сохранению здоровья спортсменов [3; 11].

Восстановительные мероприятия могут быть: а) *постоянными* (проводятся с целью профилактики неблагоприятных функциональных изменений, сохранения и повышения неспецифической резистентности и физиологических резервов орга-

низма, предупреждения развития раннего утомления и переутомления спортсменов; к таким мероприятиям относятся рациональный режим тренировок и отдыха, сбалансированное питание, дополнительная витаминизация, закаливание, общеукрепляющие физические упражнения, оптимизация эмоционального состояния; эти мероприятия достаточно хорошо известны, реализуются в спортивной практике и не требуют дополнительного обоснования; б) *периодическими* (проводятся по мере необходимости с целью мобилизации резервных возможностей организма для поддержания, экстренного восстановления и повышения работоспособности спортсменов; к мероприятиям этой группы относят различные воздействия на биологически активные точки, вдыхание чистого кислорода при нормальном и повышенном атмосферном давлении (гипербарическая оксигенация), гипоксическую тренировку, массаж, тепловые процедуры, ультрафиолетовое облучение, а также использование биологических стимуляторов и адаптогенов, не относящихся к допингам, пищевых веществ повышенной биологической активности и др.; часть мероприятий данной группы апробирована и внедрена в практику спорта, в отношении других (особенно фармакологических средств) следует говорить пока с определенной осторожностью.

Отдельные вещества, не относящиеся ранее к допингам, начинают причислять к ним, а систематическое применение некоторых препаратов может приводить к истощению резервных возможностей организма, к снижению его неспецифической устойчивости и к возникновению ряда патологических состояний. Для ускорения восстановительных процессов и повышения работоспособности рекомендуется применение растительных

стимуляторов и адаптогенов (женьшень, элеутерококк и др.). Для оценки эффективности восстановления рекомендуется использовать пульсометрию, ортостатическую пробу, биохимические пробы и другие пробы, характеризующие состояние сердечно-сосудистой, дыхательной, нервно-мышечной систем, а также системы крови.

2.2 ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ФИЗИЧЕСКИХ УПРАЖНЕНИЙ И ВИДОВ СПОРТА

Анализ предмета классификация физических упражнений весьма актуален и представляет научный и практический интерес. Поскольку в настоящее время в мире происходят постоянные изменения стратегий и методов, проблема изучения классификаций физических упражнений остается актуальной. Знание особенностей классификации физических упражнений позволяет улучшить подготовку специалистов в системе физического воспитания. Учет этой темы в теории и методике физической культуры имеет большое значение на современном этапе развития системы физического воспитания и воспитания. Классификация физических упражнений – это их разделение на группы (классы) по определенному критерию классификации. С помощью классификации учитель, педагог, тренер могут определять характерные свойства тех или иных физических упражнений, их учебно-воспитательный потенциал, значит, более целенаправленно и эффективно отбирать те упражнения, которые в большей степени соответствуют решению конкретных педагогических задач, индивидуальные и возрастные осо-

бенности занимающихся, характер физической культуры и условия проведения занятий. В настоящее время известно более 300 классификаций упражнений. В связи с тем, что теория и практика физического воспитания постоянно пополняется новыми данными, классификации не остаются неизменными. Задача совершенствования классификации состоит в систематизации всего многообразия существующих физических упражнений, исходя из представленных ими объективных возможностей для формирования физической культуры личности в целом и отдельных ее компонентов. Немаловажно и то, что классификация предусматривает возможность появления и прогнозирования новых форм физических упражнений.

Слово «классификация» происходит от латинского слова *classis* – категория и *facere* – делать. Система распределения любых однородных объектов или понятий по классам, отделам, по определенным общим характеристикам или свойствам. Слово «классификация» имеет два значения. Одно из них – это разделение любых понятий (предметов, предметов, явлений, действий и т. д.) на отдельные категории. Второе означает систему соподчинения этих понятий, разделенных на категории (отделы, категории, группы и т.д.), имеющие закономерные связи между ними. Классифицированные категории организованы (систематизированы) в таком порядке, что объекты, явления, действия, методы сначала распределяются по более крупным группам (классам) на основе общих черт, присущих всем, затем – на более мелкие с учетом их особенностей. При составлении категорий учитывается одна общая черта, присущая классам предметов, но важная, часто фундаментальная в спорте.

Один из основоположников теории физического воспитания А.Д. Новиков считал, что общая систематика физических упражнений должна быть единой для всех звеньев системы физического воспитания, иначе она теряет свое научное и практическое значение. Систематика физических упражнений как важнейшее условие их педагогического использования является одним из основных элементов системы физического воспитания. Классификация физических упражнений в любом виде спорта играет существенную роль в определении объективности нагрузки, получаемой организмом спортсмена по объему и интенсивности во время тренировочного процесса.

В истории физического воспитания существует множество различных классификаций упражнений. Часто классификации строились на чисто формальной основе (например, упражнения со снарядами, на снарядах и без снарядов, гимнастика) или частных, незначительных признаков, определяемых узкой постановкой задач по физическому воспитанию. Полностью разработанной общей классификации физических упражнений пока не создано. Задача состоит в том, чтобы систематизировать все многообразие физических упражнений, исходя из объективных возможностей, которые они предоставляют для выполнения задач комплексного физического воспитания, и сгруппировать их так, чтобы можно было выбирать упражнения с максимальной эффективностью. Немаловажно и то, что классификация предусматривает возможность появления новых форм упражнений. При общем обзоре совокупности физических упражнений в специальной литературе часто прибегают к их группировке по принадлежности к исторически сложившимся видам гимнастики, спорта, игр и туризма. Внутри тех

же групп вводится более дробное деление (например, гимнастика подразделяется на основную, или общеподготовительную, спортивную, вспомогательную спортивную, производственную). Однако такая классификация не отличается достаточной четкостью, не отражает в необходимой степени все более глубокого взаимопроникновения и изменений ранее установленных средств и методов физического воспитания и имеет другие недостатки. При этом следует учитывать, что каждое физическое упражнение имеет не одну, а несколько характерных черт. Поэтому одно и то же упражнение может быть представлено в разных классификациях. В связи с этим невозможно создать единую классификацию упражнений, подходящую для каждого случая [4; 13].

С точки зрения физиологии, совокупность непрерывно связанных друг с другом двигательных действий (движений), направленных на достижение определенной цели (решение двигательной задачи), является упражнением. **Физические упражнения** – это двигательная деятельность, с помощью которой решаются образовательная, воспитательная и оздоровительная задачи физического воспитания. В основу классификации физических упражнений положены различные критерии, что связано с многообразием упражнений, разными их формами и физиологическими механизмами. Различают следующие основные критерии. **Энергетические критерии** – характеризуют упражнения по основным источникам энергии: анаэробным (обеспечение мышечной деятельности организма за счет энергии анаэробных реакций в условиях дефицита кислорода с накоплением в тканях кислых продуктов обмена (молочной кислоты – лактата) и аэробным (обеспечение мышечной дея-

тельности организма за счет энергии аэробных реакций в условиях достаточного поступления, транспорта и утилизации кислорода клетками). Рассмотрим критерии классификации упражнений. **Анаэробные:** алактатные (источники энергии – АТФ и креатинфосфат); лактатные (источник энергии гликолиз, в процессе которого происходит распад углеводов с образованием молочной кислоты). **Аэробные:** источники энергии – процессы окисления углеводов и жиров (данные процессы связаны с непрерывным потреблением кислорода и расходом его работающими мышцами). Соотношение аэробных и анаэробных источников энергии зависит от длительности работы (таблица 1). Данные критерии также используются для классификации упражнений по уровню энерготрат.

Таблица 1 – Соотношение анаэробных и аэробных источников энергии (%) при различной длительности физических упражнений (по: P. Astrand et al., 1970, И.В. Аулик, 1979)

Путь энергопродукции	Продолжительность работы							
	10 с	1 мин	2 мин	4 мин	10 мин	30 мин	1 ч	2 ч
Анаэробный	85	70	50	30	10	5	2	1
Аэробный	15	30	50	70	90	95	98	99

Энергетическая стоимость служит важнейшей характеристикой упражнения. Для определения энергетической стоимости физического упражнения, используют два показателя: – энергетическую мощность; – валовый (общий) энергетический расход. *Энергетическая мощность* – это количество энергии, расходуемое в среднем за единицу времени (1 ккал в 1 с) при

выполнении данного упражнения. *Валовый (общий) энергетический расход* – это количество энергии, расходуемой во время выполнения всего упражнения в целом. Валовый энергетический расход (общая энергетическая стоимость упражнения) может быть определен как произведение средней энергетической мощности на время выполнения упражнения. Например, при беге валовый энергетический расход на преодоление одинаковой дистанции в определенных пределах не зависит от скорости передвижения. При увеличении скорости (энергетической мощности) время преодоления данной дистанции уменьшается, а при снижении скорости, наоборот, увеличивается, так что произведение энергетической мощности на время, т. е. общий энергетический расход, остается неизменным.

В соответствии с типом сокращения основных мышц, осуществляющих выполнение данного упражнения, все физические упражнения можно разделить соответственно на статические и динамические (в зависимости от того, какой характер работы преобладает). *Биомеханические критерии* – разделяют упражнения по структуре движений. В связи с этим выделяют упражнения: циклические; ациклические.

Критерии по направленности упражнений в развитии физических качеств. С помощью данных критериев выделяют упражнения: силовые; скоростно-силовые; упражнения на выносливость; координационные или сложно технические.

Силовые – упражнения с максимальным или почти максимальным напряжением основных мышц. Предельная продолжительность упражнений с максимальным проявлением силы исчисляется несколькими секундами. *Скоростно-силовые* – упражнения, в которых ведущие мышцы одновременно прояв-

ляют относительно большие силу и скорость сокращения. Предельная продолжительность упражнения с большой мощностью мышечных сокращений находится в диапазоне от 3-5 с до 1-2 мин – в обратной зависимости от мощности мышечных сокращений (нагрузки). *Упражнениями на выносливость* – упражнения, при выполнении которых ведущие мышцы развивают не очень большие по силе и скорости сокращения, но способны поддерживать или повторять их на протяжении длительного времени – от нескольких минут до многих часов (в обратной зависимости от силы или мощности мышечных сокращений). ***Критерии предельного времени работы*** – подразделяющие динамические циклические упражнения по зонам относительной мощности (по признаку интенсивности): максимальной; субмаксимальной; большой; умеренной. Чем выше физиологическая мощность («тяжесть работы»), тем короче предельное время выполнения работы.

Возможна также классификация упражнений по ***координационной структуре***. В данном случае можно выделить группы упражнений по нарастающей степени сложности движений тела и отдельных его частей. В соответствии с этим принципом классификации наиболее простыми по координации будут упражнения, основу которых составляют врожденные двигательные рефлексy. *Простейшими* в координационном отношении являются позы лежания и позы сидения. Более *сложные* позы стояния и позы опоры на руки.

В основу классификации по ***уровню построения движений*** положен вертикальный иерархический принцип нервной регуляции движений (от больших полушарий головного мозга к стволу и спинному мозгу).

В рамках данной классификации можно выделить движения, обусловленные: спинно-мозговыми рефлексами; нервными образованиями на уровне стволовой части мозга, ближайших подкорковых ядер и корковых проекций двигательного анализатора. Данная классификация условна в связи с тем, что у человека не существует спинальных или корковых движений в чистом виде. Критерием для классификации физических упражнений может служить также *способ выполнения физических упражнений*: стандартный; нестандартный. *Стандартные (постоянные, неменяющиеся)* способы выполнения характерны, например, для циклических упражнений, в которых строго чередуются определенные физиологические параметры движений (например, бег). Для *нестандартных упражнений* характерны постоянная смена условий спортивной деятельности, а также изменение формы движений и их физиологических характеристик (например, борьба).

Виды спорта со стандартным характером движений можно разделить на две группы: виды спорта, где движения направлены на развитие силы, быстроты, выносливости и оцениваются в точных мерах пространства, силы, времени; виды спорта, где спортсмен должен показать способность управлять своими движениями, использовать для движений различные мышечные группы и т.п. (достижения в этих видах спорта оцениваются в условных единицах – баллах). Следовательно, при классификации физических упражнений можно также выделить оценочный критерии [9; 16].

Современная классификация физических упражнений

Общепринятой в настоящее время считается классификация физических упражнений, предложенная В.С. Фарфелем

(1970). **Позы:** лежание, сидение, стояние, опора на руки. **Движения:** I. Стереотипные (стандартные) движения: 1) качественного значения (с оценкой в баллах), 2) количественного значения (с оценкой в килограммах, метрах, секундах). **Циклические** (по зонам мощности): максимальной, субмаксимальной, большой, умеренной. **Ациклические:** собственно-силовые, скоростно-силовые, прицельные.

II. Ситуационные (нестандартные) движения: спортивные игры; единоборства; кроссы.

Таким образом, все спортивные упражнения разделены первоначально на позы и движения. Или: на статические (для поддержания неподвижного положения); на динамические (при движении в суставах). Затем все движения подразделены по критерию стандартности: на стандартные или стереотипные (с повторяющимся порядком действий); на нестандартные или ситуационные (спортивные игры и единоборства).

Стандартные движения разбиты на две группы по характеру оценки спортивного результата: на упражнения качественного значения (с оценкой в баллах – гимнастика, фигурное катание, прыжки в воду и др.); на упражнения количественного значения (с оценкой в килограммах, метрах, секундах). Динамические упражнения подразделяют: ациклические; циклические; смешанные.

К *циклическим* упражнениям относят такие, при которых чередование двигательных циклов происходит в строго определенном порядке с соблюдением определенного ритма (ходьба, бег, ходьба на лыжах, плавание и т. п.). К *ациклическим упражнениям* относят такие, при которых правильное чередование двигательных циклов отсутствует, ритм движений по-

стоянно нарушается (спортивные игры, поднятие штанги, бокс, борьба и т. п.). Основное различие между циклической и ациклической работой заключается в том, что первую осуществляют с относительно постоянной интенсивностью, а вторую – всегда с переменной.

Среди ациклических упражнений выделяют: собственно-силовые (тяжелая атлетика), скоростно-силовые (прыжки, метания) и прицельные. Циклические упражнения по предельному времени работы и по признаку интенсивности разделены по зонам относительной мощности: максимальной мощности (продолжающиеся до 10-30 с) – короткие дистанции; субмаксимальной мощности (от 30-40 с до 3-5 мин) – средние дистанции; большой мощности (от 5-6 до 20-30 мин) – длинные дистанции; умеренной мощности (от 30-40 мин до нескольких часов) – сверхдлинные дистанции.

*Физиологическая характеристика спортивных поз
и статических нагрузок*

Поза – это закрепление частей скелета в определенном положении. Поддержание какой-либо позы требует от мышц напряжения, величина которого может широко варьировать. Максимальное напряжение мышцы характеризует ее максимальную силу. Такое напряжение длится обычно не более 1 с. Чем меньше величина напряжения мышц, тем дольше оно может поддерживаться. Длительное напряжение, которое поддерживается произвольно, характеризует тонус мышц. При сохранении позы скелетные мышцы осуществляют две формы механической реакции: тонического напряжения (пока возможно достаточно стабильное сохранение позы); фазных (те-

танических) сокращений (для коррекции позы при ее заметных отклонениях от заданного положения и при больших усилиях). Самой простой позой является **лежание**. При лежании усилия мышц минимальны. Однако лежание на воде при плавании не связано с полным расслаблением мышц. Для этой позы требуется активное напряжение разгибателей, противодействующее сопротивлению растянутых сгибателей. Поза «**сидение**» обусловлена небольшим напряжением разгибателей туловища и шеи при относительно расслабленной мускулатуре ног. **Стояние** требует усилия антигравитационных мышц-разгибателей туловища, шеи, ног вследствие малой опоры, а также того, что центр тяжести тела расположен выше площади опоры. Позы «**вис**» и «**упор**» связаны с опорой на руки. В этих позах координация менее сложна, требуются большие усилия мышц. Наиболее простым является вис. Поза «упор» сложнее, так как положение центра тяжести здесь более высокое и требуется значительное напряжение мышц плечевого пояса.

Позы могут иметь произвольный и непроизвольный характер. Произвольное управление позой осуществляется корой больших полушарий. После автоматизации многие позные реакции могут осуществляться непроизвольно, без участия сознания. В организации непроизвольных поз участвуют условные и безусловные рефлексы. Специальные статические и статокинетические рефлексы поддержания позы (установочные рефлексы) происходят с участием продолговатого и среднего мозга. При статической работе энергия расходуется на поддержание напряжения мышцы. **Статическая нагрузка** – вид мышечной работы, который характеризуется непрерывным сокращением скелетных мышц с целью удержания тела или отдельных его

частей. Статическая работа более утомительна для организма и для мышц по сравнению с динамической той же интенсивности и длительности, так как при статической работе отсутствует фаза расслабления мышц, во время которой могут пополниться запасы веществ, израсходованные на мышечное сокращение. В процессе статической работы наблюдаются незначительные увеличения потребления кислорода и минутного объема крови. Существенно возрастает частота сердечных сокращений, артериальное давление, частота дыхания и общее периферическое сопротивление сосудов. Физиологические реакции сердечно-сосудистой системы при статической работе зависят от силы и продолжительности мышечного сокращения. При статических напряжениях, не превышающих 7-8% от максимальных, кровоснабжение мышц обеспечивает необходимый кислородный запрос. При 20%-х статических усилиях кровотока через мышцу уменьшается в 5-6 раз, а при усилиях более 30% от максимальной произвольной силы – прекращается. При выполнении статических нагрузок утомление развивается достаточно быстро, следовательно, такие нагрузки не могут выполняться в течение длительного времени. Данный факт можно объяснить тем, что появляющийся в процессе статической работы очаг возбуждения в моторной зоне коры больших полушарий оказывает угнетающее влияние на другие нервные центры (в частности, на дыхательный и сердечно-сосудистый) [11; 14].

Физиологическая характеристика стандартных циклических и ациклических движений

Стандартные циклические движения. Физиологической основой циклических движений служит ритмический

двигательный рефлекс. Он способствует повышению лабильности и устойчивости нервных центров к ритмическим раздражениям, ускоряет вработываемость. Циклическая работа может выполняться с разной мощностью (интенсивностью). В зависимости от мощности и соответственно длительности циклическую работу делят на работу максимальной, субмаксимальной, большой и умеренной мощности. Работа максимальной мощности продолжается не более 30 секунд, субмаксимальной – до 5-6 минут, большой – 15-20 минут, умеренной – более 20-30 минут.

Физические упражнения максимальной мощности (бег на 100-200 м, плавание на 50 м и др.) выполняются при максимальном напряжении организма. Эти движения вызывают большую кислородную задолженность (90-95 % от кислородного запаса). Потребление кислорода возрастает очень мало. Биохимические сдвиги в крови и моче невелики из-за небольшой продолжительности работы. Восстановление АТФ происходит в основном за счет анаэробных реакций. АТФ восполняется за счет процессов, не требующих наличия кислорода в среде: с помощью креатинкиназной реакции и гликолиза. Соответственно уменьшается содержание в мышце креатинфосфата, гликогена, возрастает концентрация молочной кислоты (лактата). Если эти процессы не в состоянии обеспечить достаточный ресинтез АТФ, то уровень ее в клетке снижается. Возникает быстрое утомление.

Длительность работы при циклических упражнениях субмаксимальной мощности (легкоатлетический бег на 400, 800, 1000 и 1500 м, плавание на 100-400 м, гребля на 1500-2000 м, бег на коньках на 1000-1500 м, велосипедные гонки на 1000-

3000 м) колеблется от 45 секунд до 6 минут. Деятельность сердечно-сосудистой и дыхательной систем этом достигает максимальных пределов. Потребление кислорода непрерывно увеличивается от старта до финиша. Кислородный долг составляет примерно 70-80 % от кислородного запроса. У тренированных людей легочная вентиляция возрастает до 70-140 л в минуту, поглощение кислорода – до 3,5-5,5 л в минуту, ударный объем сердца достигает 150-210 мл, пульс учащается до 180- 210 ударов в минуту, артериальное давление повышается до 160-240 мм рт. ст., минутный объем крови увеличивается до 30-40 л. Восстановительный период по потреблению кислорода и частоте пульса длится от 1 до 2 часов. Наблюдаются резкие биохимические сдвиги в составе крови. Интенсивность газообмена крови еще не успевает за интенсивностью метаболизма мышцы. Значение креатинкиназного пути значительно уменьшается, гликолиз еще эффективен. Тенденция к накоплению лактата сохраняется, однако его концентрация растет медленнее. Начинает включаться и аэробное дыхание, но роль его еще незначительна, поскольку многие ферменты заблокированы низким уровнем рН (высоким содержанием кислот). Начинает активироваться и распад жировой ткани. В этот период на долю окисляемых углеводов приходится 67% окисляемых субстратов, а на долю аэробно окисляемых жирных кислот – 33%. При выполнении работы максимальной и субмаксимальной мощности содержание эритроцитов, гемоглобина и лейкоцитов несколько увеличивается. Концентрация глюкозы в крови повышается.

Физические упражнения большой мощности – все физические упражнения спортивного характера длительностью от

5 до 20-30 минут (легкоатлетический бег на 3-5 км, гребля на 1,5-2 км, бег на лыжах 5 км, гребля на 1,5-2 км, плавание на 800 м, велогонки на 10-20 км и др.). Такие упражнения вызывают более резкие изменения со стороны различных функций организма. Несмотря на почти предельное усиление деятельности систем дыхания, кровообращения, потребность организма в кислороде полностью не удовлетворяется, в каждый момент деятельности образуется и постепенно нарастает кислородный долг, в связи с чем в мышцах и крови накапливаются продукты обмена. При работе большой интенсивности часто возникает «мертвая точка». Восстановительный период длится несколько часов, а иногда может тянуться свыше суток. При работе большой и умеренной мощности происходит значительный выход крови из депо, в связи с чем в ней увеличивается содержание форменных элементов и гемоглобина. Преобладающим в этот период является аэробный ресинтез АТФ. Окисляемые субстраты состоят на 13 % из углеводов и на 87 % из жирных кислот.

Физические упражнения умеренной мощности – все физические упражнения спортивного характера длительностью от 30 – 40 минут до нескольких часов (спортивная ходьба на 10, 20, 30 и 50 км, легкоатлетический бег на 20, 25, 30 км и 42 км 195 м, так называемый марафонский бег, велосипедные гонки на 50, 100 и 200 км, бег на лыжах на 10, 15, 18, 30 и 50 км, плавание на 5 км и больше и некоторые другие). Данные упражнения предъявляет высокие требования к организму, в первую очередь к центральной нервной системе. Необходима высокой степени уравновешенность возбuditельно-тормозных процессов, обуславливающих согласованность в деятельности отдельных органов и

систем. Характерным показателем работы умеренной мощности является относительно небольшая величина кислородного долга, так как кислородный запрос покрывается потреблением кислорода во время работы. Пульс учащается до 140-180 ударов в минуту, систолический объем увеличивается до 120-160 мл, минутный объем сердца колеблется от 15 до 20 л, систолическое давление повышается на 15-30, диастолическое – снижается или повышается на 5-10 мм рт. ст. При очень длительной и истощающей работе в конце дистанции наблюдается снижение как систолического, так и диастолического давления. Потребление кислорода устанавливается на уровне, близком к 80% от максимального потребления кислорода (МПК) данного спортсмена. Однако минутный кислородный запрос на длинных дистанциях обычно превышает предел аэробных возможностей человека, что приводит к образованию кислородного долга. Продолжительность восстановительного периода находится в зависимости от длины дистанции. Работоспособность после сверхдлинных дистанций восстанавливается лишь через 1-2 суток. Большие изменения наблюдаются в крови. Так, в частности, падает содержание сахара в крови в 2 раза, что может повести к тяжелым нарушениям в центральной нервной системе и снижению общей работоспособности, поэтому на всех соревнованиях на сверхдлинные дистанции принято проводить углеводное подкармливание спортсменов в пути. При работе большой и умеренной мощности происходит значительный выход крови из депо, в связи с чем в ней увеличивается содержание форменных элементов и гемоглобина. Преобладающим в этот период является аэробный ресинтез АТФ. Окисляемые субстраты состоят на 13% из углеводов и на 87% из жирных кислот [9; 16].

Стандартные ациклические движения. Ациклические движения представляют собой целостные, законченные двигательные акты, не связанные между собой, имеющие самостоятельное значение. Формирование двигательных навыков затруднено вследствие отсутствия повторного воспроизведения упражнений в стандартной, неизменной форме. Стандартные ациклические движения подразделяют на движения качественного значения, оцениваемые в баллах (гимнастика, фигурное катание и др.), и на движения, имеющие количественную оценку. Во всех этих упражнениях сочетается динамическая и статическая работа анаэробного (прыжки, метания) или анаэробно-аэробного характера (вольные упражнения в гимнастике, произвольная программа в фигурном катании и др.), которые по длительности выполнения соответствуют зонам максимальной и субмаксимальной мощности.

При выполнении **гимнастических упражнений** мышцы совершают в основном скоростно-силовую и собственно-силовую работу. Важно функциональное состояние органов чувств, вестибулярного аппарата. Кислородный запрос невелик. Смена движений определяет резко выраженное перераспределение крови. Частота сердечных сокращений возрастает. Артериальное давление повышается до 150-180 мм рт. ст. **Движения фигуристов** характеризуются большой скоростью, сложными прыжками и вращениями тела. Важна импульсация от органов зрения и слуха, а также от рецепторов мышц шеи. Большое значение имеет состояние вестибулярного аппарата. Во время выполнения движений потребление кислорода возрастает до 1,5-2 л/мин. Выступление заканчивается при значительном кислородном долге и накоплении молочной кислоты в

крови. Частота сердечных сокращений увеличивается до 170-180 уд/мин.

Среди движений с **количественной оценкой** выделяют: *скоростно-силовые* (прыжки, метания), где вес ядра, молота, диска, копья или вес собственного тела спортсмена – величина неизменная, а спортивный результат определяется заданным снаряду или телу ускорением. При выполнении прыжков тонус скелетных мышц регулируется рефлекторно. При изменениях положения головы импульсы от кожи и сухожилий шеи рефлекторно изменяют тонус мышц туловища и конечностей. Энергетические затраты и функциональные сдвиги в организме во время соревнований невелики, но отмечается большое нервно-эмоциональное напряжение. Несколько возрастает частота сердечных сокращений, легочная вентиляция и потребление кислорода. При метаниях большое значение имеет деятельность органов чувств. Важна также импульсация от рецепторов кожи сухожилий шеи. Двигательная активность определяется в том числе и функциональным состоянием вестибулярного аппарата. *Собственно-силовые*, характерные, например, для тяжелой атлетики, где сила спортсмена направлена на преодоление массы поднимаемой штанги. Такие упражнения вызывают специфические изменения в органах дыхания и кровообращения (так как упражнения сопровождаются задержкой дыхания и натуживанием). Работа мышц происходит в анаэробных условиях. Дыхание и кровообращение усиливаются по окончании работы. Эти виды спорта позволяют существенно повысить силу мышц конечностей и туловища и вызвать гипертрофию мышц. Однако возможны отклонения в деятельности аппарата кровообращения. Сердечно-сосудистая и дыха-

тельная системы существенно отстают от мышечной массы. *Прицельные движения* (стрельба пулевая, из лука, городки и др.). Данные упражнения требуют устойчивости позы, тонкой мышечной координации, точности анализа сенсорной информации

Физиологическая характеристика нестандартных движений

К нестандартным или ситуационным движениям относят спортивные игры (баскетбол, волейбол, теннис, футбол, хоккей и др.) и единоборства (бокс, борьба, фехтование). К этой же группе причисляют кроссы из-за большой сложности профиля современных трасс. Для этих движений характерны: переменная мощность работы (от максимальной до умеренной или полной остановки спортсмена), сопряженная с постоянными изменениями структуры двигательных действий и направления движений; изменчивость ситуации, сочетаемая с дефицитом времени. Складывается своеобразный динамический стереотип нервных процессов, обеспечивающий быстрый переход, переключение функций с одного уровня деятельности на другой, с высокого на низкий и наоборот. Предъявляются повышенные требования к функциональной подготовленности, координационным способностям, нервно-психическим качествам.

Нестандартные упражнения характеризуются ациклической или смешанной (циклической и ациклической) структурой движений, преобладанием динамической скоростно-силовой работы (в борьбе существенны и статические напряжения), высокой эмоциональностью. При играх необходимо хорошее функциональное состояние органов слуха и зрения.

Частота сердечных сокращений может резко повышаться до 170-180 уд/мин. При единоборствах важно функциональное состояние органа зрения, вестибулярного аппарата. Поглощение кислорода может увеличиваться до 4- 5 л/мин, частота сердечных сокращений – до 170-180 уд/мин.

Согласно структурно-функциональной классификации (В.С. Фомин с соавт., 1985) все многообразие видов спорта (более 500) на I уровне делится на три большие группы: циклические, ациклические и спортивные противоборства. В основу предложенной классификации различных видов спорта положена их биомеханическая структура: вид организации движений, характерной для него; взаимодействие с опорой, снарядом или соперником или преодоление дистанции, сил инерции или тяжести. Вторичной характеристикой (функциональной) является физиологическая характеристика видов спорта. Каждая из этих трех групп имеет в своей структуре специфические отличительные признаки. В циклических видах спорта наиболее отличительным структурным признаком является преодоление дистанции с разной скоростью путем взаимодействия с опорой, для ациклических – взаимодействие с опорой, для противоборств – преодоление противодействия соперников.

Для циклических видов спорта характерно непрерывное выполнение стереотипно (привычно) повторяющихся циклов, состоящих из относительно простых по структуре движений, позволяющих передвигаться в пространстве. Например, ходьба состоит из циклов переноса и опоры каждой ноги, в беге имеется фаза полета. Все циклические виды спорта имеют и физиологическое сходство: в основе их циклов лежит ритмиче-

ский двигательный рефлекс, вследствие которого каждый двигательный цикл тесно связан с последующим рефлекторно, то есть один рефлекс, завершаясь, вызывает следующий. На II и III уровнях классификации в зависимости от скорости преодоления дистанции (следовательно, развиваемой мощности) все циклические виды спорта разделены на 4 группы-зоны: зона максимальной мощности; зона субмаксимальной мощности; зона большой мощности; зона умеренной мощности. Такое деление очень важно, так как каждая зона имеет свое физиологическое обоснование. По структуре виды спорта, входящие в эти зоны, имеют как сходство, так и различия. Так, в зоне максимальной мощности общим признаком являются короткие дистанции, преодолеваемые с максимальной скоростью: в легкой атлетике – бег на дистанции 100-200-400 м; плавании – 25-50 м, велогонки – 200 м. Различия имеются также и в каждом конкретном виде спорта: в плавании тело занимает горизонтальное положение, опорой является среда, руки также выполняют опорную функцию, сила тяжести уменьшена выталкивающей силой воды, а сила лобового сопротивления среды значительно больше воздуха. Рассмотрим еще некоторые подходы к классификации упражнений [11; 14].

1. *Классификация упражнений по преимущественной целевой направленности их использования, по их назначению в подготовке и демонстрации достижений, предусматриваемых этапными целями, реализуемыми в процессе физического воспитания.* По этому признаку упражнения подразделяются на общеразвивающие, профессионально-прикладные, спортивные, восстановительные, рекреационные, лечебные, профилактические и др. В свою очередь, в зависи-

мости от значимости их в соответствующем виде физкультурной деятельности, они могут иметь различные разновидности. Например, спортивные упражнения подразделяются на соревновательные, специально-подготовительные и общеподготовительные. Есть смысл различать подготовительные и целевые (этапно-целевые) упражнения. Последние (целевые) представляют собой упражнения, при выполнении которых в процессе физического воспитания поэтапно выявляют определенные достижения, соответствующие программным целям, реализуемым в итоге того или иного этапа. Часто такими являются спортивно-соревновательные упражнения. Но не только они и далеко не всегда. Определенные этапные достижения по ходу физического воспитания демонстрируют и в унифицированных программно-нормативных, и в тестирующих, и в контрольных, и в иных упражнениях, становящихся предметом совершенствования и потому приобретающих значение условно-целевых. Что же касается подготовительных упражнений, то они, как подсказывает уже их название, являются средствами подготовки к достижениям, демонстрируемым в этапно-целевых упражнениях. Комплекс подготовительных упражнений подразделяется на группы общеподготовительных и специально-подготовительных упражнений. Первые отличаются от целевых структурно, а часто и по проявляемым физическим способностям, но тем не менее могут способствовать продвижению к целевым достижениям (в частности, благодаря так называемому косвенному положительному «переносу» двигательных умений, навыков и особенно путем содействия росту общей тренированности). Специально-подготовительные же упражнения в той или иной мере подобны целевым упражне-

ниям, совпадают с ними в определенных фрагментах или воспроизводят в целом их характерные черты. Вместе с тем специально-подготовительные упражнения имеют и определенные отличия от целевых упражнений, вытекающие из необходимости постепенно и эффективно воздействовать на формирование и совершенствование двигательных навыков и на развитие физических качеств, определяющих достижения в целевых упражнениях. Специально-подготовительные упражнения, которые имеют черты, возможно близко подобные тем, какие будут характерны для целевых упражнений, рассчитанных на новое достижение, логично называть «модельно-целевыми» упражнениями, поскольку в изложенном смысле они моделируют целевые упражнения. Соревновательные упражнения представляют собой двигательные действия, которые являются предметом спортивной специализации и выполняются в соответствии с правилами соревнований по данному виду спорта. Специально-подготовительные упражнения – это упражнения, представляющие те или иные варианты соревновательного упражнения. Обязательным признаком этих упражнений является существенное сходство с соревновательным действием как по форме, так и по характеру проявления усилий. Обще-подготовительные упражнения – это все остальные упражнения, включаемые в спортивную тренировку и служащие, прежде всего, средствами общей подготовки спортсмена.

2. Одной из широко распространенных и практически оправданных в настоящее время является *классификация физических упражнений по тем требованиям, которые они преимущественно предъявляют к физическим качествам человека, и по некоторым дополнительным признакам*. Со-

ответственно выделяют: скоростно-силовые виды упражнений, характеризующиеся максимальной интенсивностью, или мощностью усилий (спринтерский бег, метания, прыжки, поднятие штанги и т.п.); виды упражнений, требующие преимущественного проявления выносливости в движениях циклического характера (бег на средние и длинные дистанции, лыжные гонки, ходьба, плавание, гребля на соответствующие дистанции и т.п.); виды упражнений, требующие проявления главным образом координационных и других способностей в условиях строго заданной программы движений (гимнастические и акробатические упражнения, прыжки в воду, фигурное катание на коньках, синхронное плавание и т.п.); виды упражнений, требующие комплексного проявления физических качеств в условиях переменных режимов двигательной деятельности, непрерывного изменения ситуаций и форм действий (борьба, бокс, фехтование, спортивные игры и т.д.). По этому признаку выделяют упражнения для развития сенсорно-перцептивных, интеллектуальных, эстетических и волевых способностей и т.д.

3. Классификация упражнений по преимущественному проявлению определенных двигательных умений и навыков. Здесь обычно различают акробатические, гимнастические, игровые, беговые, прыжковые, метательные и другие упражнения.

4. Классификация упражнений по структуре движений. В этом случае упражнения подразделяются на циклические, ациклические и смешанные. В группу циклических упражнений входят ходьба, бег, плавание, гребля, передвижение на велосипеде и на лыжах, бег на коньках и др. Их характерными признаками являются закономерная последовательность, повторяемость и связь самих циклов. К ациклическим

упражнениям относятся: метания диска и молота, толкание ядра, прыжки с места, гимнастические упражнения на снарядах, рывок и толчок штанги и др. Здесь каждое упражнение представляет собой законченное действие, а если оно будет многократно повторяться, то не станет циклическим, так как повторение не вытекает из сущности самого действия. К смешанным упражнениям относятся такие, в которых сочетаются действия циклического и ациклического типа. В эту группу входят прыжки в длину с разбега, прыжки с шестом, метание копья с разбега и т.д.

5. Классификация упражнений, построенная по преимущественному воздействию на развитие отдельных мышечных групп. В зависимости от того, на какие мышечные группы они воздействуют, выделяют упражнения для мышц шеи и затылка, спины, живота, плечевого пояса, плеча, предплечья, кисти, таза, бедра, голени и стопы. Такая классификация широко применяется при составлении комплексов силовых упражнений в процессе проведения занятий по бодибилдингу, атлетической гимнастике, пауэрлифтингу, гиревому спорту и др.

6. Классификация упражнений по особенностям режима работы мышц. При этом выделяют динамические упражнения, если в процессе выполнения какого-либо действия мышцы сокращаясь, укорачиваются или удлиняются; статические (изометрические), при выполнении которых длина мышцы при сокращении остается неизменной; комбинированные, т.е. одновременно сочетающие оба режима работы мышц.

7. Классификация упражнений по различию участвующих в работе механизмов энергообеспечения мышечной деятельности. В этом случае различают упражнения аэробно-

го характера, когда энергообеспечение мышечной работы осуществляется в основном за счет процессов окисления с участием кислорода; анаэробного характера, выполнение которых происходит в бескислородных условиях; и аэробно-анаэробные упражнения, т.е. смешанного характера.

8. Классификация упражнений по интенсивности работы. Существуют различные способы оценки интенсивности, поэтому группировка и уровни градации упражнений по этому признаку в отдельных видах физической культуры может происходить по-разному. Как правило, они подразделяются на упражнения максимальной, субмаксимальной, большой, средней, малой или умеренной интенсивности.

Помимо указанных классификаций существуют и иные классификации упражнений: по воздействию на различные системы и функции организма (на развитие органов дыхания, кровообращения, вестибулярного аппарата и т.д.), по снаряговому признаку (без снаряда, со снарядами и пр.), по предметным формам применения (гимнастика, спорт, игры, туризм); по числу занимающихся, выполняющих упражнения (без партнера, с партнером). Не потеряла своей педагогической ценности классификация физических упражнений, разработанная П.Ф. Лесгафтом в соответствии с дидактическим правилом «от простого к сложному». Разделы и основные группы его классификации упражнений следующие: раздел – простые упражнения (элементарные движения, сложные движения, упражнения с передвижением, на месте, метания); раздел – сложные упражнения или упражнения с увеличивающимся напряжением (упражнения с отягощением, усложненные, продолжительные, ходьба и бег, упражнения в метании с увеличением напряжения, упражнения в лазаньи, упраж-

нения в прыгании, упражнения в борьбе); раздел – упражнения в виде сложных действий (игры, прогулки, плавание, бег на коньках, фехтование). Классификация П.Ф. Лесгафта характеризует одну сторону физических упражнений – их сложность [9; 14; 16].

2.3 ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ФИЗИЧЕСКИХ КАЧЕСТВ

Физическая подготовленность человека характеризуется степенью развития основных физических качеств – силы, выносливости, гибкости, быстроты, ловкости и координации. Физические качества отражают качественные и количественные характеристики движения. В результате комплексной подготовки физических способностей лучше развиваются основные физические качества человека, не нарушается гармония в деятельности всех систем и органов человека. Например, развитие скорости должно происходить в единстве с развитием силы, выносливости, ловкости. Именно такая слаженность и приводит к овладению жизненно необходимыми навыками. Основу двигательных способностей человека составляют физические качества, а форму проявления – двигательные умения и навыки. Физические качества и двигательные навыки, полученные в результате физических занятий, могут быть легко перенесены человеком в другие области его деятельности и способствовать быстрому приспособлению человека к изменяющимся условиям труда, быта, что очень важно в современных жизненных условиях. Между развитием физических качеств и формирова-

нием двигательных навыков существует тесная взаимосвязь. Двигательные качества формируются неравномерно и неодновременно. Наивысшие достижения в силе, быстроте, выносливости достигаются в разном возрасте.

Развитие физических качеств в разной мере зависит от врожденных особенностей. Вместе с тем в индивидуальном развитии ведущим механизмом является условно-рефлекторный. Этот механизм обеспечивает качественные особенности двигательной деятельности конкретного человека, специфику их проявления и взаимоотношений. При тренировке скелетных мышц (и соответствующих отделов центральной нервной системы) одной стороны тела условно-рефлекторным путем достигаются идентичные реакции отделов нервной системы и мышц другой половины тела, обеспечивающие развитие данного качества на неупражнявшихся симметричных мышцах. Для проявления физических качеств характерна их меньшая осознаваемость по сравнению с двигательными навыками, большая значимость для них биохимических, морфологических и вегетативных изменений в организме.

Физиологические основы тренировки мышечной силы

Сила – способность за счет мышечных сокращений преодолеть сопротивление. Различают: максимальную (абсолютную) силу; скоростную силу; силовую выносливость. Максимальная сила зависит от величины поперечного сечения мышцы.

Абсолютная сила – это отношение мышечной силы к физиологическому поперечнику мышцы (площади поперечного разреза всех мышечных волокон). Она измеряется в Ньютонах или килограммах силы на 1 см^2 ($\text{Н}/\text{см}^2$ или $\text{кг}/\text{см}^2$). В спортив-

ной практике измеряют динамометром силу мышцы без учета ее поперечника. *Относительная сила* – это отношение мышечной силы к ее анатомическому поперечнику (толщине мышцы в целом, которая зависит от числа и толщины отдельных мышечных волокон). Она измеряется в тех же единицах. В спортивной практике для ее оценки используют более простой показатель: отношение мышечной силы к массе тела спортсмена, т. е. в расчете на 1 кг. Абсолютная мышечная сила необходима в собственно-силовых упражнениях, где максимальное изометрическое напряжение обеспечивает преодоление большого внешнего сопротивления: при подъемах штанги максимального или околорекордного веса, при выполнении в гимнастике стойки на кистях, переднего и заднего равновесия на кольцах и упора руки в сторону («крест») и др. Относительная мышечная сила определяет успешность перемещения собственного тела (например, в прыжках).

В зависимости от режима мышечного сокращения различают статическую (изометрическую) силу, проявляемую при статических усилиях, и динамическую силу (при динамической работе), в том числе так называемую взрывную силу. Взрывная сила определяется скоростно-силовыми возможностями человека, которые необходимы для придания возможно большего ускорения собственному телу или спортивному снаряду (например, при стартовом разгоне). Она лежит в основе таких важных для спортсмена качеств, как прыгучесть (при прыжках) или резкость (в метаниях, ударах). При проявлении взрывной силы важна не столько величина силы, сколько ее нарастание во времени, т.е. градиент силы. Чем меньше длительность нарастания силы до ее максимального значения, тем

выше результативность выполнения прыжков, метаний, бросков, ударов. Скоростно-силовые возможности человека в большей мере зависят от наследственных свойств организма, чем абсолютная изометрическая сила.

В спортивной практике силу мышцы измеряют динамометром без учета ее поперечного сечения. Скоростная сила определяется скоростью, с которой может быть выполнено силовое упражнение или силовой прием. Силовая выносливость определяется по числу повторений силового упражнения до крайней усталости. Для развития максимальной силы выработан метод максимальных усилий, рассчитанный на развитие мышечной силы за счет повторения с максимальным усилием необходимого упражнения. Для развития скоростной силы необходимо стремиться наращивать скорость выполнения упражнений или при той же скорости прибавлять нагрузку. Одновременно растет и максимальная сила, а на ней, как на платформе, формируется скоростная. Для развития силовой выносливости применяется метод «до отказа», заключающийся в непрерывном упражнении со средним усилием до полной усталости мышц. Чтобы развить силу, нужно: 1) укрепить мышечные группы всего двигательного аппарата; 2) развить способности выдерживать различные усилия (динамические, статические и др.); 3) приобрести умение рационально использовать свою силу.

Сила особенно эффективно растет не от работы большой суммарной величины, а от кратковременных, но интенсивно выполняемых упражнений. Решающее значение для формирования силы имеют последние попытки, выполняемые на фоне утомления. Для повышения эффективности занятий рекомен-

дуются включать в них вслед за силовыми упражнениями упражнения динамические, способствующие расслаблению мышц и пробуждающие положительные эмоции, – игры, плавание и т.п. Уровень силы характеризует определенное морфофункциональное состояние мышечной системы, обеспечивающей двигательную, корсетную, насосную и обменную функции. Показателем мышечной силы отражается уровень состояния мышечной системы. Влияние на проявление силовых способностей оказывают разные факторы, вклад которых в каждом конкретном случае меняется в зависимости от конкретных двигательных действий и условий их осуществления, вида силовых способностей, возрастных, половых индивидуальных особенностей человека. Среди них выделяют: 1) собственно мышечные; 2) центрально-нервные; 3) личностно-психические; 4) биомеханические; 5) биохимические; 6) физиологические факторы; 7) различные условия внешней среды, в которых осуществляется двигательная деятельность.

К собственно мышечным факторам относят: сократительные свойства мышц, которые зависят от соотношения белых (относительно быстро сокращающихся) и красных (относительно медленно сокращающихся) мышечных волокон; активность ферментов мышечного сокращения; мощность механизмов анаэробного энергообеспечения мышечной работы; физиологический поперечник и массу мышц; качество межмышечной координации. Суть центрально-нервных факторов состоит в интенсивности (частоте) эффекторных импульсов, посылаемых к мышцам, в координации их сокращений и расслабления, в трофическом влиянии центральной нервной системы на их функции. Нервная регуляция обеспечивает разви-

тие силы за счет совершенствования деятельности отдельных мышечных волокон двигательных единиц целой мышцы и межмышечной координации. Она включает следующие факторы: увеличение частоты нервных импульсов, поступающих в скелетные мышцы от мотонейронов спинного мозга и обеспечивающих переход от слабых одиночных сокращений их волокон к мощным тетаническим; активация многих двигательных единиц; при увеличении числа вовлеченных в двигательный акт двигательных единиц повышается сила сокращения мышцы; синхронизация активности двигательных единиц – одновременное сокращение большего числа активных двигательных единиц резко увеличивает силу тяги мышцы; межмышечная координация – сила мышцы зависит от деятельности других мышечных групп: сила мышцы растет при одновременном расслаблении ее антагониста, она уменьшается при одновременном сокращении других мышц и увеличивается при фиксации туловища или отдельных суставов мышцами-антагонистами.

От личностно-психических факторов зависит готовность человека к проявлению мышечных усилий. Они включают в себя мотивационные и волевые компоненты, а также эмоциональные процессы, способствующие проявлению максимальных, либо интенсивных и длительных мышечных напряжений. Определенное влияние на проявление силовых способностей оказывают биомеханические (расположение тела и его частей в пространстве, прочность звеньев опорно-двигательного аппарата, величина перемещаемых масс и др.), биохимические (гормональные) и физиологические (особенности функционирования периферического и центрального кровообращения, дыхания) и другие факторы. Воспитание силы сопровождается

целым комплексом изменений в организме. Так, в ЦНС увеличивается сила нервных процессов, что позволяет добиться мощного потока импульсов, направляемых к соответствующим группам мышц; в результате увеличивается как количество включаемых в работу двигательных единиц, так и степень напряжения каждой из них. В самих мышцах за счет активизации синтеза белка при этом происходит увеличение так называемого физиологического поперечника, преимущественно за счет утолщения мышечных волокон (в меньшей степени – их числа); это явление называется рабочей гипертрофией мышц. Именно благодаря ей тренируемые мышцы становятся более плотными, рельефными, упругими. Упражнения «на силу» сопровождаются возрастанием кровоснабжения мышц за счет увеличения количества капилляров на единицу сечения мышцы, что обеспечивает больший приток крови в условиях усиления процессов белкового синтеза. Естественно, что это создает дополнительную нагрузку для сердца: с одной стороны, каждая единица активной мышечной массы требует большего кровоснабжения, а с другой – самих таких единиц в связи с гипертрофией становится все больше, и растет масса тела человека [4; 9; 10; 11].

Психофизиологические механизмы увеличения мышечной силы связаны с изменениями функционального состояния (бодрости, сонливости, утомления), влияниями мотиваций и эмоций, усиливающих симпатические и гормональные воздействия со стороны гипофиза, надпочечников и половых желез; биоритмов. Важную роль в развитии силы играют мужские половые гормоны (андрогены), которые обеспечивают увеличение синтеза сократительных белков в скелетных мышцах. Их у

мужчин в 10 раз больше, чем у женщин. Этим объясняется большой тренировочный эффект развития силы у спортсменов по сравнению со спортсменками, даже при абсолютно одинаковых тренировочных нагрузках. Открытие эффекта андрогенов привело к попыткам ряда тренеров и спортсменов использовать для развития силы аналоги половых гормонов – анаболические стероиды. Однако, вскоре обнаружили пагубные последствия их приема. В результате действия анаболиков у спортсменов-мужчин подавляется функция собственных половых желез (вплоть до полной импотенции и бесплодия), а у женщин-спортсменок происходит изменение вторичных половых признаков по мужскому типу (огрубение голоса, изменение характера оволосения) и нарушается специфический биологический цикл женского организма (возникают отклонения в длительности и регулярности месячного цикла, вплоть до полного его прекращения и подавления детородной функции). Особенно тяжелые последствия наблюдаются у спортсменов-подростков. В результате подобные препараты были отнесены к числу запрещенных допингов. Попытки заставить мышцу развивать мощные тетанические сокращения с помощью электростимуляции также не привели к успеху. Эффект воздействия прекращался через 1-2 недели, а искусственно вызванная способность развивать сильные сокращения не могла полноценно использоваться, так как не включалась в необходимые двигательные навыки.

У каждого человека имеются определенные резервы мышечной силы, которые могут быть включены лишь при экстремальных ситуациях (чрезвычайная опасность для жизни, чрезмерное психоэмоциональное напряжение и т.п.). В услови-

ях электрического раздражения мышцы или под гипнозом можно выявить максимальную мышечную силу, которая окажется больше той силы, которую человек проявляет при предельном произвольном усилии – так называемой максимальной произвольной силы. Разница между максимальной мышечной силой и максимальной произвольной силой называется дефицитом мышечной силы. Эта величина уменьшается в ходе силовой тренировки, так как происходит перестройка морфофункциональных возможностей мышечных волокон и механизмов их произвольной регуляции. У систематически тренирующихся спортсменов наряду с экономизацией функций происходит относительное увеличение общих и специальных физиологических резервов. При этом первые реализуются через общие для различных упражнений проявления физических качеств, а вторые – в виде специальных для каждого вида спорта навыков и особенностей силы, быстроты и выносливости.

К числу общих функциональных резервов мышечной силы отнесены следующие факторы: включение дополнительных ДЕ в мышце; синхронизация возбуждения ДЕ в мышце; своевременное торможение мышц-антагонистов; координация (синхронизация) сокращений мышц-агонистов; повышение энергетических ресурсов мышечных волокон; переход от одиночных сокращений мышечных волокон к тетаническим; усиление сокращения после оптимального растяжения мышцы; адаптивная перестройка структуры и биохимии мышечных волокон (рабочая гипертрофия, изменение соотношения объемов медленных и быстрых волокон и др.) [4; 9; 10; 11].

*Физиологические механизмы развития
скорости движений*

Значительная часть спортивных упражнений не только требует максимально возможного развития скорости движений, но и происходит в условиях дефицита времени. Достижение успеха в подобных упражнениях возможно лишь при хорошем развитии физического качества быстроты.

Под *быстротой* обычно понимается способность выполнять движения с большой скоростью и высокой частотой. Это качество характерно для бегунов на короткие дистанции. Сама быстрота движения определяется рядом компонентов: временем скрытой двигательной реакции, временем выполнения единичного движения, частотой смены одиночных движений (темпом движений) и др. Необходимо отметить, что первый и третий компоненты во многом детерминированы генетически. Именно поэтому при тренировке быстроты обращают внимание на развитие силы, за счет которой удастся серьезно повлиять на результат. Быстрота – это способность совершать движения в минимальный для данных условий отрезок времени. Различают комплексные и элементарные формы проявления быстроты. В естественных условиях спортивной деятельности быстрота проявляется обычно в комплексных формах, включающих скорость двигательных действий и кратковременность умственных операций, и в сочетании с другими качествами. К элементарным формам проявления быстроты относятся следующие. Общая скорость однократных движений (или время одиночных действий), например, прыжков, метаний. Время двигательной реакции – латентный (скрытый) период простой (без выбора) и сложной (с выбором) сенсомоторной реакции,

реакции на движущийся объект (имеющее особенное значение в ситуационных упражнениях и спринте). Максимальный темп движений, характерный, например, для спринтерского бега.

Быстрота определяется подвижностью нервных процессов, координацией мышц со стороны центральной нервной системы, особенностями строения и сократительными свойствами мышц. С физиологической точки зрения быстрота реакции зависит от скорости протекания следующих фаз: 1) возникновения возбуждения в рецепторе (зрительном, слуховом, тактильном и др.), участвующем в восприятии сигнала; 2) передачи возбуждения в ЦНС; 3) перехода сигнальной информации по нервным путям, ее анализа и формирования эфферентного сигнала; 4) проведения эфферентного сигнала от центральной нервной системы к мышце; 5) возбуждения мышцы и появления в ней механизма активности.

Максимальная частота движений зависит от скорости перехода двигательных нервных центров из состояния возбуждения в состояние торможения и обратно, она зависит от лабильности нервных процессов. Развитие быстроты – это развитие способности быстро осуществлять движения. Тренировка быстроты способствует улучшению показателей практически всех физиологических систем: в ЦНС растет сила и подвижность нервных процессов, достигает высоких значений состояние кислород-транспортных систем, в опорно-двигательном аппарате происходят изменения, соответствующие возникающим при тренировке силы, и т.д. При занятиях упражнениями на быстроту (особенно на скоростную выносливость) максимальных значений достигают показатели минутного объема крови, кровотока в мышцах и в миокарде, потребления кисло-

рода организмом и пр. Увеличение максимальной частоты движений в различные возрастные периоды неодинаково. Наибольший ежегодный прирост отмечается у детей от 4 до 6 и от 7 до 9 лет. В последующие возрастные периоды темпы прироста снижаются.

Оценка времени двигательной реакции (ВДР) производится от момента подачи сигнала до ответного действия. Она является одним из наиболее распространенных показателей при тестировании быстроты. Это время чрезвычайно мало для передачи возбуждения от рецепторов в нервные центры и от них к мышцам. В основном оно затрачивается на проведение и обработку информации в высших отделах мозга и поэтому служит показателем функционального состояния центральной нервной системы. У нетренированных лиц величина ВДР при движении пальцем в ответ на световой сигнал укорачивается с возрастом от 500-800 мс у детей 2-3-х лет до 190 мс у взрослых людей. Для спортсменов характерны более короткие величины этой реакции: в среднем 120 мс у спортсменов и 140 мс – у спортсменок. У высококвалифицированных представителей ситуационных видов спорта и бегунов на короткие дистанции эти величины еще меньше – порядка 110 мс, в отличие от бегунов-стайеров, показывающих 200-300 мс и более.

При выполнении специализированных упражнений ВДР у высококвалифицированных спортсменов также очень невелико. Так, стартовое время (от выстрела стартового пистолета до ухода со старта) у бегунов-спринтеров, участников Олимпийских игр и чемпионатов мира, составляет, в среднем, при беге на 50-60 м 139 мс у мужчин и 159 мс у женщин, при беге на 100 м, соответственно, 150-160 мс и 190 мс. Знаменитый

спринтер Бен Джонсон мог уходить со старта через 99,7 мс. По теоретическим расчетам ВДР, равное 80-90 мс, вообще составляет для человека предел его функциональных возможностей. Факторами, влияющими на ВДР, являются врожденные особенности человека, его текущее функциональное состояние, мотивации и эмоции, спортивная специализация, уровень спортивного мастерства, количество воспринимаемой спортсменом информации. Другим простым показателем быстроты является максимальный темп постукиваний пальцем за короткий интервал времени – 10 с, так называемый теппинг-тест. Взрослые лица производят 50-60 движений за 10 с, спортсмены ситуационных видов спорта и спринтеры – порядка 60-80 движений и более. Особым проявлением быстроты является скорость специализированных умственных операций: при решении тактических задач высококвалифицированные спортсмены затрачивают всего 0,5-1,0 с, а время принятия решения составляет у них половину этого периода.

При осуществлении реакции на движущийся объект (РДО) большое значение приобретают явления экстраполяции, позволяющие предвидеть возможные траектории перемещения соперников или спортивных снарядов, что ускоряет подготовку ответных действий спортсмена. Это особенно необходимо, например, в хоккее, теннисе, стрельбе по летящим тарелкам и т. п. Способствуют этому и поисковые движения глаз: быстрота действий спортсмена здесь связана со скоростными возможностями мышц глазо-двигательного аппарата, без которых невозможно эффективно осуществлять следящие движения. В особых ситуациях (электрическое раздражение, гипноз, сильное эмоциональное потрясение) у человека может неимоверно

возрасти быстрота его реакций. Так, например, максимальный темп постукиваний достигает 15 в 1 с, хотя при произвольных движениях он не превышает 6-12 в 1 с. Это доказывает наличие физиологических резервов быстроты даже у нетренированного человека [3; 9; 10; 11].

Для каждого человека имеются свои пределы роста быстроты, контролируемые генетически. Скорость ее нарастания также является врожденным свойством. Кроме того, в спорте существует явление стабилизации скорости движений на некотором достигнутом уровне. Повысить этот предел произвольно обычно не удастся, и в тренировке применяются специальные средства: бег под горку, бег на тредбане с повышенной скоростью с использованием вися на ремнях, бег за мотоциклом, за лошадью, плавание с тянущей резиной и т. п. Этим путем достигается дополнительное повышение лабильности нервных центров и работающих мышц.

В настоящее время принято различать два типа мышечных волокон по структуре и функциональным возможностям: «быстрые» (белые), способные развивать большую силу и скорость мышечного сокращения, но не приспособленные к длительной работе на выносливость; «медленные» (красные), работающие в медленном, но длительном режиме. В быстрых мышечных волокнах преобладают анаэробные процессы энергообеспечения, а в медленных – аэробные (поэтому в них значительно больше кровеносных капилляров, выше содержание миоглобина, большая активность окислительных ферментов). Состав мышечных волокон обусловлен генетически, но тренировки на выносливость в определенной степени увеличивают количество красных мышечных волокон. Но при выборе спор-

тивной специализации наследственный фактор является доминирующим. Признавая значимость генетического фактора, не следует умалять роли внешней среды. Генетическая информация может реализоваться только в том случае, если она в каждом возрастном периоде будет оптимально взаимодействовать с определенными условиями среды, соразмерными морфологическим и функциональным особенностям развития организма в соответствующем возрастном периоде. Уровень лабильности и подвижности нервных процессов определяет скорость восприятия и переработки поступающей информации, а лабильность мышц и преобладание быстрых двигательных единиц – скорость мышечного компонента быстроты (сокращения и расслабления мышцы, максимальный темп движений). На быстроту, проявляемую в целостных двигательных действиях, влияют: частота нервно-мышечной импульсации; скорость перехода мышц из фазы напряжения в фазу расслабления; темп чередования этих фаз; степень включения в процесс движения быстро сокращающихся мышечных волокон и их синхронная работа.

Проявление форм быстроты и скорости движений зависит от энергетических запасов в мышце (АТФ и креатинфосфат). С биохимической точки зрения, быстрота движений зависит от содержания АТФ в мышцах, скорости ее расщепления и ресинтеза. В скоростных упражнениях ресинтез АТФ происходит за счет фосфокреатинового и гликолитического механизмов (анаэробно – без участия кислорода). Доля аэробного (кислородного) источника в энергетическом обеспечении разной скоростной деятельности составляет 0-10%.

Механизмы и резервы развития выносливости

Выносливость отражает способность человека выполнять работу определенной интенсивности без снижения ее эффективности в течение длительного времени. Ее определяют также как способность преодолевать развивающееся утомление или снижение работоспособности человека. Различают общую и специально-скоростную выносливость. Под *общей выносливостью* понимают способность человека производить длительную работу средней и малой интенсивности. Общая выносливость характеризует способность длительно выполнять любую циклическую работу умеренной мощности с участием больших мышечных групп, а специальная выносливость проявляется в различных конкретных видах двигательной деятельности. Физиологической основой общей выносливости является высокий уровень аэробных возможностей человека – способность выполнять работу за счет энергии окислительных реакций. Аэробные возможности зависят от: аэробной мощности, которая определяется абсолютной и относительной величиной максимального потребления кислорода (МПК); аэробной емкости – суммарной величины потребления кислорода на всю работу. Общая выносливость играет существенную роль в оптимизации жизнедеятельности, выступает как важный компонент физического здоровья и, в свою очередь, служит предпосылкой развития специальной выносливости. Общая выносливость достигается в кроссовых тренировках до 1-2 часов равномерного бега.

Специальная выносливость – способность выполнять работу большой интенсивности. Это выносливость по отношению к определенной двигательной деятельности. Специальная выносливость классифицируется: по признакам двигательного

действия, с помощью которого решается двигательная задача (например, прыжковая выносливость); по признакам двигательной деятельности, в условиях которой решается двигательная задача (например, игровая выносливость); по признакам взаимодействия с другими физическими качествами (способностями), необходимыми для успешного решения двигательной задачи (например, силовая выносливость, скоростная выносливость, координационная выносливость и т.д.). Специальная выносливость зависит от возможностей нервно-мышечного аппарата, быстроты расходования ресурсов внутримышечных источников энергии, от техники владения двигательным действием и уровня развития других двигательных способностей. Выносливость определяет возможность выполнения длительной работы, противостояния утомлению. Выносливость решающим образом определяет успех в таких видах спорта, как лыжи, коньки, плавание, бег, велоспорт, гребля. В спорте под словом «выносливость» подразумевается способность выполнять интенсивную мышечную работу в условиях недостатка кислорода. Разные люди по-разному справляются со спортивными нагрузками. Кому-то они достаются легко, кому-то с напряжением, так как все зависит от индивидуальной устойчивости человека к кислородной недостаточности. Кислородная недостаточность возникает при значительной физической нагрузке. Не успевая получить из атмосферного воздуха необходимый кислород, организм спортсмена вырабатывает энергию за счет анаэробных реакций, при этом образуется молочная кислота. Для восстановления нарушенного равновесия и используется получаемый после финиша «кислородный долг». Ученые установили, что чем выше кислородный долг

после предельной работы, тем большими возможностями работать в бескислородных условиях он обладает. Секрет выносливости – в направленной подготовке организма [4; 9; 10; 11].

Для развития общей выносливости необходимы упражнения средней интенсивности, длительные по времени, выполняемые в равномерном темпе, с прогрессивным возрастанием нагрузки по мере усиления подготовки. Чем выше уровень аэробных возможностей, выносливость, тем лучше показатели артериального давления, холестерина обмена, чувствительности к стрессам. Биоэнергетические факторы, способствующие развитию выносливости, включают объем энергетических ресурсов, которым располагает организм, и функциональные возможности его систем (дыхания, сердечно-сосудистой, выделения и др.), обеспечивающих обмен, продуцирование и восстановление энергии в процессе работы. Основными источниками энергообразования при этом являются аэробные, анаэробные гликолитические и анаэробные алактатные реакции.

Физиологической основой выносливости считают аэробные возможности организма, которые обеспечивают определенную долю энергии в процессе работы и способствуют быстрому восстановлению работоспособности организма после работы любой продолжительности и мощности, обеспечивая быстрое удаление продуктов метаболического обмена. Упражнения на выносливость благотворно влияют на состояние кардиореспирации, деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Происходит: а) увеличение объема сердца («большое сердце» особенно характерно для спортсменов-стайеров) и утолщение сердечной мышцы – спортивная гипер-

трофия; рост сердечного выброса (увеличение ударного объема крови); при этом увеличивается количество перекачиваемой сердцем крови, а деятельность его вместе с тем оказывается более экономной; важным эффектом таких упражнений является хорошая эластичность артериальных стенок; б) замедление ЧСС в покое (до 40-50 уд/мин) в результате усиления парасимпатических влияний – спортивная брадикардия, что облегчает восстановление сердечной мышцы и последующую ее работоспособность; в) снижение систолического артериального давления в покое (ниже 105 мм рт. ст.); г) спортивная гипотония.

Основным критерием эффективности тренировки выносливости считается экономичность деятельности организма: снижается активность обмена веществ и падает потребление кислорода в покое, частота пульса и частота дыхания, происходит эффективное очищение организма от шлаков и возрастание количества эритроцитов в крови (причем не за счет увеличения продолжительности жизни старых, а за счет более активного формирования новых), повышается количество гемоглобина. Тренировка выносливости ведет к значительному увеличению объема циркулирующей крови (ОЦК). У спортсменов он значительно больше – 6,4 л, чем у нетренированных людей – 5,5. Причем, увеличение ОЦК – специфический эффект тренировки выносливости – его не наблюдается у представителей скоростно-силовых видов спорта. С учетом размеров (веса) тела разница между ОЦК у выносливых спортсменов, с одной стороны, и нетренированных людей и спортсменов, тренирующих другие физические качества, – с другой, в среднем составляет более 20%. Прирост ОЦК у спортсменов в большей степени обусловлен увеличением объема плазмы, чем

объемом эритроцитов. Соответственно показатель гематокрита у них имеет тенденцию быть ниже, чем у спортсменов. Увеличение объема плазмы у спортсменов, тренирующих выносливость, связано с повышением общего содержания белков в циркулирующей крови. Это повышение отражает стимулируемый тренировкой выносливости усиленный синтез белков в печени (главным образом, альбуминов и глобулинов). При росте объема плазмы показатели относительной концентрации в крови эритроцитов и гемоглобина снижаются

При выполнении упражнений преимущественно аэробного характера скорость потребления кислорода (л/мин) тем выше, чем больше мощность выполняемой нагрузки (скорость перемещения). Поэтому в видах спорта, требующих проявления большой выносливости, спортсмены должны обладать большими аэробными возможностями: 1) высокой максимальной скоростью потребления кислорода, большой аэробной «мощностью»; 2) способностью длительно поддерживать высокую скорость потребления кислорода (большой аэробной «емкостью»).

Кислородная стоимость дыхания, как известно, очень растет с увеличением легочной вентиляции (особенно при мощности выше критической, выше анаэробного порога). Благодаря увеличенной эффективности вентиляции, особенно при продолжительной работе (например, при марафонском беге), дыхательные мышцы у спортсменов затрачивают кислорода меньше, а к работающим скелетным мышцам его направляется больше, чем у нетренированного человека. Личностно-психические факторы оказывают большое влияние на проявление выносливости, особенно в сложных условиях. К ним отно-

сят мотивацию на достижение высоких результатов, устойчивость установки на процесс и результаты длительной деятельности, а также такие волевые качества, как целеустремленность, настойчивость, выдержка и умение терпеть неблагоприятные сдвиги во внутренней среде организма, выполнять работу через «не могу». Общая (аэробная) выносливость обусловлена влиянием наследственных факторов. Генетический фактор существенно воздействует и на развитие анаэробных возможностей организма. Высокие коэффициенты наследственности обнаружены в статической выносливости; для динамической силовой выносливости влияния наследственности и среды примерно одинаковы. Развитие выносливости происходит от дошкольного возраста до 30 лет (к нагрузкам умеренной интенсивности и выше). Наиболее интенсивный прирост наблюдается с 14 до 20 лет.

Как указано выше, общая выносливость зависит от доставки кислорода работающим мышцами, главным образом, определяется функционированием кислородтранспортной системы: сердечно-сосудистой, дыхательной и системой крови. Развитие общей выносливости прежде всего обеспечивается разносторонними перестройками в дыхательной системе. Повышение эффективности дыхания достигается: увеличением (на 10-20%) легочных объемов и емкостей (ЖЕЛ достигает 6-8 л и более); нарастанием глубины дыхания (до 50-55% ЖЕЛ); увеличением диффузионной способности легких, что обусловлено увеличением альвеолярной поверхности и объема крови в легких, протекающей через расширяющуюся сеть капилляров; увеличением мощности и выносливости дыхательных мышц, что приводит к росту объема вдыхаемого воздуха по отноше-

нию к функциональной остаточной емкости легких (остаточному объему и резервному объему выдоха). Все эти изменения способствуют также экономизации дыхания: большему поступлению кислорода в кровь при меньших величинах легочной вентиляции. Повышение возможности более выгодной работы за счет аэробных источников энергии позволяет спортсмену дольше не переходить к энергетически менее выгодному использованию анаэробных источников, т. е. повышает вентиляционный порог анаэробного обмена (ПАНО).

Решающую роль в развитии общей выносливости играют также морфофункциональные перестройки в сердечно-сосудистой системе, отражающие адаптацию к длительной работе: увеличение объема сердца («большое сердце» особенно характерно для спортсменов-стайеров) и утолщение сердечной мышцы – спортивная гипертрофия; рост сердечного выброса (увеличение ударного объема крови); замедление частоты сердечных сокращений в покое (до 40-50 уд./мин) в результате усиления парасимпатических влияний – спортивная брадикардия, что облегчает восстановление сердечной мышцы и последующую ее работоспособность; снижение систолического артериального давления в покое (ниже 105 мм рт.ст.) – спортивная гипотония. В системе крови повышению общей выносливости способствуют: увеличение объема циркулирующей крови (в среднем на 20%) за счет, главным образом, увеличения объема плазмы, при этом адаптивный эффект обеспечивается снижением вязкости крови и соответствующим облегчением кровотока и большим венозным возвратом крови, стимулирующим более сильные сокращения сердца; увеличение общего количества эритроцитов и гемоглобина (следует заметить, что

при росте объема плазмы показатели их относительной концентрации в крови снижаются); уменьшение содержания лактата (молочной кислоты) в крови при работе, связанное, во-первых, с преобладанием в мышцах выносливых людей медленных волокон, использующих лактат как источник энергии, и во-вторых, обусловленное увеличением емкости буферных систем крови, в частности, ее щелочных резервов. При этом лактатный порог анаэробного обмена (ПАНО) также нарастает, как и вентиляционный ПАНО [4; 9; 10; 11; 16].

Несмотря на указанные адаптивные перестройки функций, в организме стайера происходят значительные нарушения постоянства внутренней среды (перегревание и переохлаждение, падение содержания глюкозы в крови и т. п.). Способность спортсмена переносить весьма длительные нагрузки обеспечивается его способностью «терпеть» такие изменения. В скелетных мышцах у спортсменов, специализирующихся в работе на выносливость, преобладают медленные мышечные волокна (до 80-90%). Рабочая гипертрофия протекает по саркоплазматическому типу, т.е. за счет роста объема саркоплазмы. В ней накапливаются запасы гликогена, липидов, миоглобина, становится богаче капиллярная сеть, увеличивается число и размеры митохондрий. Мышечные волокна при длительной работе включаются посменно, восстанавливая свои ресурсы в моменты отдыха. В центральной нервной системе работа на выносливость сопровождается формированием стабильных рабочих доминант, которые обладают высокой помехоустойчивостью, отдавая развитие запредельного торможения в условиях монотонной работы. Особой способностью к длительным циклическим нагрузкам обладают спортсмены с сильной урав-

новешенной нервной системой и невысоким уровнем подвижности – флегматики.

Специальные формы выносливости характеризуются разными адаптивными перестройками организма в зависимости от специфики физической нагрузки. Специальная выносливость в циклических видах спорта зависит от длины дистанции, которая определяет соотношение аэробного и анаэробного энергообеспечения. В лыжных гонках на длинные дистанции соотношение аэробной и анаэробной работы порядка 95% и 5%; в академической гребле на 2 км, соответственно, 70% и 30%; в спринте – 5% и 95%. Это определяет разные требования к двигательному аппарату и вегетативным системам в организме спортсмена.

Специальная выносливость к статической работе базируется на высокой способности нервных центров и работающих мышц поддерживать непрерывную активность (без интервалов отдыха) в анаэробных условиях. Торможение вегетативных функций со стороны мощной моторной доминанты по мере адаптации спортсмена к нагрузке постепенно снижается, что облегчает дыхание и кровообращение. Статическая выносливость мышц шеи и туловища, содержащих больше медленных волокон, выше по сравнению с мышцами конечностей, более богатых быстрыми волокнами. Силовая выносливость зависит от переносимости нервной системой и двигательным аппаратом многократных повторений натуживания, вызывающего прекращение кровотока в нагруженных мышцах и кислородное голодание мозга. Повышение резервов мышечного гликогена и кислородных запасов в миоглобине облегчает работу мышц. Однако почти полное и одновременное вовлечение в работу

всех ДЕ лишает мышцы резервных ДЕ, что лимитирует длительность поддержания усилий.

Скоростная выносливость определяется устойчивостью нервных центров к высокому темпу активности. Она зависит от быстрого восстановления АТФ в анаэробных условиях за счет креатинфосфата и реакций гликолиза. Выносливость в ситуационных видах спорта обусловлена устойчивостью центральной нервной системы и сенсорных систем к работе переменной мощности и характера – «рваному» режиму, вероятностным перестройкам ситуации, многоальтернативному выбору, сохранению координации при постоянном раздражении вестибулярного аппарата.

Выносливость к вращениям и ускорениям требует хорошей устойчивости вестибулярной сенсорной системы. Квалифицированные фигуристы, например, без отрицательных соматических и вегетативных реакций могут переносить до 300 вращений на кресле Барани. После многократных вращений вокруг вертикальной оси в висе (тест Вертикаль) у этих спортсменов практически отсутствует так называемое время поиска стабильной позы после опускания на опору. Активные вращения при выполнении специальных упражнений в большей мере способствуют повышению вестибулярной устойчивости, чем пассивные вращения на тренажерах. Выносливость к гипоксии, характерная, например, для альпинистов, связана с понижением тканевой чувствительности нервных центров, сердечной и скелетных мышц к недостатку кислорода. Это свойство в значительной мере является врожденным. Лишь несколько спортсменов-альпинистов во всем мире смогли подняться на высоту более 8 тыс. м (Эверест) без кислородного прибора.

Физиологические резервы выносливости включают в себя: мощностные механизмы обеспечения гомеостаза – адекватная деятельность сердечно-сосудистой системы, повышение кислородной емкости крови и емкости ее буферных систем, совершенство регуляции водно-солевого обмена выделительной системой и регуляции теплообмена системой терморегуляции, снижение чувствительности тканей к сдвигам гомеостаза; тонкая и стабильная нервно-гуморальная регуляция механизмов поддержания гомеостаза и адаптация организма к работе в измененной среде (так называемому гомеокинезу). Развитие выносливости связано с увеличением диапазона физиологических резервов и большими возможностями их мобилизации. Особенно важно развивать в процессе тренировки способность к мобилизации функциональных резервов мозга спортсмена в результате произвольного преодоления скрытого утомления. Более длительное и эффективное выполнение работы связано не столько с удлинением периода устойчивого состояния, сколько с ростом продолжительности периода скрытого утомления. Волевая мобилизация функциональных резервов организма позволяет за счет повышения физиологической стоимости работы сохранять ее рабочие параметры – скорость локомоции, поддержание заданных углов в суставах при статическом напряжении, силу сокращения мышц, сохранение техники движения [4; 9; 10; 11; 16].

Понятие о ловкости и гибкости.

Механизмы и закономерности их развития

Ловкость и гибкость относят к числу основных физических качеств. Ловкость достаточно хорошо развивается в процессе индивидуальной жизни человека, в том числе при спор-

тивной тренировке. Качество ловкости представляет собой сложный комплекс способностей. В противоположность этому, гибкость находится под значительным генетическим контролем и требуется тщательный отбор и раннее ее развитие в онтогенезе.

Под *гибкостью* понимается высокая подвижность в суставах, движение с максимальной амплитудой, особенно в тазобедренных суставах. Гибкость как физическое качество характеризуется эластичностью мышц, сухожилий, связок и других элементов опорно-двигательного аппарата. Эластичность определяет степень упругости ткани, ее способности противостоять деформирующим силам растягивающего характера. Мемой гибкости является предельная амплитуда движений, которая зависит от подвижности в суставах, эластических свойств мышц и связок, от влияния нервной системы. Гибкость – это не только умение ловко владеть своим телом. Хорошая подвижность в суставах спасает от вывихов, разрывов, других повреждений связок. Хорошая гибкость необходима для каждого спортсмена, так как позволяет раскрыть полностью силу, быстроту, координацию. У разных людей своя предрасположенность к гибкости. Так, люди с крупными костями, тяжелой мускулатурой обычно менее гибки, чем люди с тонкими костями, меньшей массой мускулатуры. По мере роста и развития организма гибкость изменяется неравномерно. Так, например, наибольшая гибкость позвоночника наблюдается в 7-11 лет, в последующем прирост гибкости замедляется, а к 13-14 годам приближается к показателям взрослых.

Гибкость определяется как способность совершать движения в суставах с большой амплитудой, т. е. суставная по-

движность. Она зависит от способности к управлению двигательным аппаратом и его морфофункциональных особенностей (вязкости мышц, эластичности связочного аппарата, состояния межпозвоночных дисков). Гибкость улучшается при разогревании мышц и ухудшается на холоде. Она снижается в сонном состоянии и при утомлении. Величина гибкости минимальна утром и достигает максимума к середине дня (12-17 час). Улучшение гибкости происходит, когда во время предстартового возбуждения повышается частота сердечных сокращений, нарастает кровоток через мышцы и в результате разминка приводит к их разогреванию. Различают активную гибкость при произвольных движениях в суставах и пассивную гибкость – при растяжении мышц внешней силой. Пассивная гибкость обычно превышает активную.

Выделяют *общую гибкость* как подвижность во всех (или многих) суставах, позволяющую выполнять движения мягко, эластично и с большой амплитудой, *специальную гибкость* как показатель обеспечения подвижности в тех суставах, которые непосредственно задействованы в данной профессиональной или спортивной деятельности. Различают также *активную* гибкость при произвольных движениях в суставах и *пассивную* – при растяжении мышц внешней силой. Пассивная гибкость обычно превышает активную. У женщин связочно-мышечный аппарат обладает большей гибкостью по сравнению с мужчинами, им легче осваивать многие сложные упражнения на гибкость (например, поперечный шпагат). У лиц зрелого и пожилого возраста раньше всего снижается гибкость позвоночника, но гибкость пальцев и кисти сохраняется дольше всего. Гибкость – качество не стойкое. Как только человек перестает за-

ниматься над его улучшением, гибкость ухудшается, или чем больше работает над этим качеством, тем более улучшается [4; 9; 10; 11; 16].

Гибкость обусловлена центрально-нервной регуляцией тонуса мышц, а также напряжением мышц-антагонистов. Это значит, что проявления гибкости зависят от способности произвольно расслаблять растягиваемые мышцы и напрягать мышцы, которые осуществляют движение, от степени совершенствования межмышечной координации. Для увеличения способности мышцы к растягиванию применяется ряд специальных упражнений, например, наклоны, сгибания, приседания, вращения, подпрыгивания. При этом упражнения на «растягивание» способны улучшить эластичность, следовательно, предупредить травмирование ткани. Ранее считалось, что соединительная ткань состоит из биохимически инертных веществ. В настоящее время стало очевидным, что в них протекают активные процессы жизнедеятельности, они способны к адаптации, изменяя свою структуру за счет увеличения количества и улучшения качества эластических волокон. Охранительные реакции на растяжение протекают по-разному и зависят от конституционных особенностей и функционального состояния, прежде всего от состояния кровотока и интенсивности обмена веществ в мышцах на момент выполнения упражнения. Эти реакции поддаются тренировке. При этом статистические упражнения менее эффективны, чем динамические.

Ловкость – такое качество, обладая которым спортсмен может хорошо координировать свои действия, что необходимо при изучении и овладении сложными движениями. Ловкость – это способность человека быстро осваивать новые движения, а

также перестраивать их в соответствии с требованиями внезапно меняющейся обстановки. Основное значение для нее имеют подвижность, сила и уравновешенность процессов возбуждения и торможения в ЦНС. Именно они определяют своевременность и силу смены сокращения нужных в данный момент групп мышц и расслабление тех, напряжение которых мешает или противодействует первым. Излишнее же напряжение или нерациональное расслабление работающих мышц ограничивает точность, координацию и своевременность движений, снижает результативность, искажает точность движений и приводит к быстрому утомлению.

Критериями ловкости являются координационная сложность, точность движений и быстрое их выполнение. В основе этих способностей лежат явления экстраполяции, хорошая ориентация в вероятностной среде, предвидение возможной будущей ситуации, быстрая реакция на движущийся объект, высокий уровень лабильности и подвижности нервных процессов, умение легко управлять различными мышцами. В процессе тренировки для развития ловкости требуется варьирование различных условий выполнения одного и того же двигательного действия, использование дополнительной срочной информации о результате движений, формирование навыка быстрого принятия решений в условиях дефицита времени [4; 9; 10; 11; 16].

Физиологические механизмы формирования двигательных навыков

В основе разного развития способностей лежит иерархия разных врожденных (наследственных) анатомо-физиологических задатков: анатомо-морфологические и физиологические

особенности мозга и нервной системы (свойства нервных процессов – сила, подвижность, уравновешенность, индивидуальные варианты строения коры, степень функциональной зрелости ее отдельных областей и др.); физиологические особенности сердечно-сосудистой и дыхательной систем (МПК, показатели периферического кровообращения и др.); биологические (особенности биологического окисления, эндокринной регуляции, обмена веществ, энергетики мышечного сокращения и др.); телесные (длина тела и конечностей, масса тела, масса мышечной и жировой ткани и др.); хромосомные (генные); психодинамические задатки (свойства психодинамических процессов, темперамент, характер, особенности регуляции и саморегуляции психических состояний и др.). О способностях человека судят не только по его достижениям в процессе обучения или выполнения какой-либо двигательной деятельности, но и по тому, как быстро и легко он приобретает эти умения и навыки. Способности проявляются и развиваются в процессе выполнения деятельности, но это всегда результат совместных действий наследственных и средовых факторов.

Двигательные навыки – произвольные движения, которые в результате многократных повторений становятся привычными. Автоматизация двигательных навыков позволяет переключать внимание человека на решение других задач, например, тактических. Любые навыки (бытовые, профессиональные, спортивные) не являются врожденными движениями. Они приобретаются в ходе индивидуального развития. Возникая в результате подражания, условных рефлексов или по речевой инструкции, двигательные акты осуществляются специальной функциональной системой нервных центров (Анохин П. К., 1975). Когда речь идет о

двигательных навыках, то всегда подразумевается не простое повторение по условному сигналу ранее имевшейся реакции, а образование *оперантных* условных рефлексов, по классификации Ю. Конорского, рефлексов второго рода. В этом случае условно-рефлекторные процессы связаны не только с афферентным (чувствительным), но и с эфферентным (эффекторным) звеном рефлексов. Эфферентная часть является новым отделом рефлекторной дуги, создается новая форма движения или новая комбинация из ранее освоенных действий. В формировании двигательных навыков различают несколько фаз. В *первую фазу* разучивание движений неэкономно, малокоординированно. В работу при этом включается много ненужных в данном случае мышц. Это происходит в результате иррадиации (распространения) возбуждения в двигательных центрах.

В процессе *второй фазы* возбуждение в нервных центрах распространяется в меньшей степени. Происходит концентрация возбуждения в необходимых корковых зонах. Условно-рефлекторные связи в этой фазе уже достаточно закреплены. Однако образовавшийся стереотип нервных процессов еще неустоек. В *третьей фазе* помехоустойчивость рабочей доминанты повышается. Стереотип нервной и мышечной деятельности становится прочным и не нарушается при усложнении внешних условий. Для развития двигательных способностей необходимо создавать определенные условия деятельности, используя соответствующие физические упражнения на скорость, на силу и т.д. Однако эффект тренировки этих способностей зависит, кроме того, от индивидуальной нормы реакции на внешние нагрузки [3; 9; 10; 11; 15].

2.4 ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ, ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ДВИГАТЕЛЬНЫХ НАВЫКОВ И ОБУЧЕНИЯ ДВИГАТЕЛЬНЫМ ДЕЙСТВИЯМ

Координация движений (от лат. *con* – вместе и *ordinatio* – расположение в порядке, т.е. взаимоупорядочение) – это согласование деятельности различных мышечных групп при осуществлении двигательного акта. Иначе говоря, координация движений – это такая пространственная и временная организация процессов возбуждения в мышечном аппарате, которая обеспечивает успешное выполнение двигательной задачи. В.С. Гурфинкель и Ю.С. Левик (1998) кратко и емко определяют координацию как способность реализовать движение в соответствии с его замыслом. Необходимость координации движений очевидна – даже для такого простого движения как сгибание в суставе с одной степенью свободы необходима согласованная работа как минимум двух мышц – агониста (сгибателя) и антагониста (разгибателя). Реально на каждую степень свободы, как правило, приходится больше одной пары мышц. При этом многие мышцы являются двухсуставными, т.е. действуют не на один, а на два сустава. Именно поэтому, например, изолированное сгибание пальцев руки невозможно без одновременной активации разгибателей кисти, препятствующих действию сгибателей пальцев в лучезапястном сочленении. С другой стороны, существование процессов координации движений подтверждается клиническими данными о многочисленных нарушениях двигательной активности (от невозможности плавно и точно осуществлять движения, легко доступные здоровым людям, до полной неспособности совер-

шать любые перемещения тела в пространстве или движения конечностями). В рамках кибернетки различают два типа управления – программирование и слежение. Оба этих типа используется в процессах координации движений.

В норме координация движений у человека осуществляется на основе врожденных и приобретенных (в процессе индивидуального развития) рефлексов с участием всех уровней ЦНС, включая спинной мозг, ствол мозга, мозжечок, таламус, базальные ядра и кору больших полушарий. При этом безусловнорефлекторная координация осуществляется на уровне спинного мозга, где происходит замыкание дуг простых рефлексов (сгибательный, чесательный и др.). На этом же уровне обеспечиваются и реципрокные взаимоотношения мышц-антагонистов. Согласованная функция мотонейронов достигается как собственными механизмами спинного мозга (пресинаптическое и возвратное торможение и т.п.), так и за счет рефлекторной афферентной регуляции. Безусловнорефлекторными механизмами регулируется активность антигравитационных мышц и поддержание мышечного тонуса [3; 9; 10; 11; 15].

Условнорефлекторная координационная деятельность осуществляется сложной иерархически организованной системой, включающей практически все образования головного мозга. Эта система организует отдельные ансамбли, необходимые для решения определенной двигательной задачи. При этом процесс формирования двигательного акта определяется тремя основными факторами: 1) доминирующей в данный момент потребностью; 2) соответствием данного двигательного акта запланированной и сформированной модели в акцепторе результата действия; 3) составом и последовательностью действий, необходимых для получения полезного результата.

Координация движений, или управление движениями, основана на формировании мотивации (на базе возникшей потребности), замысла движения и программы действия, предусматривающей внесение в нее (на основе обратных связей) необходимых коррекций действий, Побуждение к действию, или движению, связано с возбуждением подкорковых и корковых (ассоциативных) мотивационных центров, или зон. Это побуждение формирует замысел движения, или цель действия, его общую стратегию и двигательную программу, так как каждый конкретный двигательный акт нередко представляет собой шаг к удовлетворению той или иной потребности. При этом биологические мотивации приводят к запуску либо жестких, генетически обусловленных моторных программ, либо формируют новые сложные программы, в то время как социальные и идеальные мотивации запускают новые сложные программы. Кроме того, мотивации определяют и зависимость движения от внешних стимулов. Замысел движения представляет собой формирование цели движения, или действия, и его основных задач. Это процесс совершается в ассоциативных зонах коры.

Необходимость в наличии двигательных программ диктуется тем, что для совершения движения требуется согласовать активность большого количества мышц. Характер этого согласования зависит от двигательной задачи. Например, для реализации такой задачи как взятие стакана с водой ЦНС должна располагать информацией о положении стакана относительно тела и об исходном положении руки, а также организовать движение таким образом, чтобы кисть заранее раскрылась на величину, соответствующую размеру стакана, чтобы сгибатели пальцев сжимали стакан с силой, достаточной для предотвра-

щения проскальзывания, чтобы приложенная сила была достаточной для плавного подъема, но не вызывала резкого отрыва, чтобы ориентация стакана в кисти после захвата все время была вертикальной, т. е. чтобы реализация движения соответствовала двигательной задаче. Для этих целей ЦНС должна получить сведения о пространственных соотношениях и о различных свойствах объекта манипулирования. При этом часть требуемой информации не может быть получена в ходе самого движения посредством обратных связей, а должна быть предусмотрена на этапе планирования движения исходя из жизненного опыта. Следовательно, для осуществления любого целенаправленного движения должна быть сформирована двигательная программа, которая к тому же позволяет прогнозировать изменения внешней среды и придать будущему движению адаптивный характер [3; 9; 10; 11; 15].

Двигательная, или центральная, программа (программа движения, или действия) – это заготовленный набор базовых двигательных команд, а также набор готовых корректирующих подпрограмм, обеспечивающих реализацию движения с учетом текущих афферентных сигналов и информации, поступающей от других частей ЦНС. Иначе говоря, двигательная программа – это формирование некоторой пространственно-временной структуры возбуждения и торможения мышц, соответствующей данной двигательной задаче и исходному положению двигательного аппарата, которая осуществляется на основе имеющихся в арсенале рефлексов, или связей, в том числе врожденных и приобретенных в процессе предыдущего двигательного опыта. Двигательная программа, чтобы носить приспособительный характер, должна учитывать все сигнально-

значимые компоненты внешней среды, относительно которых совершается целенаправленное движение, т.е. строиться на принципе мультисенсорной конвергенции.

В рамках представлений П.К. Анохина о функциональных системах, двигательную программу можно рассматривать как частный случай программы действия, которая возникает после принятия решения о достижении нужного результата и характеризуется возбуждением различных структур ЦНС. Это возбуждение передается в нисходящем направлении по эфферентным путям к соответствующим мышцам. Структуры, участвующие в планировании двигательных программ, – это двигательная, или моторная кора, а также базальные ядра и мозжечок, которые передают необходимую информацию моторной коре через ядра таламуса. Базальные ядра и мозжечок выполняют роль связующего звена между ассоциативными и двигательными областями коры больших полушарий, т.е. участвуют в преобразовании «намерения действовать» в соответствующие «командные сигналы» для инициации и контроля движений. При этом мозжечок играет первостепенную роль в программировании регуляций позы, а базальные ядра – в программировании локомоций и рабочих (манипуляционных) движений.

Особую роль в программировании движения играют ассоциативные системы коры. В частности, париетальная ассоциативная система регулирует направление внимания к стимулам, поступающим из окружающей среды, так, чтобы учитывалась ориентация всего тела относительно этих стимулов. За счет того, что эта область «привязана» к настоящему моменту времени и к анализу пространственных взаимоотношений раз-

номодальных признаков, она участвует в формировании интегральной схемы тела, что является необходимым этапом в процессе планирования двигательной программы. Фронтальная ассоциативная система участвует в переработке информации о мотивационном состоянии и происходящих в организме вегетативных изменениях. Фронтальная ассоциативная область коры, благодаря связям с другими ассоциативными областями и подкорковыми структурами, а также контролю сенсорных потоков и состояния внутренней среды организма, инициирует организацию поведения, т.е. процесс программирования движения. Необходимо отметить, что именно эта область коры способна формировать (в процессе индивидуального развития) новые движения и новые их последовательности, в том числе на основе сознания, т.е. вербализации сенсорных потоков информации [3; 9; 10; 11; 15].

Принципы формирования двигательных программ

При формировании двигательных программ в ЦНС учитывается тип движения (медленные или быстрые движения) и возможные способы их реализации, в том числе в отношении использования обратных связей (разомкнутая система управления, замкнутая система управления с обратными связями) и принципов управления (по рассогласованию, возмущению, прогнозированию). Действительно, двигательная программа может быть реализована различными способами. В простейшем случае ЦНС посылает заранее сформированную последовательность команд к мышцам, не подвергающуюся во время реализации никакой коррекции. В этом случае говорят о разомкнутой системе управления. Такой способ управления используется при осуществлении быстрых («баллистических»)

движений. Однако, чаще всего ход осуществления движения сравнивается с его планом на основе сигналов, поступающих от многочисленных рецепторов, и в реализуемую программу вносятся необходимые коррекции - это замкнутая система управления с обратными связями.

Однако и такое управление имеет свои недостатки. Вследствие относительно малой скорости проведения сигналов, значительных задержек в центральном звене обратной связи и времени, необходимого для развития усилия мышц после прихода активирующей посылки, коррекция движения по сигналу обратной связи может запаздывать. Поэтому во многих случаях целесообразно реагировать не на отклонение от плана движения, а на само внешнее возмущение еще до того, как оно успело вызвать это отклонение. Такое управление называют управлением по возмущению. Другим способом уменьшения влияния задержек является антиципация, т.е. упреждающее регулирование. Речь идет о способности ЦНС предусмотреть при формировании двигательной программы появление возмущений еще до их возникновения. Важно отметить, что антиципация осуществляется автоматически с очень короткими центральными задержками. Роль упреждающей активности в стабилизации положения звеньев тела иллюстрирует простой приводимый уже выше пример. Если официант удерживает на ладони вытянутой руки поднос с бутылкой шампанского и рюмками, а другой человек внезапно снимет бутылку с подноса, то рука резко подпрыгнет вверх с соответствующими последствиями. Если же он сам снимет бутылку свободной рукой, то рука с подносом останется на прежнем уровне [2; 3; 9; 10; 11; 15].

Произвольное (пространственно-ориентированное) движение планируется в терминах трехмерного пространства: вверх-вниз, вперед-назад, вправо-влево. Для выполнения этого плана в ЦНС происходит перевод планируемых линейных перемещений в соответствующие угловые переменные (изменения суставных углов), а также определение мышечных моментов, необходимых для таких угловых перемещений. Кроме того, программа предусматривает формирование двигательных команд, которые вызовут активацию необходимых для данного движения мышц. Двигательные команды, или команды движения, определяют способ осуществления запрограммированного движения, т.е. каково должно быть распределение во времени тех эфферентных залпов, направляемых к мотонейронам спинного мозга, которые вызовут активацию различных мышечных групп. В отличие от программ движения, двигательные команды должны точно соответствовать функциональному состоянию самого скелетно-двигательного аппарата как непосредственного исполнителя этих команд. Независимо от стратегии и тактики конкретного движения основная задача системы, обеспечивающей программу, заключается в координации всех компонентов двигательной команды.

При планировании двигательных программ ЦНС предусматривает возможность их коррекции, или перестройки, по ходу выполнения движения, в том числе на основе обратных связей, т.е. на основе учета проприоцептивной, тактильной, болевой, вестибулярной, висцеральной и зрительной информации, поступающей в ЦНС во время движения, а также учета информации о состоянии систем поощрения или наказания. При этом также учитывается информация об активности ниже-

лежащих уровней двигательной системы, т.е. эфферентные копии двигательных команд (внутренняя обратная связь). Результат сличения двигательной программы с информацией о происходящем двигательном акте является основным фактором коррекции программы. Характер этой коррекции зависит от мотивированности движения, его временных параметров, сложности и автоматизированности.

Нейронные коды двигательных программ. Кодирование информации в нейроне осуществляется частотой его разрядов. Анализ импульсной активности нейронов при выработке у животных различных двигательных (моторных) программ показал, что в их построении участвуют нейроны разных отделов двигательной системы, выполняя при этом специфические функции. По некоторым представлениям, включение двигательных программ происходит благодаря активации так называемых командных нейронов, которые находятся, в свою очередь, под контролем высших корковых центров. Торможение командного нейрона приводит к остановке контролируемой им программы, а его возбуждение ведет к активизации нервной цепи и актуализации двигательной программы. Вовлечение командных нейронов в целостную деятельность мозга определяется текущей мотивацией и конкретной двигательной программой, направленной на удовлетворение этой мотивации. Различают жесткие, т.е. генетически закрепленные двигательные программы, или автоматизированные программы (ЦНС располагает некоторым числом таких программ), которые запускаются биологическими мотивациями, а также приобретаемые в процессе научения новые, более сложные, программы, которые также инициируются мотивациями, в том числе биологическими, социальными и идеальными [3; 9; 10; 11; 15].

Примером генетически закрепленных двигательных программ является локомоторная программа шагания, базирующаяся на активности спинального генератора. Такие простые генетически закрепленные программы объединяются в более сложные системы типа поддержания вертикальной позы. Однако подобное объединение происходит в результате обучения, которое обеспечивается благодаря участию передних отделов коры больших полушарий. Важным приобретением в процессе эволюции явилось появление способности осознанного формирования двигательных программ, т.е. путем вербализации сенсорной информации.

Предполагают, что двигательная память содержит обобщенные классы двигательных программ, из числа которых в соответствии с двигательной задачей выбирается нужная. Эта программа модифицируется применительно к конкретной ситуации - однотипные движения могут выполняться быстрее или медленнее, с большей или меньшей амплитудой. Одна и та же программа может быть реализована разными наборами мышц. Так, почерк человека сохраняет характерные черты при письме правой и левой рукой и даже карандашом, зажатым в зубах или прикрепленным к носку ботинка. Такой межконечностный перенос навыка возможен потому, что система управления движениями является многоуровневой (уровень планирования движения и уровень его исполнения в ней не совпадают). Реализация двигательной программы, т.е. ее преобразование в движение осуществляется различными двигательными центрами ЦНС (главным образом, стволовыми и спинальными), организованными по иерархическому принципу. Более детально это вопрос рассматривается ниже.

Филогенетические аспекты физиологии двигательной активности. По мере филогенетического развития менялся образ жизни, изменялись формы двигательной деятельности организмов, а вместе с ними менялась степень и форма участия разных отделов мозга в управлении двигательными функциями. У человека двигательные функции достигли наивысшей сложности в результате перехода к прямохождению и прямохождению (это существенно осложнило задачу поддержания позы и равновесия), а также в результате специализации передних конечностей для совершения различной сложности произвольных движений (трудовых, манипуляционных, спортивных) и в связи с необходимостью использования двигательного аппарата для общения (речь, письмо). В управление движениями человека включены высшие формы деятельности мозга, связанные с сознанием, что дало основание называть соответствующие движения «произвольными». Выполнение двигательных актов, как указывалось выше, осуществляется обширным комплексом нервных центров, расположенных в различных отделах ЦНС. Каждый из нервных центров, входящих в данный комплекс, может воздействовать как на нижележащие, так и на вышележащие центры. При этом между ними могут возникать циклы взаимных влияний от высших центров к низшим и обратно. Существование циклических взаимосвязей между различными отделами нервной системы позволяет говорить о замкнутой системе регулирования, или замкнутом цикле регулирования [3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

В процессе двигательной деятельности одновременно возникает множество замкнутых циклов регулирования (например, между корой и ретикулярной формацией, между корой и моз-

жечком, между мотонейронами спинного мозга и мышцей и др.). Таким образом, система регуляции движения, как отмечал Н.А. Бернштейн, является многоэтажной, или многоуровневой. Важную роль в этой сложной функциональной системе играет кора больших полушарии, которая управляет процессами, протекающими в этих циклах регулирования, и направляет их на решение общей задачи - достижение рабочего эффекта, или цели движения.

Целесообразные реакции в сложных многоуровневых системах обеспечиваются процессами координации рефлексов. Афферентных нейронов в ЦНС в несколько раз больше, чем эфферентных. В связи с этим многие афферентные влияния поступают к одним и тем же вставочным и эфферентным Нейронам, которые являются для них общим конечным путем к рабочим органам. Английский физиолог Ч. Шеррингтон, установивший принцип общего конечного пути, предложил различать союзные и антагонистические рефлексы. Встречаясь на общих конечных путях, союзные рефлексы взаимно усиливают друг друга, а антагонистические – тормозят. В первом случае в нейронах общего конечного пути имеет место пространственная суммация (например, сгибательный рефлекс усиливается при одновременном раздражении нескольких участков кожи). Во втором случае происходит борьба конкурирующих влияний за обладание общим конечным путем, в результате чего один рефлекс осуществляется, а другие затормаживаются.

Преобладание на конечных путях той или иной рефлекторной реакции обусловлено ее значением для жизнедеятельности организма в данный момент. В таком отборе важную роль играет наличие в ЦНС господствующего очага возбуждения – доминанты (А.А. Ухтомский). Исследуя особенности межцен-

тральных отношений, А. А. Ухтомский обнаружил, что если в организме животного осуществляется сложная рефлекторная реакция, например, повторяющиеся акты глотания, то электрические раздражения моторных центров коры не только перестают вызывать в этот момент движения конечностей, но и усиливают и ускоряют протекание начавшейся цепной реакции глотания, которая становится главенствующей, доминирующей.

Чем больше нейронов вовлечено в данный очаг возбуждения, тем прочнее доминанта и тем больше она подавляет деятельность других отделов мозга, вызывая в них так называемое сопряженное торможение. Нервные клетки, входящие в доминирующий очаг, составляют определенную систему клеток (по А.А. Ухтомскому, «созвездие», или конstellляция, нейронов), расположенных на разных уровнях головного и спинного мозга. Такими сложными являются, например, доминанты, обеспечивающие выполнение мышечной работы. При наличии доминанты многие влияния внешней среды остаются без внимания, но зато более интенсивно улавливаются и анализируются те, которые особенно интересуют человека. Доминанта, следовательно, является мощным фактором отбора биологически и социально наиболее значимых раздражений.

По мнению выдающегося российского физиолога Н. А. Бернштейна, несмотря на филогенетическое усложнение и дифференцированность двигательной функции, принципы управления этой функцией базируются на одном важном факторе - на биомеханических свойствах двигательного аппарата. Представления Н.А. Бернштейна о многоуровневой иерархической системе координации движений были сформулированы в 1947 году. Однако и до настоящего времени эти представления

не утратили своей значимости. В частности, Н.А. Бернштейн полагал, что система управления движениями (двигательные системы ЦНС) состоит из четырех уровней: А – уровень палеокинетических регуляций, или руброспинальный уровень; В – уровень синергии, или таламопаллидарный уровень; С – уровень пространственного поля, или пирамидно-стриарный уровень; D – уровень действий (предметных действий, смысловых цепей и т.п.), или теменно-премоторный уровень [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Уровень А (уровень палеокинетических регуляций, или руброспинальный уровень) – это довольно древний уровень, который управляет (непроизвольно) преимущественно мускулатурой туловища и шеи, обеспечивая совершение плавных и длительных движений, т.е. своеобразную смесь позной активности и локомоций. Благодаря этому уровню регулируется тонус всей мускулатуры. Нейроны этого уровня тонко регулируют возбудимость спинальных структур, обеспечивая, в частности, реципрокную иннервацию мышц-антагонистов.

Уровень В (таламо-паллидарный уровень) – это уровень синергии и штампов. Движения этого уровня отличаются обширностью вовлекаемых в синергию мышц, стереотипностью и периодичностью. Этот уровень функционирует за счет внутренней модели собственного тела, т.е. за счет получения сенсорной информации (о скорости и положении мышцы) от проприоцепторов, а также от рецепторов тактильной, болевой и температурной сенсорных систем.

Уровень С (уровень пространственного поля, или пирамидно-стриарный уровень) функционирует на основе информации об окружающей среде, т.е. на основе внутренней модели

пространства (синтетическое пространственное поле, по Н.А. Бернштейну). Это пространство, или поле, обширно. Оно простирается вокруг нас на большие расстояния. Это пространство однородно (гомогенно), несмещаемо, имеет метричность и геометричность, а также заполнено реальными трехмерными объектами, которые обладают определенной силой.

Н.А. Бернштейн подчеркивал, что важнейшим качеством многоуровневой системы управления движениями является не столько соподчинение иерархически устроенных уровней, сколько сложное разделение «труда». Необходимость такого разделения труда диктуется, с одной стороны, анатомическим строением двигательной системы ЦНС, состоящей из эволюционно различных структур мозга, которые до определенной степени сохранили специфику своего функционирования. С другой стороны, необычайно сложным устройством исполнительного аппарата, его огромной размерностью. Кроме того, Н.А. Бернштейн подчеркивал, что все перечисленные уровни двигательных систем мозга в зависимости от текущей двигательной задачи и условий ее реализации можно разделить на ведущие уровни и фоновые [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

В 1966 году Н. А. Бернштейн несколько видоизменил предложенную им программу управления движениями и выделил пять уровней построения движений, каждый из которых является ключом к решению определенного класса двигательных задач. Низший *уровень А* управляет тонусом, уровнем возбудимости мышц, *уровень В* – мышечными координациями, согласуя работу мышц-антагонистов и синергистов, *уровень С* – управляет пространственными и временными характеристиками действий в целом и отдельных движений, регулирует усилия,

уровень D – определяет пространственную и временную последовательность движений, а *уровень E* – смысл действия, его целенаправленность (приложение 1).

Управление движениями ведется исходя из этого целыми синтезированными комплексами, отражающими единство произвольных и непроизвольных механизмов в управлении произвольными движениями. Каждая двигательная задача находит в зависимости от содержания и смысловой структуры тот или иной уровень, либо комплекс. Уровень, который определяет управление и контроль в соответствии со смысловой структурой двигательного акта, называется ведущим. Он реализует только самые основные, решающие в смысловом отношении коррекции. Под его дирижированием, нижележащие уровни, тоже участвующие в целостном двигательном акте, становятся фоновыми и обслуживают технические компоненты движения (параметры движений – направление, амплитуду, ускорение и т. п.) за счет регуляции тонуса мышц, реципрокного торможения, сложных синергии и т. д. Как утверждает Н.А. Бернштейн, фоновые уровни гораздо лучше выполняют отдельные обслуживающие функции, чем ведущие, связанные с сознанием человека, поскольку последние не имеют достаточной обратной связи с мышцами. В связи с этим В. С. Фарфель отмечает, что «сознание оказалось бы, образно говоря, в трагическом положении, было бы, по существу, беспомощным, если бы всеми движениями, всеми элементами двигательного акта оно управляло единолично. Но, с другой стороны, низшие уровни не могут самостоятельно регулировать смысловую направленность движения и поэтому нуждаются в «руководстве сверху».

Для того, чтобы привести в действие описанный выше механизм, необходимо, чтобы в эти структуры поступил сигнал, служащий толчком для приведения в действие этого механизма. Его изучение привело к представлению о двух системах инициации движения: «эмоциональном мозге» (лимбической системы мозга) и «когнитивном мозге». С помощью «эмоционального мозга» осуществляется «трансляция мотивации в действие», т. е. в действия, связанные с удовлетворением потребностей. «Когнитивный мозг» (ассоциативная кора больших полушарий) обеспечивает инициацию различных движений в соответствии с инструкцией, прошлым опытом и обучением. «Эмоциональный мозг» и «когнитивный мозг» обычно действуют совместно. Все процессы управления движением делятся на три фазы соответственно трем блокам: инициация движения, программирование движения и его исполнение [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Учение о двигательном навыке

В процессе жизнедеятельности человека формируются различные двигательные умения и навыки, составляющие основу его поведения. Основу технического мастерства спортсменов составляют двигательные умения и навыки, формирующиеся в процессе тренировки и существенно влияющие на спортивный результат. Считают, что эффективность спортивной техники за счет навыка повышается в циклических видах спорта на 10-25%, а в ациклических – еще более.

Двигательные умения – способность на моторном уровне справляться с новыми задачами поведения. Спортсмену необходимо умение мгновенно оценивать возникшую ситуацию, быстро и эффективно перерабатывать поступающую ин-

формацию, выбирать в условиях дефицита времени адекватную реакцию и формировать наиболее результативные действия. Эти способности в наибольшей мере проявляются в спортивных играх и единоборствах, которые относят к ситуационным видам спорта. В тех же случаях, когда отрабатываются одни и те же движения, которые в неизменном порядке повторяются на тренировках и во время соревнований (особенно в стандартных или стереотипных видах спорта), умения спортсменов закрепляются в виде специальных навыков.

Двигательные навыки – это освоенные и упроченные действия, которые могут осуществляться безучастия сознания (автоматически) и обеспечивают оптимальное решение двигательной задачи.

Основные методы исследования двигательных навыков можно разделить на две группы: 1) описывающие внешнюю структуру движений и 2) внутреннюю их структуру. К первым относятся методы кино-, фото-, видео-, телесъемки движений, тензометрия, динамометрия, гониометрия, циклография и пр. Ко вторым – электрофизиологические методы: электроэнцефалография, электромиография, запись Н-рефлексов и активности двигательных единиц. Комплексная оценка целостной структуры навыков осуществляется при одновременной регистрации биомеханических и физиологических показателей. В понимание физиологических механизмов двигательных навыков особый вклад внесли отечественные физиологи И.П. Павлов, В.М. Бехтерев, А.А. Ухтомский, П.К. Анохин, Н.А. Бернштейн, А.Н. Крестовников, Н.В. Зимкин, В.С. Фарфель и др. [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Старые взгляды на навык содержали две капитальные ошибки. Во-первых, они считали, что навык влезает, или внедря-

ется, в центральную нервную систему снаружи, все равно, хочет она этого или не хочет. Мы теперь знаем, что, наоборот, нервная система не подвергается принятию навыка, а сама сооружает его в себе: *упражнение – это деятельностное строительство*. Во-вторых, считалось, что навык проникает в нервную систему постепенно и равномерно, как гвоздь входит в стену или краска впитывается в материю: сперва на одну десятую, потом на четверть, на три четверти и т. д. Сейчас нам известно, что сооружение навыка, как и всякое строительство, как всякое развитие, складывается из ряда этапов, глубоко качественно различающихся друг от друга. Построение навыка – это смысловое *цепное действие*, в котором нельзя ни пропускать, ни перепутывать отдельных звеньев, как нельзя, например, сперва застегнуть пальто, а потом надеть его, или сперва потушить свечку, а затем поднести ее к папиросе (Н. А. Бернштейн, 1991).

Еще более спорным представляется выделение П. А. Рудиком (1960) в отдельную группу спортивно-гимнастических навыков, которые он считает полностью осознаваемыми. Если же в спортивной деятельности и встречаются двигательные навыки, построенные на автоматизме, то они имеют лишь подсобное значение и не составляют существа спортивной деятельности, пишет автор. Но зачем же отождествлять спортивное действие (навык) и спортивную деятельность? Конечно же, спортивная деятельность не может быть автоматизированной. Важно подчеркнуть, что автоматизированность действий не является обязательным признаком навыка как высшей стадии формирования умения. Она также не является целью формирования навыка и неизбежным его следствием. Автоматизированность действий надо понимать как возможность отключения динамического кон-

троля (концентрированного внимания), т. е. отчетливого осознания от каких-то деталей и параметров действия. П. А. Рудик по этому поводу пишет, что автоматичность выполнения действия не может рассматриваться как признак, обязательный для всех видов навыков и выражающий якобы самое существо понятия навыка. В действительности же существо навыка следует видеть не в автоматичности, а в достигнутой путем упражнения определенной степени совершенства действия, которое на стадии навыка становится точным, быстрым и экономным. При этом в одних навыках эта степень совершенства действия может быть связана с автоматическим его выполнением, а в других – с контролем сознания. Кроме того, феномен автоматизации вовсе не гарантирует успешности освоения действия: ведь автоматизировать можно и неправильное действие. Поэтому П.А. Рудик, рассматривая навык как более совершенное выполнение действия, чем на начальной стадии первичного умения, отмечал, что неременной характеристикой навыка должно быть качество его выполнения. Однако и у этого автора можно найти противоречивые высказывания. Так, П. А. Рудик не согласен с тем, что к автоматическим относят действия, совершаемые при пониженном участии сознания. В то же время он пишет, что «в противоположность автоматическим сознательными действиями могут быть названы лишь такие, которые обязательно предваряются соответствующими представлениями или в процессе их совершения корректируются определенными ощущениями и восприятиями, хотя бы эта коррекция и происходила при пониженной интенсивности сознания». В связи с вышесказанным возникает вопрос: если умелое (т. е. хорошо освоенное, выполняемое правильно, быстро и экономно) действие в силу каких-то обстоятельств

(например, значимости ситуации) выполняется полностью под динамическим контролем, т. е. полностью осознается, перестает ли оно быть навыком? И с другой стороны, является ли навыком не совсем правильное, но автоматизированное действие? Ответы на эти вопросы зависят от того, на какую позицию мы встанем. Если считать навыком любое автоматизированное действие независимо от качества его выполнения, то ответ на эти вопросы должен быть положительным. Если же придерживаться точки зрения, что навык – это сформированное умение, то ответ будет отрицательным. Надо полагать, что вторая позиция ближе к истине, и мы будем придерживаться именно ее. Главным признаком навыка следует считать качество выполнения действия, а не автоматизированный способ управления им, хотя последнее вовсе не исключается. Ведь главное – научить человека рационально использовать двигательное действие, т. е. сформировать у него умение высокого уровня (недаром Е. В. Гурьянов определил навык как целенаправленное действие, которое может выполняться точно и быстро после многократных повторений или упражнений). Автоматизация же действия – это не цель, а следствие упражнения, появление механизма, облегчающего выполнение действия и контроль за ним [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Далее возникает вопрос, что дает автоматизация (является ли улучшение качества выполнения действия следствием автоматизации управления им)? Исключение смыслового контроля за тем, что и как нужно делать, вследствие освоения программы и многократного успешного выполнения действия создает у человека уверенность, психологически его расковывает (на эту психологическую сторону формирования навыков обратил внимание Н. Д. Левитов), что позволяет раскрепоститься и мышечно. А

это ведет к повышению точности движений. Доказательство тому было получено в одном из экспериментов (Е. П. Ильин, М. И. Семенов, 1969), когда разбуженные среди ночи дети воспроизводили заданные им пространственные параметры движений гораздо точнее, чем днем. Сходный факт был получен в работе Е. П. Ильина и С. К. Малиновского (1981) при введении студентов в первую фазу гипноза. Объяснение этому мы видим в снижении силы мотива вследствие уменьшения значимости выполняемого задания. Уверенность позволяет человеку без боязни переключать динамический контроль на получаемый результат и ситуацию деятельности, а также способствует отключению или ограничению смыслового контроля и образованию динамического стереотипа. Это приводит к слитности движений, так как человеку не надо тратить время на принятие решения, что делать дальше. Отсюда проистекает и быстрота автоматизированных действий [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Двигательные привычки

Привычки совершать определенные двигательные акты представляют собой автоматизированные двигательные действия, включенные в стереотип поведения данного человека в определенной ситуации. Например, у многих людей при игре в шахматы имеется привычка вертеть в руках какой-нибудь предмет, некоторые грызут ногти только при сильном волнении. Для взрослых привычкой является совершать утренний туалет и т. п. Привычка – это не просто умение совершать какие-то движения, это *потребность* их совершать, притом зачастую без всякой видимой целесообразности.

Вопрос о соотношении понятий «умения» и «навыки» актуален только для психологов и педагогов. У физиологов

(например, у Н. А. Бернштейна, В. С. Фарфеля, Н. В. Зимкина) речь идет только о навыках. Очевидно, что умение и навык для них означает одно и то же. Поэтому, увидев в работах этих авторов слово «навык», не следует думать, что под двигательным навыком они понимают то же, что и психологи (т. е. автоматизированное действие); на самом деле речь идет лишь об умении выполнять какие-либо двигательные действия.

Большинство «общих» педагогов и психологов считают, что умение более высокая психолого-педагогическая категория, чем навыки. У «практических» же педагогов (в системе профессионального образования, физического воспитания и спорта) доминирует противоположная точка зрения: навыки представляют более высокую стадию овладения двигательными действиями, чем умения. Такая различная трактовка двух понятий, как отметил Е. И. Бойко, возникла в связи с тем, что они заимствованы из жизни и остаются на уровне эмпирических со всеми вытекающими отрицательными последствиями: многозначностью, неясностью, неопределенностью их границ, отсутствием «функционального» содержания [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Одни авторы (Е. И. Бойко, 1955; К. К. Платонов, Г. Г. Голубев, 1973; В. В. Чебышева, 1969) считают, что это умение формируется на базе нескольких навыков, характеризующих степень владения действиями. Естественно, в этом случае формирование отдельных навыков предшествует формированию умения как их совокупности. У других авторов (Е. В. Гурьянов, 1945; А. Ц. Пунни, 1959; П. А. Рудик, 1960; С. В. Янанис, 1969) умение предшествует навыку, поскольку последний рассматривается как более совершенная стадия овладения действием. Кроме того, специалисты по физической культуре говорят также об умениях выс-

шего порядка, которые стоят еще выше навыков и характеризуют умение варьировать технику выполнения упражнения для приспособления к изменившимся условиям.

Существенная сторона двигательных действий в спорте заключается в том, что двигательный навык должен быть доведен до высочайшей степени совершенства, должно быть достигнуто мастерство в выполнении физических упражнений. Лишь при этих условиях возможно достижение значительных спортивных результатов. По своим физиологическим механизмам двигательный навык есть не что иное, как условный рефлекс. Он образуется по законам образования условных рефлексов, имеет все черты условного рефлекса. Но он, конечно, по степени своей сложности намного превосходит элементарный слюнный условный рефлекс, получаемый, например, у собаки. Изменения в отделении слюны относятся лишь к ее количеству и отчасти составу. Изменения же в движениях могут быть чрезвычайно разнообразны, они могут касаться сочетаний в работе самых различных мышечных групп, изменений движений по силе, по скорости, по частоте, по продолжительности, по направлению.

Одно и то же двигательное действие, один и тот же внешний эффект от движения может быть получен разнообразными двигательными способами. Написать какую-нибудь букву или нарисовать какую-нибудь несложную геометрическую фигуру на плоскости человек может примерно с одинаковым успехом путем движения одними пальцами, всей кистью, всей рукой или даже ногой. Несомненно, что специальное дальнейшее изучение двигательных навыков человека поможет разобраться в частности образования именно двигательных условных рефлексов у человека. Но и то, что нам сейчас известно, позволяет с уверенно-

стью утверждать, что общие законы условных рефлексов относятся и к двигательным навыкам человека. Рассмотрим эти общие законы специально в отношении двигательных (и в частности спортивных) навыков [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Условия образования двигательных навыков

И.П. Павлов обнаружил, что для образования условных рефлексов нужны определенные условия. Нарушение этих условий или отсутствие их затрудняет образование условных рефлексов или даже вовсе их исключает. Каковы же условия образования условных рефлексов, когда речь идет о выработке двигательных навыков и совершенствовании техники спортивных движений? Важнейшим условием образования, условных рефлексов является подкрепление рефлекса. В самой простой форме это обозначает, что ни один раздражитель не может приобрести значение условного, если его действие не сопровождается, не подкрепляется другим раздражителем, заведомо вызывающим желаемое действие. Например, если хотят, чтобы звонок вызывал у собаки отделение слюны, то необходимо подкреплять действие этого звонка каким-нибудь иным раздражителем, обязательно вызывающим слюноотделение, например пищей. Если этого не делать, то сколько бы раз мы ни звонили в звонок, отделения слюны не получится

Образование двигательного навыка, несомненно, бесконечно сложнее описанного случая, но подкрепление требуется и здесь. Оно осуществляется обычно не элементарным безусловным раздражителем, а сложным условным раздражителем, действие которого предварительно, в ходе индивидуальной жизни обучающегося, уже закреплено и приобрело боль-

шую силу. Таким раздражителем являются слова «правильно», «хорошо» или иная какая-либо привычная оценка произведенного действия, например знакомая любому школьнику пятибалльная оценка. Если такой положительной оценкой тут же будет подкрепляться правильно исполненное движение, то оно быстро превратится в навык, т. е., закрепится в виде двигательного рефлекса. Не сопровождаемые этими подкреплениями движения будут превращаться в навыки с большей медленностью, с большим трудом.

Подкреплением является не только словесное ознакомление с результатом движения, но и непосредственное ощущение этого результата. Лучше всего образуется навык в том случае, если в результате его достигается какая-то определенная цель, например когда нужно чего-то достигнуть, что-то преодолеть. Поэтому так важно при выработке спортивных навыков заботиться о том, чтобы результат движения был бы каждый раз обучающемуся известен. К вопросу о подкреплении относится также создание прочной основы, на которой вырабатывается новый навык. Как уже указывалось, условные рефлексы могут образоваться не только на базе безусловных, но и на базе других, уже хорошо выработанных и закрепившихся, условных рефлексов. Например, выработав условный рефлекс на звук при подкреплении его безусловным раздражителем - пищей, можно приступить к выработке другого условного рефлекса, скажем, на свет, используя в качестве подкрепляющего раздражителя уже не пищу, а звук. Так происходит выработка условных рефлексов второго порядка. Это возможно, однако, лишь в том случае, если условный рефлекс первого порядка сделался прочным. Если же первичный

условный рефлекс не закреплен, то вторичный условный рефлекс не появится [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Это положение относится и к выработке двигательных навыков. Как правило, новый двигательный навык вырабатывается на основе каких-либо готовых, выработанных ранее навыков. Но для того, чтобы это происходило успешно, надо быть уверенным в том, что старый навык хорошо освоен и прочно закреплен. Нередко приходится наблюдать, как начинающий гимнаст безуспешно пытается совершить нужное движение. Неудача порождает лишь досадное чувство неуверенности в силах. На самом же деле причина может заключаться в том, что к данному упражнению не была подведена база в виде иных подготовительных упражнений, хорошо освоенных и закрепленных. Важно найти правильную последовательность в усложнении упражнений и добиваться того, чтобы каждая ступень была прочно закреплена.

И. П. Павлов указывал, что во время выработки условного рефлекса кора больших полушарий головного мозга не должна быть занята другой деятельностью. Нельзя, например, одновременно вырабатывать разные условные рефлексы, так как в этом случае процесс возбуждения в одних нервных центрах может затормозить образование условных связей в других. Этот порядок образования условных рефлексов также встречается и при выработке двигательного навыка. Приведем конкретный пример. Гимнаст решил, что более целесообразно после выполнения упражнений на одном снаряде сразу перейти на другой снаряд, проделав упражнение на другом снаряде, опять перейти на первый и т. д. Он считал, что работа на одном снаряде будет являться активным отдыхом по отношению к

работе на другом снаряде. Кроме того, увеличивается плотность тренировки, так как не надо долго ожидать, пока остальные члены группы выполнят упражнение на данном снаряде. Из этого опыта, однако, ничего не получилось. Образование нужных навыков и на одном и на другом снаряде оказалось затрудненным. Упражнения на одном снаряде явно мешали упражнениям на другом.

Объясняется это тем, что процессы, происходящие в нервных клетках, обладают известной инертностью. Образование условных связей между клетками больших полушарий не прекращается тотчас же после прекращения необходимого сочетания в действии раздражителей. Оно продолжается еще некоторое время по окончании упражнения. Перейдя тут же к другому упражнению, спортсмен задавал своей нервной системе трудную задачу вырабатывать один условный рефлекс, в то время когда еще по инерции продолжалось образование другого условного рефлекса. Очевидно, нужно какое-то время, чтобы завершилось последствие от образования одного условного рефлекса для того, чтобы переходить к образованию другого [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

К слову сказать, ожидание своей очереди подхода к снаряду не является пассивным отдыхом. Наблюдения за действиями товарищей по группе также представляют собою образование условного рефлекса. Зрительные впечатления сопоставляются с мышечными ощущениями в особенности у опытных спортсменов. Наблюдая за выполнением упражнения, отдыхающий анализирует его и как бы выполняет его сам. Можно даже видеть, как он иногда совершает небольшие движения, по характеру и направлению своему совпадающие с наблюдае-

мым движением. Поэтому, выполнив свое упражнение и критически следя за тем, как это упражнение выполняют другие, спортсмен как бы продолжает повторять свое упражнение и тем самым закрепляет, отрабатывает нужный ему двигательный навык.

Важным условием образования условных рефлексов является, по И. П. Павлову, достаточный уровень возбудимости тех клеток, которые участвуют в образовании данного условного рефлекса. В его опытах это подтверждалось сопоставлением образования пищевого условного рефлекса у голодной и сытой собаки. У сытой собаки выработать условный пищевой рефлекс трудно. Образование нужной условной связи происходит медленно. Между тем у голодной собаки эта условная связь вырабатывается быстро и с большей легкостью. Такое же явление наблюдается и в образовании двигательного навыка: необходимо пробудить у обучающегося интерес к выполнению данного упражнения. Если обучающийся относится к уроку без интереса, выполняет нужные движения чисто механически, не стремясь сделать их лучше, достичь большого результата, то нужный навык вырабатывается медленно и с трудом. Наоборот, если педагог сумел пробудить интерес к уроку, включил, например, игровые моменты (что особенно важно в уроках с детьми) или поставил перед учениками какие-то конкретные цели, создав элементы соревнования в достижении цели, тогда образование навыка будет происходить несравненно легче.

Повышение возбудимости центральной нервной системы, кроме сказанного, достигается еще и предварительными упражнениями. Подготовительная часть урока, упражнения типа разминки, способствует повышению возбудимости цен-

тральной нервной системы и, стало быть, облегчает образование нужных условных связей. Без предварительной подготовки, предварительных упражнений, без того, чтобы организм прошел фазу «вработывания», образование условных связей затрудняется, так как без всего этого возбудимость коры недостаточно высока.

К указанному близко стоит и иное условие, которое И. П. Павлов обозначил как достаточную физиологическую силу раздражителя. Речь идет о следующем. У собаки, например, легко получить в отдельности два безусловных рефлекса – пищевой и оборонительный. Пищевой рефлекс, естественно, получается при даче животному пищи, а оборонительный, например, при пропускании электрического тока через лапу животного. Животное в этом случае отдергивает лапу, стремится вырваться из станка и совершает ряд других оборонительных действий. Но оказалось, что раздражитель, вызывающий оборонительный рефлекс, может быть превращен в условный пищевой раздражитель. Это происходит в том случае, если пропускание электрического тока будет каждый раз предшествовать кормлению собаки. После ряда таких сочетаний прекращаются оборонительные реакции животного. В ответ на электрическое раздражение собака устремляется к кормушке, и у нее начинают усиленно выделяться пищеварительные соки. Физиологическое действие пищевого рефлекса, его биологическое значение оказались большими, чем оборонительный рефлекс. Из двух реакций (оборонительной и пищевой) вторая приобрела доминантное, господствующее, значение. Реакции на действие электрического тока оказались заторможенными и усиливающими пищевую реакцию.

В спорте мы часто встречаемся с действиями, которые противоположны действию, вызываемому вредящим или грозящим опасностью раздражителем. Так, боксер и увлеченный боем не замечает болезненных ударов, наносимых противником, и, вместо того чтобы удалиться от действия вредящих раздражителей, идет к ним навстречу, совершает наступательные боевые действия. У обучающегося важно пробудить такой интерес к выполняемому спортивному упражнению, чтобы он погасил чувство страха перед возможными опасностями, возникающими на пути этого упражнения, и затормозил реакции, продиктованные страхом. Примеры тому можно часто наблюдать на уроках гимнастики, когда приходится бороться с реакциями на опасность ушибов при соскоках, опорных прыжках и т. п. Немало таких примеров в горнолыжном спорте, при обучении плаванию, в особенности прыжкам в воду, и в других видах спорта. Всюду важно для педагога добиться того, чтобы спортивный интерес представлял фактор более значительный, нежели реакции защитного характера. Достаточная физическая сила раздражителя – также существенное условие образования условного рефлекса. Образование его происходит с трудом, если сила раздражителя очень мала, но облегчается, если сила достаточно {но не чрезмерно) велика [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

В спортивной и педагогической практике команда и различные сигналы должны быть достаточно громкими. Слишком слабые звуковые раздражители могут не дать желаемого условно-рефлекторного действия. Это относится к строевым командам, к объяснению упражнений, к стартовым сигналам, к сигналам судейского свистка. Кстати говоря, характер звучания судейского свистка может быть различным не только по

громкости, но и по продолжительности, и по повторности. Эти различия обусловлены значением свистка, например, пусковое значение (умеренно громкий – начало игры), тормозное значение (громкий, резкий – остановка игры вследствие нарушения правил).

Перечисляя условия образования условных рефлексов, И. П. Павлов говорит также о трудностях этого образования, если кора мозга охвачена какой-то степенью сонного торможения. Успешно происходит выработка условных рефлексов только при бодрствующем состоянии животного. Несомненно, что первые движения в комплексе утренней гимнастики не должны представлять собою сложных новых упражнений, не должны преследовать цель обучения новым движениям. В это время еще действует остаточное сонное торможение. Лишь после того, как привычными вначале движениями удалось привести центральную нервную систему в бодрое состояние, следует вводить новые упражнения, разучивать элементы нового комплекса, вырабатывать новые двигательные навыки [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Обнаруженные Павловым условия образования условных рефлексов полностью применимы и для образования двигательных навыков. Они выступают в деятельности человека не в столь элементарной форме, как в опытах на животных. Но так как относятся они не к частным вопросам деятельности данного животного, а к общим законам высшей нервной деятельности, то ими следует руководствоваться и при воспитании двигательных навыков у человека.

Двигательные автоматизмы

Произвольная двигательная деятельность человека совершенствуется в результате неоднократного повторения движений. По мере повторений произвольное движение становится привычным, выполнение его не связывается с постоянным сознательным контролем. На определенном этапе формирования произвольного движения проявляется способность к автоматизированному, т. е., неосознаваемому выполнению отдельных его частей или всего движения в целом. Типичным примером неосознаваемых актов являются первичные автоматизмы, связанные с различными безусловно-рефлекторными вегетативными функциями или врожденными двигательными рефлексами, регулирующими двигательные функции. Двигательный навык может быть отнесен к вторичным автоматизмам, так как на первых порах движения, составляющие основу навыка, осознаются.

Появление автоматизма в выполнении отдельных частей или целостного двигательного акта является одним из существенных признаков двигательного навыка. Двигательный навык рассматривается как способ управления движениями в целостном акте, наиболее характерной чертой которого является автоматизм регуляторных влияний со стороны центральной неявной системы. Степень осознания отдельных элементов и всего движения в целом изменяется по мере совершенствования навыка. В начале разучивания движения вследствие обширной иррадиации возбуждения действие осознается полностью. По существу, вся кора принимает участие в анализе этого движения.

По мере совершенствования двигательного акта сужается и область его осознания: все меньшее количество нервных об-

разований принимает участие в его анализе. Концентрация нервного процесса в коре при автоматизации навыка достигает предельных значений: в контроле за движением принимают участие узкоограниченные участки коры больших полушарий. Сфера сознательного контроля за движениями сужается, он становится более точным. Автоматическая форма управления движением означает переход на фоновый уровень корковой активности.

Осознаваемость или неосознаваемость автоматизированного движения является процессом, функционально легко меняющимся в зависимости от изменения условий внешней среды. В осознании движений принимают участие те участки коры больших полушарий, которые обладают в данный момент оптимальной возбудимостью. Выполнение движений в зависимости от сложности отдельных их частей сопровождается постоянным перемещением этого очага оптимальной возбудимости. Следовательно, в каждый момент будет осознаваться какая-то часть движения, вызывающая оптимальное возбуждение. Другие же части движения в этот момент могут не осознаваться [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Говоря об автоматизированном и сознательном в навыке, нельзя противопоставлять их. Целостная двигательная деятельность осознается. Однако степень сознательного контроля за автоматизированным движением различна и может произвольно изменяться. Высокая степень осознаваемости движения не исключает, а предполагает в определенных условиях выполнение отдельных его частей или и целом автоматизировано. Автоматизм облегчает двигательную деятельность, способствует экономичному расходованию энергетических ресурсов,

обеспечивающих движение. Высшие отделы центральной нервной системы освобождаются от контроля за элементами движения и переключаются на выполнение более сложных тактических двигательных задач, на основе притекающей к ним информации об обстановке.

Физиологические механизмы автоматизации двигательных актов могут быть рассмотрены с позиций учения И. П. Павлова о регуляции заученных движений в условиях пониженной возбудимости коры больших полушарий. После выполнения автоматически воспроизведенные действия осознаются. Н. А. Бернштейн полагает, что при автоматизации двигательных действий регуляторные влияния перемещаются из корковых отделов в ближайшую подкорку и даже на уровень стволовой части мозга. Навык следует рассматривать как многокомпонентную систему, включающую афферентную, эфферентную, вегетативную и центральную части. В зависимости от вида деятельности роль отдельных компонентов изменяется. Например, для спортсмена-бегуна на длинные дистанции наиболее важен эфферентный и вегетативный компоненты, для гимнаста или фехтовальщика – эфферентный и центральный. Выраженность речевой компоненты навыка тем выше, чем более сложным является его центральная часть [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Полифункциональность двигательных автоматизмов

К настоящему времени внесены существенные дополнения в представления о пространственной ограниченности условно - рефлекторных связей, лежащих в основе формирования двигательного стереотипа. Наличие большого числа ис-

полнительных приборов, способных функционировать отдельно друг от друга, допускает выполнение одного и того же двигательного акта различными способами. Выполнение одних и тех же упражнений у разных лиц производится при разной степени участия исполнительных двигательных приборов. Подобная картина наблюдается и у одного и того же человека, выполняющего автоматизированное движение в разное время.

Под влиянием афферентных раздражителей постоянно изменяется как центральный, так и исполнительный компоненты навыка. По мнению Н. А. Бернштейна, даже во внешне стандартных движениях функциональная структура двигательных навыков в каждый момент времени различна. Так, при заученном автоматизированном акте ходьбы отдельные шаги не являются точной копией друг друга. Форма движения не остается стандартной. Различия в характере двигательного ответа связаны прежде всего с вариативностью участия отдельных нервных приборов в управлении внешне одинаковыми движениями. Нервные связи, обеспечивающие пуск и регуляцию движения, будучи функционально обособленными, тем не менее не приурочены к строго определенным нервным структурам. Целесообразное двигательное действие обеспечивается подвижной системой нервных процессов, отвечающих переменным условиям внешней среды.

Программирование выполнения произвольных двигательных актов и создание основы для навыка связано как со следами от предшествующих раздражений, так и с текущими афферентными влияниями, с эндокринными и другими гуморальными воздействиями. Следы этих влияний запечатлеваются генетическим аппаратом нервной клетки и соответствующими

щим изменением обмена и воспроизводства белковых структур. Формирование вегетативного компонента навыка происходит по тем же закономерностям, как двигательного или центрального. Сочетание следов от предыдущей деятельности и текущей афферентной информации является необходимым условием активного поведения.

Этапы формирования двигательного навыка

На *первом этапе* формирования двигательного навыка возникает замысел действия, осуществляемый ассоциативными зонами коры больших полушарий (переднелобными и нижнетеменными). Они формируют общий план осуществления движения. Вначале это лишь общее представление о двигательной задаче, которое возникает либо при показе движения другим лицом (педагогом, тренером или опытным спортсменом), либо после словесной инструкции, самоинструкции, речевого описания. В сознании человека создается определенный эталон требуемого действия, «модель потребного будущего» (Бернштейн НА., 1966). Эту функцию П.К. Анохин назвал «опережающее отражение действительности». Формирование такой наглядно-образной модели складывается из образа ситуации в целом (задаваемые пространственные и временные характеристики двигательной задачи) и образа тех мышечных действий, которые необходимы для достижения цели. Имея представление о требуемой модели движения, человек может осуществить ее разными мышечными группами. Так, например, подпись человека имеет характерные черты, независимо от мышечных групп, выполняющих ее (пальцы, кисть, предплечье, нога). Особое значение имеют в этом процессе восприятие и переработка зрительной информации

(при показе) и слуховой (при рассказе). Опытные спортсмены быстрее формируют зрительный образ движения, так как у них лучше выражена поисковая функция глаза, и они способны эффективно выделять наиболее важные элементы. У них богаче кладовая «моторной памяти» – хранящиеся в ней образы освоенных движений, быстрее происходит извлечение нужных моторных следов.

На *втором этапе* обучения начинается непосредственное выполнение разучиваемого упражнения. При этом отмечаются три стадии формирования двигательного навыка: 1) стадия генерализации (иррадиации возбуждения), 2) стадия концентрации, 3) стадия стабилизации и автоматизации.

На *первой стадии* созданная модель становится основой для перевода внешнего образа во внутренние процессы формирования программы собственных действий. Физиологические механизмы этого во многом неясны. На ранних этапах онтогенеза, когда речевая регуляция движений (внешней речью постороннего лица или внутренней собственной речью) еще не развита, особенное значение имеют процессы подражания, общие у человека и животных. Наблюдая за действиями другого лица и имея некоторый опыт управления своими мышцами, ребенок превращает свои наблюдения в программы собственных движений. Эти процессы аналогичны процессам освоения речи, которую ребенок сначала слышит от окружающих людей, а затем преобразует в собственную моторную речь (по терминологии психолога Л. С. Выготского, это – явление интериоризации, т. е. превращение внешней речи во внутреннюю).

Некоторые особенности программирования отражаются в межцентральных взаимосвязях электрической активности моз-

га. Можно видеть, например, что при наблюдении за выполнением бега посторонним лицом в коре больших полушарий у человека появляются потенциалы в темпе этого бега (своеобразная модель наблюдаемого движения). Подобные изменения ритмов мозга и специфические перестройки пространственной синхронизации корковых потенциалов наблюдаются также при представлении и при мысленном выполнении движений. При этом пространственные взаимосвязи мозговой активности начинают отличаться от состояния покоя и приближаться к таковым при реальном выполнении работы.

В процессах программирования используются имеющиеся у человека представления о «схеме тела», без которых невозможна правильная адресация моторных команд к скелетным мышцам в разных частях тела, и о «схеме пространства», обеспечивающие пространственную организацию движений. Нейроны, связанные с этими функциями, находятся в нижнетеменной ассоциативной области задних отделов коры больших полушарий. Организация движений во времени, оценка ситуации, построение последовательности двигательных актов, их сознательная целенаправленность осуществляются переднелобной ассоциативной корой. Только в ней имеются специальные нейроны кратковременной памяти, которые удерживают созданную программу от момента прихода в кору внешнего пускового сигнала (или от момента самоприказа) до момента осуществления моторной команды.

Соответственно этому во время реальной работы можно видеть особую специфику мозговой активности, отражающую характерные черты двигательных программ. Так, у бегунов и конькобежцев как при воображаемом, так и при реальном вы-

полнении бега по дорожке или на коньках, устанавливается сходство (пространственная синхронизация) потенциалов передне-лобной (программирующей) области с моторными центрами ног, а у гимнастов при представлении и выполнении стойки на кистях – с моторными центрами рук. При стрельбе, бросках мяча в баскетбольное кольцо возникает сходство активности зрительных, нижнетеменных зон (ответственных за пространственную ориентацию движений) и моторных зон коры, что обеспечивает точность глазодвигательных реакций. В процессе фехтования к этим зонам подключаются передне-лобные области, связанные с вероятностной оценкой текущей и будущей ситуации.

В создании моторных программ принимают участие многие нейроны коры, мозжечка, таламуса, подкорковых ядер и ствола мозга. Обширное вовлечение множества мозговых элементов необходимо для поиска наиболее нужных из них. Этот процесс обеспечивается широкой иррадиацией возбуждения по различным зонам мозга и сопровождается обобщенным характером периферических реакций – их генерализацией. В силу этого первая стадия начинающихся попыток выполнить задуманное движение называется стадией генерализации. Она характеризуется напряжением большого числа активированных скелетных мышц, их продолжительным сокращением, одновременным вовлечением в движения мышц-антагонистов, отсутствием интервалов в ЭМГ во время расслабления мышц. Все это нарушает координацию движений, делает их закрепощенными, приводит к значительным энергозатратам и, соответственно, излишне выраженным вегетативным реакциям. На этой стадии наблюдаются особенное учащение дыхания и

сердцебиения, подъем артериального давления, резкие изменения состава крови, заметное повышение температуры тела и потоотделения. Однако нет достаточной согласованности этих сдвигов между собой и их соответствия мощности и характеру работы.

Массированный поток афферентных импульсов от проприорецепторов многих мышц затрудняет отделение основных рабочих мышечных групп от посторонних. Анализ «темного» мышечного чувства еще более осложняется обильным притоком интероцептивных сигналов – в первую очередь, от рецепторов дыхательной и сердечно-сосудистой систем. Требуются многократные повторения разучиваемого упражнения для постепенного совершенствования моторной программы и приближения ее к заданному эталону.

На *второй стадии* формирования двигательного навыка происходит концентрация возбуждения в необходимых для его осуществления корковых зонах. В посторонних же зонах коры активность подавляется одним из видов условного внутреннего торможения – дифференцировочным торможением. В коре и подкорковых структурах создается мозаика из возбужденных и заторможенных нейронных объединений, что обеспечивает координированное выполнение двигательного акта. Включаются лишь необходимые мышечные группы и только в нужные моменты движения, что можно видеть на записях ЭМГ. В результате рабочие энерготраты снижаются. Навык на этой стадии уже сформирован, но он еще очень непрочен и нарушается при любых новых раздражениях (выступление на незнакомом поле, появление сильного соперника и т.д.). Эти воздействия разрушают неокрепшую еще рабочую доминанту, едва установив-

шиеся межцентральные взаимосвязи в мозгу вновь приводят к иррадиации возбуждения и потере координации [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

На *третьей стадии* в результате многократного повторения навыка в разнообразных условиях помехоустойчивость рабочей доминанты повышается. Появляется стабильность и надежность навыка, снижается сознательный контроль за его элементами, т. е. возникает автоматизация навыка. Прочность рабочей доминанты поддерживается четкой сонастройкой ее нейронов на общий ритм корковой активности. Такое явление было названо А.А. Ухтомским усвоением ритма. При циклической работе ритм корковой активности соответствует темпу выполняемого движения: в ЭЭГ появляются потенциалы, соответствующие этому темпу «меченые ритмы» ЭЭГ (Сологуб Е. Б., 1965). Внешние раздражения на этой стадии лишь подкрепляют рабочую доминанту, не разрушая ее. Большая же часть посторонних афферентных потоков не пропускается в спинной и головной мозг: специальные команды из вышележащих центров вызывают пресинаптическое торможение импульсов от периферических рецепторов, препятствуя их доступу в спинной мозг, защищая от случайных влияний и повышая надежность навыков. Процесс автоматизации не означает выключения коркового контроля за выполнением движения. В коре работающего человека отмечается появление связанных с движением потенциалов, специфические формы межцентральных взаимосвязей активности. Однако в этой системе центров по мере автоматизации снижается участие лобных ассоциативных отделов коры, что, по-видимому, и отражает снижение его осознаваемости. В процессе тренировки происходит постоянное сличение

созданной модели навыка и реальных результатов его выполнения (Бернштейн Н.А., 1966; Анохин П.К., 1975). По мере роста спортивного мастерства совершенствуется сама модель требуемого действия, уточняются моторные команды, а также улучшается анализ сенсорной информации о движении.

Рассмотрим другие точки зрения на формирование двигательного навыка. Процесс обучения двигательному навыку начинается с определенного побуждения к действию, которое задается подкорковыми и корковыми мотивационными зонами. У человека это, главным образом, стремление к удовлетворению определенной социальной потребности (любовь к данному виду спорта, желание им заниматься, преуспеть в упражнении и пр.). Оптимальный уровень мотиваций и эмоций способствует успешному усвоению двигательной задачи и ее решению. Формирование двигательного навыка является многоступенчатым процессом движения по спирали. От элементарных умений, составляющих основу целесообразной, двигательной деятельности человека и ставших в результате неоднократного повторения навыками, осуществляется переход к синтезированию целого ряда навыков в умение более высокого порядка. Это происходит через отрицание элементарного умения навыком, а затем более совершенным умением. Навык в этой многоярусной системе произвольных движений есть не что иное, как освоенное умение решать тот или иной вид двигательных задач.

Выделенные А. Н. Крестовниковым фазы формирования двигательного навыка – объединение отдельных частей в целостное действие, устранение «лишних» движений и, наконец, совершенствование навыка – носят условный характер. В принципе любой вид человеческой деятельности осуществля-

ется через создание целостного действия, его закрепление и последующее совершенствование. В соответствии с представлениями Н.В. Зимкина, первая стадия двигательного навыка характеризуется иррадиацией нервного процесса с генерализованным внешним ответом. Вторая фаза связана с концентрацией возбуждения, с улучшением координации и информированием стереотипных движений. Третья стадия завершает формирование автоматизма и стабилизации двигательных актов. Элемент условности в подобном подходе связан прежде всего с выделением в самостоятельную фазу особенности нервного процесса. Концентрация нервного процесса не может иметь самодовлеющего значения. Она завершает иррадиацию возбуждения.

Фаза генерализации в формировании нового двигательного навыка может совпадать с окончанием формирования предыдущего навыка. В ряде видов спорта (акробатика, гимнастика, прыжки в воду) чрезвычайно трудно выделить начало и конец формирования двигательного навыка. И если феноменологически, по внешним признакам, еще можно говорить о завершении определенного этапа формирования двигательного навыка, то процессы, скрытые от наблюдения, не поддаются столь строгому фазовому анализу.

Согласно представлениям Н.А. Бернштейна, появление автоматизмов завершает первый этап формирования навыка. Для него характерно установление ведущего уровня построения движения, определение двигательного состава, необходимых коррекций и автоматизации их переключения в низовые уровни. Вторым этапом отличается стандартизацией двигательного состава, стабилизацией (устойчивостью против действия

сбивающих факторов), срабатыванием (согласованностью) координационных элементов навыка [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

На этой стадии формирования навыка внешние, случайные раздражители не оказывают на него разрушающего действия. На качестве выполнения упражнений не сказывается и усложнение двигательной ситуации. Только длительное изменение условий среды или специальное разрушение двигательной структуры, вследствие изменения сложившихся представлений о технике выполнения упражнений, может существенно изменить двигательный навык или отдельные его элементы. Это в известной степени относится и к исправлению ошибок в движении. Если ошибка стала составной частью двигательного стереотипа, исправление ее требует много времени. В ряде случаев образование нового двигательного навыка происходит быстрее, чем исправление ошибки в нем.

Как было показано выше, процесс формирования навыка условно разбивается на этапы, число которых у разных авторов различно. Физиологи говорят о трех стадиях, педагоги и психологи – о трех-шести. У Н. А. Бернштейна их даже семь. Ниже приведем наиболее, на наш взгляд, унифицированный вариант стадий формирования двигательного навыка.

Первая стадия связана с формированием у обучающегося понятия и зрительного представления о двигательном действии в целом. Главные каналы получения информации – зрительный (показ) и слуховой (объяснения). Возникающее представление о двигательном действии носит обобщенный характер и не подкреплено мышечно-двигательными ощущениями. Обучающийся понимает цель, но смутно представляет еще способы ее достижения. Образно говоря, словесное описание

двигательного действия и деятельности – это «костыль» обучающегося, от которого он по мере формирования навыка («научившись ходить самостоятельно») позднее отказывается.

Вторая стадия (или первая – в физиологических теориях) связана с начальным этапом выполнения разучиваемого действия, поиском тех двигательных (межмышечных) координации, которые обеспечат выполнение двигательной задачи (вспомним, как человек учится удерживать равновесие при обучении езде на велосипеде). Задачей этой и последующей стадий является научиться следовать предъявленному образцу. Эта стадия характеризуется широкой *иррадиацией* возбуждения по нервным центрам при недостаточности внутреннего торможения и Неупорядоченности процессов центральной нервной системы. Подобное состояние соответствует *аморфному массовому возбуждению*, развивающемуся при формировании доминанты на первых этапах (А. А. Ухтомский). Иррадиация возбуждения получает выражение в избыточной фиксированности двигательного аппарата, так как в движение включаются и ненужные мышечные группы. Правда, с точки зрения Н. А. Бернштейна, «излишнее закрепощение» имеет и положительную сторону, поскольку таким образом блокируются излишние степени свободы биокинематической цепи и движению придается определенная направленность. Мышцы-антагонисты активно вмешиваются в движение, тормозя его, что позволяет вносить коррективы по ходу его осуществления.

Третья стадия (вторая – у физиологов) характеризуется концентрацией возбуждения в тех нервных центрах, которые участвуют в управлении данным двигательным актом. Развивается внутреннее торможение, что позволяет точнее диффе-

ренцировать сигналы о совершаемом действии, особенно с проприорецепторов. На этом этапе экстероцептивный контроль («внешняя» обратная связь) действует наравне с проприорецептивным контролем («внутренней» обратной связью). Правильное выполнение разучиваемых движений, обеспечиваемое изложенными выше физиологическими изменениями, снимает чувство неуверенности и боязни. Постепенно устраняются защитные двигательные реакции, мешающие правильному выполнению двигательного действия. Начинает формироваться динамический стереотип, хотя ошибки в выполнении еще возможны. Обучающийся уже понимает способы выполнения действия и достижения цели, однако его внимание еще напряжено и концентрируется в основном на движениях. При переключении внимания на окружающую обстановку, партнеров и т. п. качество действия ухудшается.

Четвертая стадия – автоматизация действия. Техника движения выполняется стабильно. Контроль за движениями осуществляется в основном за счет про-приорецептивных сигналов, а зрительная обратная связь отходит на второй план. По мнению Н. А. Бернштейна, это имеет большое значение, обеспечивая более высокое качество исполнения движений, так как детали выполняемого действия поручаются для управления системам, лучше приспособленным для такого управления. Кроме того, сознательное внимание разгружается от второстепенных по смыслу деталей. Однако при этом зрительный контроль остается в качестве регулятора и по мере надобности используется обучающимся.

Пятая стадия – формирование умений высшего порядка. Субъект научается изменять детали двигательного действия

для того, чтобы добиться максимального результата при изменившихся условиях деятельности. Например, метатель диска варьирует угол выброса и степень раскрытия снаряда в зависимости от встречного или попутного ветра. Таким образом, высшим уровнем владения двигательным умением является его *вариативность*.

Итак, общая динамика формирования двигательного навыка такова. При ознакомлении с двигательным действием в первую очередь формируются *сенсорный и интеллектуальный* компоненты навыка, т. е. зрительный образ и понятие об упражнении. В дальнейшем эти компоненты развиваются, обогащаются и в совокупности с другими ощущениями (слуховыми, тактильными, вестибулярными, мышечно-суставными) образуют полимодальную *концептуальную модель деятельности* (Б. Ф. Ломов, 1959), т. е. программу двигательной деятельности человека [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Роль афферентного синтеза и акцептора действия в формировании навыка

Человек обладает избыточным запасом информации для выработки программы действий. Сопоставление этого запаса с текущими афферентными сигналами в мозге создает модель предстоящего движения. П. К. Анохин назвал это «опережающим отражением действительности». Процесс переработки афферентной информации представляет начальную фазу любой целостной интегральной деятельности. При этом одни афферентные возбуждения (обстановочная афферентация, мотивация, память) определяют качество, направление реакции. Другие обеспечивают запуск реакции (пусковые раздражители).

ли). Афферентный синтез играет решающую роль в механизмах адекватных двигательных реакций на изменение внешней ситуации.

Механизм, обеспечивающий надежность и соответствие двигательной реакции программе действий, заключается в сопоставлении результатов с запрограммированной системой возбуждений (акцептор действия). Он представляет собой широко разветвленный афферентный аппарат оценки сигналов о выполненном действии. Если система этих сигналов соответствует акцептору действия, она определяет форму двигательного ответа. При несовпадении результатов действия акцептору возникает поиск новых, соответствующих программе, движений.

Навык является активной формой деятельности в которой нет места неловким, нецелесообразным движениям. В соответствии с представлениями Н. А. Бернштейна, вероятностное прогнозирование и программирование действия не дает запечатлеться нецелесообразным движениям.

При внезапном изменении ситуации или двигательной задачи происходит изменение стереотипных форм движений. Эта «творческая» деятельность, осуществляемая корой больших полушарий, характерна для занимающихся, обладающих большим запасом двигательных навыков при разносторонней физической подготовке. Осознание новых связей является необходимым условием формирования двигательных умений, т. е. двигательной деятельности позволяющей рационально решать двигательные задачи, но не получившей черт автоматизма. Так, из имеющихся в арсенале хоккеиста двигательных автоматизмов при изменении игровой ситуации возникает совершенно новое, уже не автоматизированное действие, вос-

произвести которое в последующий момент времени не всегда удастся [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Известная консервативность навыка может стать тормозом в дальнейшем росте спортивного мастерства. Новые представления о выполнении некоторых упражнений в гимнастике, технике лыжных ходов с большим трудом усваивались спортсменами, выработавшими навык их выполнения в пределах традиционных представлений об этих упражнениях. Юные спортсмены, выполнявшие эти технические элементы впервые, быстро оправлялись с двигательной задачей.

Выработка навыка – это не заучивание постоянной формулы движения, а лишь предпосылка дальнейшего совершенствования его координационных элементов. Стабилизация навыка должна находить свое проявление в способности решения двигательной задачи соответствующими ситуациями способами. Такие возможности у человека реализуются благодаря тому, что между командными, пусковыми импульсами и выполняемыми движениями не существует однозначной зависимости. Иначе говоря, пусковой импульс еще не предопределяет конечной формы движения.

Произвольный акт корректируется постоянно по ходу работы, благодаря циркуляции информации по замкнутой функциональной системе, составляющей основу управления движениями. Это управление, являющееся результатом взаимодействия центральной нервной системы и внешней среды, делает необходимым «процесс зашифровки образа движения», т. е. создания модели движения в головном мозге. Совершенствование мозговой модели движения создает возможность «предвидения» движения по сигналам от проприоцепторов.

Изменение степени мышечного напряжения, обусловленное нервными импульсами, поступающими по двигательному нерву, отражается на функциональном состоянии проприорецептора. Следовательно, в поступающих от проприорецептора сигналах заложена информация о текущем функциональном состоянии исполнительного органа, а не сигнал, поступивший в мышцу по двигательному нерву. Это было бы возможным при наличии морфологического субстрата для рефлекторного кольца. Следует заметить, что в кольцевой схеме управления движением нет кольцевого нервного процесса, т. е. рефлекторного кольца. Между окончанием двигательного нерва в мышце и нервом проприорецептора нет морфологической связи, но существует прочная функциональная связь. В природе двигательного навыка нет «проторения» нервных путей. Кольцевой принцип (принцип сенсорных коррекций) исключает пассивное запечатлевание всех движений в нервных структурах. Нецелесообразные, не отвечающие двигательной задаче, формы движений отвергаются. Принцип активности исключает стереотипную форму ответа на действие внешнего стимула. Ответная реакция детерминирована вероятностно.

Рассмотренные особенности формирования двигательного навыка не отрицают принципиальных основ рефлекторной природы произвольных движений. Это более детальная ее разработка. Основные закономерности рефлекторной теории, заложенной И.М. Сеченовым, разработанной И.П. Павловым и его школой, не только не потеряли своей силы, но находят новое подтверждение в исследованиях взаимосвязи между центральными и исполнительными аппаратами, проводимых с позиций биокибернетики.

Роль мотиваций в двигательном навыке

Основу сложных видов целенаправленной двигательной деятельности, одной из форм которой является двигательный навык, являются высшие мотивации, приобретаемые в процессе индивидуального опыта. Они включают в себя социальные факторы, нравственные и эстетические идеалы и играют важную роль в становлении человека как личности. Высшие мотивации формируются на основе механизмов афферентного синтеза и лежат в основе активной реакции организма на действие внешних агентов.

В формировании мотиваций и их удовлетворении важную роль играют эмоции. Достижение успеха в решении двигательной задачи сопровождается положительными эмоциями. Неудача вызывает тягостные, неприятные эмоции. Эмоционально окрашенные физические упражнения быстрее осваиваются и прочно закрепляются. Эмоции отрицательного характера вызывают значительное напряжение вегетативных компонентов навыка. В результате этого могут наблюдаться серьезные расстройства сердечно-сосудистой системы, вегетативные неврозы.

По теории П. К. Анохина эмоции включены в акцептор действия. В случае несовпадения результатов действия с программой возникают отрицательные эмоции. Положительными эмоциями завершается выполнение целесообразного двигательного действия, отвечающего программе акцептора действия [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

*Условные раздражители, определяющие образование
двигательных навыков*

Двигательный навык – результат действия целой системы раздражителей, и притом раздражителей, непосредственно связанных с самим движением, так называемых натуральных раздражителей. Искусственные же раздражители, а тем более применяемые в отдельности одиночные раздражители, могут участвовать в выработке двигательного навыка, но роль их будет весьма ограниченной. Такой раздражитель может обусловить начало движения, т. е. иметь «пусковое» значение (например, выстрел стартера), либо приобрести значение условного тормоза (например, штрафной свисток), либо включиться в какой-либо элемент навыка, но он не может один обеспечить образование и правильное протекание всего сложного двигательного действия. Рассмотрим, какие раздражители обычно играют роль условных раздражителей в образовании двигательного навыка у человека. Речь будет идти о раздражителях натуральных, естественных, органически связанных с двигательной деятельностью человека.

Слово. Несомненно, что в образовании навыка определяющую роль играют раздражители второй сигнальной системы, т. е. слово, речь, мысль. Значение пояснения, рассказа о движении подчеркивалось многими учеными-педагогами, в частности, П.Ф. Лесгафтом. Можно создать новый двигательный навык словесным путем, рассказав о нем, написав о нем. Однако нужно учесть, что рассказ о новом движении может способствовать образованию навыка лишь в том случае, если он связан с уже существующими навыками и может вызвать у слушающего соответствующие знакомые ощущения движения и

представления о нем. Новое в рассказе должно быть как бы вариантом старого или некоторым добавлением к нему.

Чем большим богатством двигательных навыков обладает обучающийся, чем обильнее у него двигательные условные связи, тем легче может произойти образование новых навыков путем рассказа. Наоборот, если число исходных навыков невелико, то труднее образовать нужную связь для нового, более сложного, навыка. Для образования навыка имеет значение также и предшествующий опыт в воспроизведении готовых навыков на основе словесных раздражителей. Поэтому опытный гимнаст, привыкший словесно анализировать как свои движения, так и движения своих товарищей и учеников, легко освоит новую двигательную комбинацию, заданную ему даже в письменном виде; он, как говорится, прочтет ее «с листа». Но вместе с тем новичок, еще не обладающий большим запасом гимнастических навыков и не привыкший к их словесному анализу, с большим трудом воспримет объяснение о незнакомом упражнении и вряд ли сможет без соответствующего показа его воспроизвести.

Показ. Весьма действенным раздражителем служит показ упражнения. Возникающий при этом двигательный акт представляет собой «подражательный рефлекс». Этот рефлекс проявляется у животных подчас с такой четкостью и срочностью, что заставляет думать даже о его безусловно-рефлекторной природе. Вот пример подражательного рефлекса из опытов В. Я. Кряжева. Он выработывал у обезьяны сложный двигательный навык на пищевом подкреплении в присутствии других обезьян. После того, как навык у первой обезьяны был после ряда повторений выработан, на «сцену» были приглашены

обезьяны-«зрители». Они сразу, без предварительной выработки, воспроизвели нужное движение.

Несомненно, что подражательные рефлексы лежат в основе «стадных» действий, когда все стадо точно повторяет действия вожака. Образование первых пищедобывающих или оборонительных движений у молодых животных также в большинстве основано на подражании материнским действиям. У человека подражательный рефлекс очень развит, в особенности в раннем детстве. Ребенок даже без внешнего побуждения нередко повторяет движения, производимые другим ребенком или показываемые ему взрослым. Очень сильно развито стремление к подражательным действиям в дошкольном и младшем школьном возрасте. Оно проявляется и в дальнейшем, постепенно уменьшаясь под влиянием тормозных воздействий со стороны высших нервных функций. С возрастом способность воспроизводить показываемые движения, конечно, не теряется, она обогащается более тщательным анализом движения и более сложными процессами, связанными с ростом сознания, со все большим включением второй сигнальной системы.

Частные раздражители. Ни показ, ни рассказ не могут рассматриваться как единственные системы условных раздражителей, участвующие в образовании двигательных навыков. Простое воспроизведение показанного или поясненного на словах движения еще не может обеспечить высокой точности, безупречной правильности, нужной быстроты, силы, координированности данного двигательного действия. Для этого в систему должны включиться еще другие раздражители. В каждом отдельном спортивном упражнении есть свои, так сказать частные, раздражители, которые участвуют в выработке дан-

ного двигательного навыка. Так, при упражнениях на брусках условными раздражителями могут быть видимые размеры снаряда и находящиеся в окружающем пространстве предметы, осязательные прикосновения к жердям брусков. При игре в теннис специфическими раздражителями являются размеры игровой площадки, положение сетки, движения мяча, действия противника, удерживаемая рукой ракетка. В слаломе такими раздражителями являются видимая трасса, флажки, изменение скорости спуска, вес и форма лыж и палок и т. п.

Вода, в которую погружается человек, еще не умеющий плавать, воспринимается как чуждая среда, и двигательные ощущения в ней непривычны. С течением времени новые раздражители, слившиеся в условнорефлекторную связь с прежними знакомыми мышечными ощущениями, становятся обычными и вызывают правильные двигательные реакции, необходимые для поддержания и передвижения тела в воде. Во всех случаях обучение спортивному упражнению связано с освоением новой среды: воды при плавании, скользкого льда при беге по конькам, упругих жердей при упражнениях на брусках, веса мяча, высоты сетки, размеров площадки и размещения на ней участников при игре в волейбол. Пока не освоены раздражители новой среды, пока не выработались основные условные рефлексы, связанные с этими раздражителями, невозможно достичь высокой техники движений. Поэтому обучение плаванию начинается с выработки ощущений плавучести тела, а в упражнениях на брусках надо стремиться вначале достичь уверенного упора о жерди. В дальнейшем совершенствовании спортивной техники добиваются все большего закрепления условных связей с теми специфическими раздражителями сре-

ды, с которыми связано данное упражнение. Реакции на раздражители этой среды делаются автоматизированными, новая среда становится привычной [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Внешние силы. Наряду с раздражителями, характерными для каждого отдельного вида спорта, существуют условные раздражители, общие для всех двигательных условных рефлексов. Среди таких всеобщих условных раздражителей рассмотрим специально действие внешних сил. Известно, что любое движение является результатом усилий, развиваемых мышцами при их сокращении. Именно благодаря тому, что мышцы являются источником силы, происходит перемещение частей тела относительно друг друга, передвижение всего тела в пространстве, перемещение предметов, удерживаемых частями тела, сообщение предметам ускорений, бросание, метание их.

В каждый момент, когда мышцы развивают усилия, происходит взаимодействие мышечного усилия с внешними силами: силой тяжести, силой трения, сопротивлением противника и др. Это взаимодействие может заключаться в борьбе с внешними силами, но может проявляться и в использовании действия этих сил. Например, когда происходит поднятие какого-нибудь предмета, мышцы действуют против тяжести, сила мышц направлена на преодоление действия силы тяжести. При опускании же предмета выгодно использовать силу тяжести. Роль мышц будет здесь заключаться в сдерживании действия силы тяжести, в ограничении скорости падения предмета.

Внешнюю силу необходимо рассматривать как раздражитель, воздействующий на органы чувств, главным образом на органы мышечного и вестибулярного чувства. Силовые факторы могут быть теми условными раздражителями, которые яв-

ляются обязательными участниками образования двигательного навыка. Совершенствование в каком-либо спортивном упражнении связано со все более тонким дифференцированием силовых факторов среды, на основе чего строится все более тонкое взаимодействие мышечных усилий с внешними силовыми воздействиями.

Впервые попав в воду, человек стремится принять вертикальное положение и стать на дно. Это действует рефлекс прямостояния. Раздражения отолитового аппарата диктуют рефлекторные сокращения шейных мышц, устанавливающих голову в положение теменем кверху. Как только голова приняла это положение, так немедленно возникают в результате шейного тонического рефлекса движения мышц туловища и конечностей, устанавливающие тело в вертикальное положение. В обычных условиях это должно сопровождаться давлением на кожу подошв. Если в этот момент человек не ощущает дна, т. е. нет указанного давления на подошвы, то нарушается весь комплекс рефлекса стояния. Возникают хаотические движения для удержания головы над поверхностью воды; вертикальное или почти вертикальное положение туловища при этом сохраняется.

Задача начального обучения плаванию заключается, главным образом, в том, чтобы затормозить рефлекс на действие силы тяжести, и в первую очередь рефлекс прямостояния. Необходимо затормозить стремление у человека сохранить обязательно вертикальное положение. Необходимо выработать новые движения, способствующие, прежде всего, поддержанию горизонтального положения тела в воде. Хорошо известно, что, как только удастся затормозить наземные рефлекс,

связанные со стоянием и прямохождением, обучающийся убеждается в том, что его тело обладает высокой плавучестью и что для поддержания его у поверхности воды требуются ничтожные усилия.

Пространство и время. Имеются еще раздражители, общие для всех движений, значение которых в процессе образования двигательных навыков исключительно велико. Это пространство и время. Любые движения, любые двигательные навыки, как бы просты или сложны они ни были, представляют собой перемещение частей тела относительно друг друга или всего тела в пространстве и во времени. Любое движение совершается в пространстве и во времени, следовательно, пространство и время являются неотделимыми компонентами любого движения.

Создание нужного направления движения в пространстве, обеспечение точности движений по их протяженности и направлению возможны только в том случае, если этот пространственный компонент своевременно и точно воспринимается органами чувств. Точность движения невозможна, если пространство, в котором совершается это движение, не воспринимается организмом, не ощущается им. Равным образом невозможно осуществлять движение с определенной скоростью или изменять должным образом скорость, т. е. создавать ускорения, если нет точного восприятия времени.

Пространственная и временная ориентировка движений различна у новичка и мастера спорта. Движения новичка не обладают достаточной точностью, они то чрезмерно размашисты, то недостаточны по амплитуде. Распределение движений во времени весьма несовершенно. Они либо замедленны, либо

ускоренны, суетливы и в то же время не могут быть столь быстрыми, как у мастера.

Для удовлетворения своих потребностей в условиях постоянного изменения внешней среды организму необходимо ставить перед собой определенные задачи и в своей поведенческой двигательной деятельности добиваться достижения намеченного результата. Согласно теории П.К. Анохина, именно полезный результат является решающим фактором поведения, и для его достижения в нервной системе формируется группа взаимосвязанных нейронов (центров) - так называемая функциональная система.

Программирование, обратные связи и сенсорные коррекции. Для решения поставленных задач в ЦНС вырабатываются программы двигательных действий. Они определяют набор и последовательность включения двигательных актов. В соответствии с этой программой формируются команды к эфферентным нейронам и далее команды к мышцам. Характерной особенностью функциональных систем регуляции является обратная афферентация, или так называемая обратная связь, идущая от рабочего органа к регулирующим нервным центрам. При помощи афферентных сигналов, отправляемых органами зрения, проприорецепторами мышечно-суставного аппарата и другими рецепторами, ЦНС получает информацию о деятельности, вызванной на периферии ее управляющими импульсами. Таким образом, с помощью обратных связей, производится оценка выполненных движений, определяется их эффективность. Специальные нервные аппараты, так называемые аппараты сравнения, получая обратную сигнализацию, сличают заданную программу с реальными результатами ее выполнения (П.К. Анохин,

Н.А. Бернштейн и др.). Имеются данные, что такие аппараты находятся в лобных долях, подкорковых ядрах (хвостатые тела) и других образованиях [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Если есть расхождения между фактическим и требуемым действием, то в аппаратах управления возникают сигналы об ошибках (так называемые импульсы рассогласования). Соответственно этим импульсам в систему, управляющую движением, вносятся необходимые поправки (сенсорные коррекции) (Н.А. Бернштейн). В результате этого в процессе выполнения движения можно сохранить его основные черты, целесообразность, несмотря на изменения условий его осуществления. Так, сохраняется, например, индивидуальный характер походки человека в разных условиях (различные обувь, грунт, скорость движения, положение центра тяжести и т. п.).

Однако вносить сенсорные коррекции возможно лишь при достаточной длительности движений, когда нервные центры успевают получать сигналы о результатах движений и посылать исправленные команды. В случае же кратковременных двигательных действий, часто встречающихся в спорте (прыжки, удары по мячу и т. п.), длительность основной фазы движения крайне мала, и внесение коррекций невозможно (баллистические движения). В связи с этим в условиях дефицита времени программирование баллистического движения должно отличаться большой точностью. Сенсорные коррекции программы возможны лишь при повторном выполнении, но не в процессе осуществления баллистических движений. Отметим основные существенные моменты регуляции движений различными отделами центральной нервной системы.

Произвольные движения человека – результат объединенной деятельности самых различных отделов ЦНС. Работа

этой функциональной системы сводится к определению оптимальных способов решения двигательных задач: удачного момента для начала движения, наиболее подходящей его структуры {сочетание мышц, степень и скорость их напряжения, порядок включения и т. п.}, оптимального уровня функционирования вегетативных систем, постоянной и возможно более эффективной коррекции движений по ходу его выполнения и др.

Ведущим отделом в этой системе является кора больших полушарий. С ее участием формируется модель «потребного будущего» и соответствующая задача действия для ее достижения (Н. А. Бернштейн). В определении смысла и структуры произвольных движений решающее значение имеют высшие зоны коры - ее третичные, или ассоциативные, поля (передне-лобные области и нижнетеменные). Через нисходящие системы при осуществлении движений производится управление нейронами спинного мозга.

На уровне спинного мозга происходит сложная координация деятельности множества скелетных мышц: вовлечение в синхронную активность мышц-синергистов, одновременное реципрокное торможение мышц – антагонистов, осуществление миотонических рефлексов регуляции напряжения мышц, рефлексов отдачи, необходимых для возникновения более сложных ритмических рефлексов, организация перекрестных и шагательных движений. Все эти многогранные и согласованные друг с другом процессы обеспечиваются богато представленными в спинном мозге системами промежуточных нейронов. Предполагают, что в результате этого моторные системы головного мозга могут, подробно не детализируя работу каждой мышцы, запускать готовые группы двигательных актов

или «блоки» движения, определяя лишь моменты их включения в двигательное поведение и силу сокращения вовлекаемых мышц. Тем самым значительно облегчается управление движениями и увеличивается скорость их выполнения.

Несмотря на совершенство процессов координации в спинном мозге, они находятся под постоянным контролем головного мозга, в первую очередь коры больших полушарий. В организме имеются специальные механизмы, обуславливающие преимущественное воздействие коры больших полушарий на общие конечные пути к мышцам, – спинальные мотонейроны. Большая эффективность корково-спинно-мозговых влияний обеспечивается, во-первых, наличием прямых путей из коры к мотонейронам спинного мозга, и, во-вторых, возможностью особенно быстрой их активации корковыми импульсами. Достаточно уже 2-3 импульсов, идущих от коры, чтобы деполяризация в мотонейроне достигла порогового уровня, необходимого для возникновения ответного разряда. В результате кора больших полушарий может вызывать двигательные действия быстрее, чем периферические раздражения, иногда даже вопреки им [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Весьма распространенными компонентами двигательной деятельности, особенно циклической, являются ритмические рефлексы. Эта форма рефлексов – одна из древних и относительно простых форм – имеет большое значение в организации многих сложных движений. Например, включение ритмических циклоидных движений в акт письма позволяет человеку перейти от отдельного начертания букв к обычной письменной скорописи; то же происходит при освоении акта ходьбы – переходе от отдельных шагов к ритмической походке (Н. А. Бернштейн) [2].

Основные механизмы шагательных движений заложены в спинном мозге. В организации основных локомоций – ходьбы и бега – участвуют нейроны среднего мозга (его локомоторной области), способны включать спинальные механизмы. В регуляции движений, в том числе ритмических, включается и ретикулярная формация ствола мозга.

К управлению ритмическими движениями непосредственное отношение имеют подкорковые ядра, организующие наиболее простые циклические движения – древние автоматизмы и содружественные движения всех конечностей. Мозжечок является главным помощником коры в управлении движениями. Премоторные отделы коры обеспечивают плавность ритмических движений, четкое чередование реципрокных сокращений мышц. Функцией комплекса различных корковых областей являются определение целесообразности локомоций, их смысла, ориентации в пространстве, перестройка программ движений в различных ситуациях, включение ритмических движений как составного элемента в сложные акты поведения. Об участии различных корковых областей в регуляции ритмических рефлексов свидетельствует появление на электроэнцефалограмме медленных потенциалов, синхронных по частоте с темпом движений.

Простые и сложные ритмические рефлексы лежат в основе циклической двигательной деятельности человека: ходьбы, бега, плавания, гребли, ходьбы на лыжах, езды на велосипеде и т. п. Большое значение в их осуществлении имеют механизмы реципрокной иннервации мышц-антагонистов. Однако в целом ряде движений требуется одноименная работа мышц-антагонистов в одной конечности или даже в обеих. У человека

во время ходьбы и бега основной формой координации являются реципрокные отношения, но помимо них имеются фазы одновременной активности мышц-антагонистов голеностопного и особенно коленного и тазобедренного суставов. Длительность фаз одновременной активности увеличивается с повышением скорости перемещения. Особенно часто встречаются симметричные, а не реципрокно-перекрестные движения в верхних конечностях человека, т. е. происходит одновременное сокращение одноименных мышц левой и правой рук.

В целостном поведении простые рефлексy, сочетаясь, обуславливают сложные двигательные действия. Наиболее сложные формы движений представляют собой многофазную цепь рефлексов, изгорая основана уже не на элементарных координационных отношениях, а является целостным двигательным навыком, или двигательным действием, образующимся в процессе обучения по механизму условных рефлексов, или программируемым высшими отделами головного мозга. При этом в ряде случаев более простые координации, сложившиеся на уровне спинного мозга или ствола головного мозга, подавляются или неузнаваемо видоизменяются [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Специфической особенностью управления движениями человека является речевая регуляция движений. У человека они подчинены речевым воздействиям (как внешним – звуковая и письменная речь, так и внутренним – собственная внутренняя речь). Речевая регуляция движений связана в первую очередь с функцией лобных долей. Важное место занимает моторное и графическое развитие человека.

Произвольное управление двигательными актами

По поводу того, что такое произвольное управление, произвольные движения и действия, до сих пор не существует единого мнения. Исходя из семантики, произвольное управление означает, что оно связано с волей, происходит от воли. Аксиоматичным считается положение, что произвольные действия рефлекторны по своей природе. Впервые это было высказано И. М. Сеченовым в его классической работе «Рефлексы головного мозга». Именно ему принадлежит заслуга снятия завесы таинственности с произвольных актов, им развеян миф об их спонтанности. И.М. Сеченов показал, что произвольная деятельность начинается чувственным возбуждением, за которым следует психический акт, заканчивающийся мышечным сокращением и движениями человека. По мнению ученого, воле могут подчиняться только те акты, которые сопровождаются ощущениями, отчетливо отражающимися в сознании, т. е. имеющие объективную причину. Основным фактором развития произвольности деятельности является жизненная потребность, которая стимулирует произвольное воспроизведение жизненно необходимых двигательных актов. Он писал, что всякое произвольное движение есть движение, заученное под влиянием условий, создаваемых жизнью. Однако ученый подчеркивает, что принцип осознанности ощущений еще ничего не говорит о том, чем отличаются произвольные реакции от произвольных. Естественно, сам И. М. Сеченов не смог в то время ответить на этот вопрос и относил к невольным движениям даже те, произвольность которых в настоящее время не вызывает сомнений [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Идеи И.М. Сеченова получили дальнейшее развитие в трудах И.П. Павлова, который считал произвольные движения

наиболее высоко организованными условно-рефлекторными реакциями, подчиняющимися всем законам высшей нервной деятельности. Однако работы школы И. П. Павлова, проведенные на животных, не затрагивали существа произвольности и волевого регулирования. Поэтому еще в 1930 году А. Ф. Самойлов указывал, что произвольные движения управляются не только рефлекторно, но и сознательно. «Под руководством мышечного чувства, – писал он, – наша воля может управлять механизмом замкнутого рефлекторного кольца и направлять его работу для выполнения поставленной задачи».

В связи с этим положение о рефлекторности произвольных движений, понимаемой как простая реактивность, встречает многочисленные возражения со стороны ученых, изучающих поведение человека. Реактивности произвольных (волевых) движений противопоставляется принцип их изначальной активности, который требует включения в круг рассматриваемых вопросов и воли (произвольного управления). Например, по З.В. Мануйленко (1948) произвольное действие определяется как нерелекфорное и неинстинктивное, предполагающее намеренность и планомерность, осознание его причин, сознательный контроль и регуляцию хода действия. В осуществлении произвольной регуляции ведущая роль принадлежит высшим отделам мозга человека – интегративным (лобные доли), второсигнальным и т. п. Это не означает, что произвольная регуляция оторвана от более простых механизмов регуляции, относимых к разряду непроизвольных (условно-рефлекторных, безусловно-рефлекторных). Произвольная регуляция является многоуровневой и включает как высшие, так и низшие уровни управления жизнедеятельностью, поведением и деятельностью человека.

О происхождении произвольных движений высказывались разные, порой диаметрально противоположные точки зрения. Вундт считал, что произвольные движения первичны, а непроизвольные, возникающие на базе первых в результате автоматизации движений, – вторичны. Другая точка зрения отстаивает положение, что первичны непроизвольные движения, а вторичны – произвольные (А. В. Запорожец, 1956,1969; М. И. Лисина, 1957). По мнению А.В. Запорожца, сначала появились сенсомоторные реакции, а потом уже произвольные движения. Возникает вопрос – появляются ли эти произвольные движения как генетически запрограммированные в связи с созреванием соответствующих двигательных нейронов (клеток Беца), или же они образуются по типу условных рефлексов, т. е. вторичны по отношению к безусловным рефлексам. И.М. Сеченов (1953) полагал, что произвольные движения не рождаются готовыми, а проходят сложные этапы развития, начиная с момента рождения человека. Беспорядочные движения превращаются в заученные, но еще непроизвольные, и лишь когда на основе возникающих ощущений у человека формируются представления и возникают сложные ассоциации, появляются произвольные движения. Аналогично и мнение Э. Мейна, полагавшего, что движения тела человека становятся произвольными лишь после того, как они выучены. Тогда они включают в себя предварительную установку и предвидение.

Связь произвольных движений со второй сигнальной системой. Л.А. Орбели (1949) отмечал, что связь произвольных движений со второй сигнальной системой выражается в том, что человек по принципу условного рефлекса вырабаты-

вает у себя способность по словесному сигналу воспроизвести определенное двигательное представление и на его основе определенный двигательный акт. Однако Л.А. Орбели подчеркивал, что вторая сигнальная система, по И.П. Павлову, включает в себя не только речь, но и мышление. Поскольку мотивация и планирование действий и деятельности базируется на анализе ситуаций, постановке цели, выборе средств для ее достижения, произвольное управление связано с мышлением и внутренней речью человека, следовательно, и со второй сигнальной системой. Однако это наблюдается лишь на первых этапах развития ребенка. Как писал Л. С. Выготский (1982), первоначальная роль речи в управлении произвольными движениями сводится к тому, что ребенок научается подчинять свои действия словесным требованиям взрослых. В дальнейшем речь служит организатором собственного поведения ребенка. При этом она претерпевает своего рода эволюцию: вначале ребенок организует свою деятельность с помощью громкой речи, затем она постепенно свертывается, превращаясь во внутреннюю речь (А. Р. Лурия, 1957) или исчезает совсем. Происходит, как указывал еще И. М. Сеченов, переход регуляции от рефлексов с усиленным двигательным концом к рефлексам с ослабленным двигательным концом. У взрослого человека произвольные действия появляются как ответная реакция на внешние сигналы через обобщение словесных сигналов посредством внутренней речи (А. Р. Лурия).

Для удовлетворения своих потребностей в условиях постоянного изменения внешней среды организму необходимо ставить перед собой определенные задачи и в своей поведенческой двигательной деятельности добиваться достижения наме-

ченного результата. Согласно теории П.К. Анохина, именно полезный результат является решающим фактором поведения, и для его достижения в нервной системе формируется группа взаимосвязанных нейронов (центров) – так называемая функциональная система [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Физиологические основы совершенствования двигательных навыков, обратные связи

Особое значение в отработке моторных программ имеют обратные связи. Информация, поступающая в нервные центры по ходу движения, служит для сравнения полученного результата с имеющимся эталоном. При их несовпадении в мозговых аппаратах сравнения (лобных долях, подкорковом хвостатом ядре) возникают импульсы рассогласования и в программу вносятся поправки – сенсорные коррекции. При кратковременных движениях (прыжках, бросках, метаниях, ударах) рабочие фазы настолько малы (сотые и тысячные доли секунды), что сенсорные коррекции по ходу движения вносить невозможно. В этих случаях вся программа действия должна быть готова до начала двигательного акта, а поправки могут вноситься лишь при его повторениях.

В системе обратных связей различают «внутренний контур» регуляции движений, передающий информацию от двигательного аппарата и внутренних органов (в первую очередь – от рецепторов мышц, сухожилий и суставных сумок), и «внешний контур», несущий сигналы от экстерорецепторов (главным образом, зрительных и слуховых). При первых попытках выполнения движений, благодаря множественному и неопределенному характеру мышечной афферентации, основ-

ную роль в системе обратных связей играют сигналы «внешнего контура» – зрительный и слуховой контроль. Поэтому на начальных этапах освоения двигательных навыков так важно использовать зрительные ориентиры и звуковые сигналы для облегчения процесса обучения. По мере освоения навыка «внутренний контур» регуляции движений приобретает все большее значение, обеспечивая автоматизацию навыка, а роль «внешнего контура» снижается.

Процесс обучения навыку ускоряется при разного рода дополнительной информации об успешности выполнения упражнения: указания тренера, компьютерный анализ движения в трехмерном пространстве, просмотр кинокадров, видеофильмов, записей ЭМГ и др. Особенно ценной для обучаемого является срочная информация, поступающая непосредственно в периоде выполнения упражнения или при повторных попытках (Фарфель В.С., 1960). С помощью дополнительной срочной информации можно сообщать спортсмену такие параметры движений, которые им не осознаются и, следовательно, не могут произвольно контролироваться. Например, можно снижать колебания общего центра масс при выполнении сложных равновесий, визуально наблюдая их на экране монитора; контролировать по звуколидеру точность поддержания темпа и степень повышения скорости движения; по изменению мелодии песни замечать ошибки в порядке сокращения мышц и т. п. Тем самым повышается возможность совершенствования спортивной техники. Для усиления мышечных ощущений при освоении сложных упражнений используют различные тренажеры. Особенное влияние на сознательное построение моторных программ имеют тренажеры, управляющие суставными

углами, так как импульсы от рецепторов суставных сумок поступают непосредственно в кору больших полушарий и хорошо осознаются.

Особое значение в процессе моторного научения имеет речевая регуляция движений (словесные указания педагога, внутренняя речь обучаемого). С помощью речи формируются в коре избирательные взаимосвязи, лежащие в основе моторных программ. В высших отделах мозга человека обнаружены специальные «командные» нейроны, которые реагируют на словесные приказы и запускают нужные действия. Самоприказы и вызываемые ими процессы самоорганизации и самомобилизации обеспечивают усиление рабочей доминанты и налаживание моторных и вегетативных компонентов навыка. Этому способствуют и проприоцептивные импульсы от собственных органов речи при произнесении вслух словесных команд (например, подсчет:» Раз, два!» – облегчает регуляцию темпа движений). Наряду с совершенствованием навыков моторных действий у спортсменов происходит формирование навыков тактического мышления – специализированной формы умственной деятельности. Повторяя определенные тактические комбинации, спортсмены автоматизируют мыслительные операции. Это позволяет многие решения принимать почти мгновенно, как бы интуитивно, а осознавать их уже после выполнения (например, в боксе, фехтовании).

Надежность и нарушения двигательных навыков

В экстремальных условиях мышечной работы, при развитии утомления надежность навыка поддерживается путем мобилизации функциональных резервов мозга – дополнительным

вовлечением нервных центров, включением в систему управления движениями другого полушария. Особенно при этом важно усиление в этой системе роли лобных ассоциативных областей, что указывает на произвольное преодоление утомления. Такая мобилизация резервов мозга в начальной стадии утомления полезна, так как способствует адаптации нервной системы к нагрузке и сохранению навыка. При глубоком утомлении и переутомлении система управления движениями разрушается и навык теряется.

При действии различных сбивающих факторов, сопровождающих соревновательную деятельность спортсмена (внешних помех, эмоционального стресса, резких изменениях гомеостаза и др.), происходят нарушения двигательных навыков и потеря их автоматизации, т.е. дезавтоматизация. Эти явления больше выражены у менее подготовленных спортсменов, недостаточно упрочивших демонстрируемые навыки; у юных спортсменов; у лиц, обладающих нестабильностью нервных процессов и повышенной возбудимостью, при низком уровне общей и специальной работоспособности. Так, недостаточная адаптация к «рваному» режиму и высокому темпу двигательной деятельности в ситуационных видах спорта нарушает навыки точностных движений (бросков и передач мяча, шайбы, ударов в боксе и пр.). Недостаточное освоение переключений от интенсивной лыжной гонки к стабильной позе и тонкой регуляции нажима спускового крючка, требующих смены одной доминирующей группы нервных центров на другую, снижает меткость стрельбы у биатлонистов. Снижение функционального состояния организма спортсмена при заболеваниях, кислородном голодании, алкогольном опьянении и

пр. понижает устойчивость рабочей доминанты и обнаруживается нарушением навыков действий. При перерывах в тренировке могут сохраняться основные черты навыка, последовательность его фаз, но теряется способность эффективного выполнения тонких его элементов. В наибольшей степени утрачиваются самые сложные элементы навыка, а также вегетативные его компоненты [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Физиологические основы развития тренированности

Спортивная тренировка представляет собой специализированный педагогический процесс, направленный на повышение общей физической подготовленности и специальной работоспособности. Спортивная тренировка, с физиологической точки зрения, представляет собой многолетний процесс адаптации организма человека к требованиям, которые ему предъявляет избранный вид спорта. Как во всяком педагогическом процессе, в ходе тренировки соблюдаются общие педагогические принципы – активности, сознательности, наглядности, систематичности, последовательности, доступности и прочности. Вместе с тем, имеются специфические принципы тренировки – единство общей и специальной физической подготовки, непрерывность и цикличность тренировочного процесса, постепенное и максимальное повышение тренировочных нагрузок. Эти принципы обусловлены закономерностями развития физических качеств и формирования двигательных навыков у человека, особенностями функциональных перестроек в организме, изменением диапазона функциональных резервов спортсмена. Лишь на базе общей (неспециализированной) подготовки, в результате развития физических качеств и роста функциональных возможностей организма,

осуществляется переход к специализированным формам подготовки спортсмена в избранном виде спорта. Этот процесс должен быть по возможности непрерывным, так как перерывы в систематических занятиях приводят к резкому падению достигнутого уровня проявления качественных сторон двигательной деятельности и освоения двигательных навыков. Так, например, достигнутый у подростков на протяжении первого года занятий рост мышечной силы за время летнего перерыва практически полностью теряется.

Цикличность тренировочного процесса связана с тем, что выход на наиболее высокий уровень специальной работоспособности осуществляется постепенно на протяжении подготовительного периода (3-4 мес.). К соревновательному периоду спортсмен достигает высокого уровня работоспособности, но поддерживать этот достигнутый на данном этапе наивысший уровень функциональных и психических возможностей человек может лишь ограниченное время (не более 4-5 мес.). После чего необходим определенный отдых, переключение на другую деятельность, снижение нагрузки, т. е. переходный период. Годичный тренировочный цикл (или 2 цикла в году), в свою очередь, подразделяется на промежуточные мезоциклы, а те – на недельные микроциклы. Такая цикличность соответствует естественным биоритмам человеческого организма и, кроме того, позволяет варьировать применяемые физические нагрузки.

Правильное чередование тяжести физических нагрузок с оптимальными интервалами отдыха обеспечивает возможность использования явлений суперкомпенсации – сверхвосстановления организма, когда следующее тренировочное занятие

начинается с более высокого уровня работоспособности по сравнению с исходным. При этом режиме неуклонно растут результаты спортсмена и сохраняется его здоровье. Слишком большие интервалы не дают никакого прироста, а недостаточные интервалы приводят к падению работоспособности и ухудшению функционального состояния организма. Тренировочные нагрузки должны постепенно повышаться в зависимости от достигнутого уровня функциональных возможностей, иначе даже при систематических занятиях будет обеспечиваться лишь их поддерживающий эффект. Например, при физических нагрузках у молодых людей ЧСС должна быть выше 150 уд./мин, а у пожилых – выше 130 уд/ мин, иначе адаптивных сдвигов в организме, в частности, в состоянии сердечной мышцы, не будет наблюдаться.

Для достижения высоких спортивных результатов должны использоваться максимальные нагрузки, которые вызывают мобилизацию функциональных резервов центральной нервной системы, двигательного аппарата и вегетативных систем, оставляя функциональный и структурный след тренировки. Правильная организация тренировочного процесса обуславливает состояние адаптированности спортсмена к специализированным нагрузкам или состояние тренированности. Его характеризуют: 1) повышение функциональных возможностей организма и 2) увеличение экономичности его работы. Овладение рациональной техникой выполнения упражнений, совершенство координации движений, повышение экономичности дыхания и кровообращения приводят к снижению энерготрат на стандартную работу, т. е. повышает ее КПД.

Наиболее высокий уровень тренированности достигается в состоянии спортивной формы. Это состояние требует предельно возможной мобилизации всех функциональных систем организма, значительного напряжения регуляторных процессов. Соответственно, оно может сохраняться непродолжительное время в зависимости от индивидуальных особенностей спортсмена, его квалификации и др. факторов. Цена такого уровня адаптации оказывается высокой – при этом повышается реактивность организма на действие неблагоприятных условий среды, снижается его устойчивость к простудным и инфекционным заболеваниям, т. е. резко снижается иммунитет. Характер физиологических сдвигов определяется направленностью тренировочного процесса – на быстроту, силу или выносливость, особенностями двигательных навыков, величиной нагрузки на отдельные мышечные группы и т. п., т. е. тренировочные эффекты специфичны. Тренировочный эффект зависит от объема физической нагрузки – ее длительности, интенсивности и частоты. Однако у каждого человека имеется генетически определяемый предел функциональных перестроек в процессе тренировки – его генетическая норма реакции. При одинаковых физических нагрузках различные люди отличаются по величине и скорости изменений функциональной подготовленности, т.е. по тренируемости. Влияние наследственных факторов определяет степень развития физических качеств. Наименее тренируемыми качествами являются быстрота, гибкость, скоростно-силовые возможности. Генетически обусловлены изменения многих физиологических показателей (МПК, анаэробных возможностей, максимальной величины ЧСС, роста жизненной емкости легких и др.).

Двигательные системы мозга

В регуляции фазной (динамической) и позной (статической) активности мышц принимают участие различные структуры мозга – спинной мозг, ствол мозга, мозжечок, таламус, базальные ганглии и кора больших полушарий. Каждый отдел мозга выполняет определенные задачи, или функции, конкретный характер которых зависит от вида мышечной деятельности. Так, при выполнении произвольного целенаправленного действия необходимо сформировать побуждение к действию (драйв, мотивация), создать замысел, или цель, действия, определить план реализации замысла, т.е. программу действия и приступить к выполнению этого плана, используя при этом адекватную для данного действия позу. Распределение обязанностей между отделами мозга в этом случае, вероятно, будет таким: мотив и конкретная цель, или замысел, действия формируется в мотивационных и ассоциативных зонах новой коры, а также в структурах лимбической системы. Программа, или план, действия отбирается из массива имеющихся программ или формируется заново. В том и другом случае в формировании программы действия принимают участие ассоциативные и двигательные зоны новой коры при обязательном участии базальных ядер, мозжечка и таламуса. Конкретная же реализация программы осуществляется скелетными мышцами под влиянием импульсов, идущих от α -мотонейронов спинного мозга, которые получают необходимые команды по пирамидному пути от двигательной коры больших полушарий, а также по нисходящим путям от компонентов экстрапирамидной системы, т.е. от базальных ядер, мозжечка и ствола мозга.

Каждый нейронный механизм мозга, участвующий в регуляции фазной и позной мышечной активности, по предложению ряда физиологов, называется двигательной системой, или двигательным центром. Различают двигательные системы спинного мозга, ствола, мозжечка, базальных ядер, таламуса и новой коры. При этом в расположении структур, отвечающих за удержание позы и регуляцию движений (т.е. двигательных, или моторных, центров) прослеживается четкая иерархия, отражающая постепенное усовершенствование двигательных функций в процессе эволюции, которое сопровождалось не только перестройкой существовавших двигательных систем, но и надстраиванием новых (контролирующих) структур, отвечающих за определенные программы движения.

В спинном мозге располагается основной элемент всей двигательной системы мозга – α -мотонейроны. Аксоны этих нейронов являются единственным каналом, соединяющим нервную систему со скелетными мышцами. Только возбуждение α -мотонейрона приводит к активации соответствующих мышечных волокон. В спинном мозге существует два механизма, активирующих α -мотонейроны. Первый механизм – это прямое нисходящее влияние на α -мотонейрон, например, такие воздействия могут оказывать аксоны гигантских пирамидных клеток Беца, расположенных в двигательной коре. Однако активация α -мотонейронов нередко осуществляется опосредованно, через вставочные нейроны (число которых в спинном мозге огромно) и γ -мотонейроны. Последние активируют интрафузальные мышечные волокна, повышая тем самым чувствительность мышечных рецепторов, т.е. мышечных веретен к растяжению мышцы. Следствием этого является повышение

потока импульсов, идущих от мышечных веретен к α -мотонейронам (в том числе через вставочные нейроны), что приводит к возбуждению α -мотонейронов и иннервируемых ими мышечных волокон. Такой механизм активации α -мотонейронов называется γ -петлей.

Итак, γ -мотонейроны, по сути, выступают в роли вставочных нейронов, но с особым вариантом возбуждения, т.е. с участием периферического посредника в виде мышечных веретен. Кроме того, в спинном мозге имеются нейроны, выполняющие роль пейсмекера, т.е. автоматического генератора импульсов, возбуждающих α -мотонейроны. За счет такого механизма автоматически, без сигналов от супраспинальных двигательных систем могут возникнуть шагательные движения. Эти нейроны формируют так называемый центральный генератор шагания, который у здорового человека, вероятнее всего, полностью переходит под контроль супраспинальных структур (уже с первых месяцев постнатального развития).

Вторым «этажом» управления двигательной активностью являются двигательные системы ствола мозга, в том числе вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярная формация продолговатого мозга и моста, ядра четверохолмия, от которых к нейронам спинного мозга идут соответственно вестибулоспинальный, руброспинальный, ретикулоспинальный и тектоспинальный пути. С участием указанных стволовых структур регулируется мышечный тонус, организуется соответствующая поза, в том числе позволяющая выполнять целенаправленные движения. Двигательные системы ствола мозга находятся под контролем мозжечка, базальных ядер, таламуса и двигательной коры больших полушарий. В целом, стволовые двигательные

системы являются компонентами экстрапирамидной системы. В эту же систему входят мозжечок, базальные ядра и таламус, которые условно можно отнести к третьему «этажу» управления движением [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Мозжечок и базальные ядра выполняют две основные двигательные задачи. Во-первых, они контролируют функции двигательных систем ствола мозга, в том числе вестибулярных ядер, красного ядра и ретикулярной формации. Во вторых, они обеспечивают двигательную кору больших полушарий необходимыми программами действия и корректируют двигательные команды, идущие от двигательной коры к нейронам спинного мозга по пирамидному пути.

Четвертым «этажом» управления движения является кора больших полушарий, в том числе ее ассоциативные и двигательные области. В ассоциативных областях (лобной и теменной коры) формируется мотивация действия и его «замысел», или цель, а также программа, или план целенаправленного действия. Для оценки «замысла» и выбора конкретной программы действия информация из ассоциативной коры поступает одновременно к базальным ядрам и мозжечку, от которых она возвращается через ядра таламуса к коре больших полушарий (главным образом, к ее двигательной области). От гигантских пирамидных клеток Беца двигательной коры информация направляется непосредственно к нейронам спинного мозга (по пирамидному, или кортикоспинальному, пути). Одновременно с целью коррекции движения и для того, чтобы произвольное целенаправленное движение осуществлялось в оптимальной, удобной позе, сигнал от пирамидных клеток Беца направляется по экстрапирамидным путям к компонентам экстрапирамидной

системы, в том числе к базальным ядрам, мозжечку, вестибулярным ядрам, красному ядру, ретикулярной формации продолговатого мозга и моста. Отметим, что такие кольца как «ассоциативная кора - базальные ганглии - таламус - двигательная кора» и «ассоциативная кора - мозжечок - таламус - двигательная кора», по сути, можно также отнести к экстрапирамидной системе.

Все двигательные системы мозга работают с использованием обратной связи, т.е. на основе получения сенсорной информации, в том числе идущей от мышечных веретен, сухожильных и суставных рецепторов, от тактильных рецепторов и рецепторов вестибулярного аппарата. Предваряя детальному рассмотрению вопроса физиологии двигательных систем мозга, отметим наиболее общие моменты, характеризующие роль различных отделов мозга в процессах управления, или координации, движений. На спинальном уровне у человека протекают лишь простейшие координации, например, реципрокное торможение мышц-антагонистов, хотя у животных спинной мозг осуществляет довольно обширные функции, вплоть до «спинального шагания». Ствол мозга существенно обогащает двигательный репертуар, обеспечивая координацию правильной установки тела в пространстве за счет шейных и лабиринтных рефлексов и нормального распределения мышечного тонуса. Важная роль в координации движений принадлежит мозжечку. Например, такие качества движения, как плавность, точность, необходимая сила, реализуются с участием мозжечка путем регуляции временных, скоростных и пространственных характеристик движения. Полушария мозга (кора и базальные ядра) обеспечивают наиболее тонкие координации движений - дви-

гательные реакции, приобретенные в индивидуальной жизни. Однако осуществление этих реакций, конечно же, базируется на работе двигательных систем спинного мозга и ствола мозга [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Роль спинного мозга в регуляции двигательной активности

С участием спинного мозга осуществляются примитивные процессы регуляции деятельности скелетных мышц, позволяющие выполнять фазные движения типа сгибания и разгибания в соответствующих суставах, а также регулирующие тонус мышц. Регуляция тонуса мышц осуществляется с участием двух видов рефлексов спинного мозга: миотатических и познотонических. Фазная активность представлена сгибательными рефлексами и механизмами, инициирующими локомоторные движения (шаговые движения).

В основе рефлекторной деятельности спинного мозга лежат рефлекторные дуги, представленные афферентными нейронами (они лежат в спинномозговых ганглиях), вставочными нейронами, а также мотонейронами. Среди мотонейронов выделяют альфа-мотонейроны и гамма-мотонейроны. Альфа-мотонейроны предназначены для активации большинства мышечных волокон, или экстрафузальных волокон. Гамма-мотонейроны активируют мышечные волокна, входящие в состав мышечных веретен (интрафузальные волокна) и тем самым регулируют чувствительность мышечных веретен к растяжению.

Миотатические рефлексы (синонимы – рефлексы на растяжение, стреч-рефлексы) – это группа рефлексов (например, коленный рефлекс, ахиллов рефлекс), которые обычно назы-

вают сухожильными, потому что в клинике для их выявления производится удар неврологическим молоточком по сухожилию соответствующей мышцы. Этот вид рефлексов, в изучении которых большую роль сыграл Ч. Шеррингтон, рассматривается как механизм автоматического регулирования активности мышц в соответствии с ее длиной и скоростью укорочения или удлинения. В основе миотатического рефлекса лежит отрицательная обратная связь от мышечных веретен к альфа-мотонейронам. Эти рефлексы играют важную роль в поддержании тонуса мышцы и равновесия, они направлены против гравитационных сил. Например, когда человек занимает вертикальное положение, то за счет гравитации он может упасть (сгибание в коленном, голеностопном и тазобедренном суставах). Но с участием миотатических рефлексов этого не происходит, так как при растяжении мышцы активируются мышечные веретена, которые расположены параллельно экстрафузальным волокнам скелетной мышцы. Импульсация от этих рецепторов идет через афферентный нейрон и попадает на альфа-мотонейроны данной мышцы. В результате происходит сокращение (укорочение) экстрафузальных волокон. Тем самым длина мышцы возвращается к исходной величине. Одновременно импульсация от мышечных веретен через тормозные вставочные нейроны попадает на альфа-мотонейроны мышц-антагонистов, в результате чего эти мышцы не препятствуют процессу сокращения [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Сигнал от супраспинальных структур, приходящий к альфа-мотонейронам, одновременно идет на гамма-мотонейроны и тем самым возбуждает интрафузальные мышечные волокна. В этом случае даже в укороченной мышце

веретена будут способны следить за длиной мышцы. Такое одновременное возбуждение альфа-мотонейронов и гамма-мотонейронов получило название альфа-гамма-коактивации.

О существовании механизма гамма-петли уже указывалось выше: ряд воздействий со стороны супраспинальных структур (например, от вестибулярных ядер и от ретикулярной формации ствола) может оказываться не на вставочные нейроны и не на альфа-мотонейроны, а только на гамма-мотонейроны. Возбуждение гамма-мотонейронов приводит к натяжению ядерной сумки мышечного веретена, в результате чего даже в покоящейся нерастянутой мышце возникает поток импульсов, идущий в спинной мозг, и (как и при миотатическом рефлексе), возникает активация альфа-мотонейронов, а тем самым – сокращение данной мышцы.

Когда неврологическим молоточком наносится быстрый удар по сухожилию, то создаются условия для быстрого растяжения мышцы – возникает залп импульсов, который приводит к активации многих альфа-мотонейронов данной мышцы. Она сокращается, что ведет к разгибанию или сгибанию в соответствующем суставе. В клинической практике сухожильные рефлекс используются для оценки состояния соответствующих сегментов спинного мозга. Например, коленный рефлекс отражает состояние 2-4-го поясничных сегментов.

Сгибательные рефлекс возникают под влиянием потока импульсов, идущих от кожных рецепторов – тактильных, температурных, болевых. Эти потоки называются афферентами сгибательного рефлекса. Все импульсы возбуждают альфа-мотонейроны сгибателей ипсилатеральной конечности и одновременно тормозят альфа-мотонейроны разгибателей этой же

конечности. Происходит сгибание в соответствующем суставе и «уход» от повреждающего фактора. Этот рефлекс намного сложнее миотатического, так как одновременно в силу дивергенции импульсация от афферентных нейронов распространяется на альфа-мотонейроны контрлатеральной конечности, при этом активируются альфа-мотонейроны разгибателей и одновременно тормозятся альфа-мотонейроны сгибателей. В результате, контрлатеральная конечность выпрямляется, и тяжесть тела может быть перенесена на эту конечность (если она используется для реализации позы «стоя»). Таким образом, сгибательный рефлекс демонстрирует координацию фазного движения с процессом сохранения позы (тонические рефлексy).

Рефлекс шагательных движений. Если новорожденного поставить на твердую поверхность стола, поддерживая его, то можно отметить появление у него серии шагательных движений. Это и есть проявление рефлекса шагательных движений, который у ребенка сохраняется примерно первые два месяца жизни. В этом рефлексе, однако, нет классической рефлекторной дуги и классического пути ее активации. Считается, что рефлекс шагательных движений – это один из вариантов функционирования нейронных образований, в которых заранее заложена «программа» действий (центральный генератор шагания; генераторы шагания правой и левой ноги). Эта программа весьма примитивна. У некоторых животных, вероятно, она играет определенную роль (вспомним: петух, бегущий с отрубленной головой, а точнее – без головы). Поэтому этот «рефлекс» рассматривают как проявление комплекса фиксированных действий. У человека он уже к двум месяцам постнатальной жизни подавляется супраспинальными механизмами и

только при глубокой патологии ЦНС может самостоятельно проявиться вновь. Полагают, что генератор шагания является обязательным компонентом двигательной программы, обеспечивающей ходьбу и бег [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Позно-тонические рефлексы спинного мозга направлены на поддержание позы. С их помощью регулируется тонус мышц. Эти рефлексы возникают с проприорецепторов мышц шеи и рецепторов фасций шеи. Переключение с этих рецепторов осуществляется на уровне шейного отдела спинного мозга и приводит к изменению тонуса мышц при изменении положения головы и шеи. Позно-тонические рефлексы спинного мозга отчетливо выражены далеко не у всех млекопитающих, так как по мере усложнения организации мозга этот вид деятельности спинного мозга переходит к структурам ствола мозга. У лягушки при сохранении нейронов шейного отдела мозга возможно проявление позно-тонических рефлексов.

Патологические рефлексы. При нарушении супраспинальных влияний у человека может появиться группа спинальных рефлексов, которые имеются в норме лишь в первые дни и месяцы постнатального развития. Расторма-живание этих примитивных рефлексов является клиническим признаком нарушений работы мозга. Поэтому существуют определенные приемы, позволяющие выявить эти так называемые патологические рефлексы. Различают разгибательные и сгибательные патологические рефлексы. Речь идет о тыльном разгибании большого пальца стопы (разгибательные рефлексы) и о подошвенном сгибании большого пальца стопы (сгибательные рефлексы). Например, разгибательный рефлекс Бабинского проявляется при раздражении подошвы стопы штриховым движе-

нием от пятки до носка - в этом случае в условиях патологии ЦНС наблюдается тыльное разгибание большого пальца. В норме этот рефлекс имеет место у детей (примерно до 2 лет), потом он тормозится и выявляется лишь при нарушении супраспинальных влияний. Разгибательный рефлекс Оппенгейма возникает при надавливании на поверхность голени в области большеберцовой кости (от колена до голеностопного сустава). Разгибательный рефлекс Гордона возникает при сдавливании икроножной мышцы, разгибательный рефлекс Шефера наблюдается при сдавливании ахиллового сухожилия. Группа сгибательных рефлексов представлена рефлексом Россолимо (подошвенное сгибание пальцев стопы и в том числе большого пальца, которое возникает при быстром касательном ударе по подушечкам пальцев стопы), рефлексом Бехтерева-Менделя, или Бехтерева I (сгибание пальцев возникает при ударе молоточком по тылу стопы), рефлексом Бехтерева II (при ударе по пятке), рефлексом Жуковского (при ударе по подошвенной поверхности под пальцами стопы). Имеются патологические рефлексы, которые возникают при нанесении раздражителя на верхнюю конечность, например, сгибательный рефлекс Россолимо (сгибание пальцев кисти в ответ на быстрое касание пальцев), рефлекс Жуковского (сгибание пальцев кисти при ударе молоточком по ладонной поверхности кисти), рефлекс Бехтерева (такое же сгибание при ударе по тылу кисти).

К патологическим рефлексам относится хватательный рефлекс (рефлекс Янушкевича). Он наблюдается при касании пальцев руки или стопы каким-либо предметом и проявляется в непроизвольном захватывании этого предмета. В норме у детей этот рефлекс проявляется первые 2-4 месяца жизни. Ино-

гда при этом удается приподнять ребенка над опорой (в этом случае хватательный рефлекс называют рефлексом Робинсона). Итак, патологические рефлексy – это, по сути, врожденные рефлексy, которые в процессе онтогенеза как рудиментарные рефлексy тормозятся с помощью супраспинальных механизмов, нарушаемых при заболеваниях и травмах мозга.

Роль ствола мозга в регуляции двигательной активности

Ствол мозга, к которому относятся продолговатый мозг, мост и средний мозг, содержит структуры, принимающие участие в регуляции мышечной активности. Это двигательные ядра черепно-мозговых нервов, вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярная формация, нейроны покрышки четверохолмия (тектум), а также черная субстанция, которая функционально связана с базальными ганглиями. Участие ствoловых структур в реализации двигательной деятельности животных впервые изучал И.М. Сеченов. В последующем этот вопрос подробно исследовал голландский физиолог Р. Магнус. За открытие роли дофаминергических нейронов черной субстанции в процессах регуляции двигательной активности шведский исследователь Арвид Карлссон был удостоен Нобелевской премией 2000 года.

Двигательные ядра черепно-мозговых нервов. Как известно, часть черепно-мозговых нервов имеет двигательные ядра – скопление альфа-мотонейронов. Эти ядра принимают участие в регуляции сократительной активности поперечно-полосатых мышц. Так, III пара (глазодвигательный нерв) иннервирует четыре мышцы глазного яблока – внутреннюю, нижнюю и верхнюю прямые, нижнюю косую мышцы, а также мышцу, поднимающую верхнее веко. IV пара (блоковый нерв)

иннервирует верхнюю косую мышцу глаза. VI пара (отводящий нерв) иннервирует наружную прямую мышцу глаза. V пара (тройничный нерв) иннервирует жевательную мускулатуру, а также мышцу, натягивающую барабанную перепонку, и мышцу, натягивающую небную занавеску. VII пара (лицевой нерв) иннервирует всю мимическую мускулатуру. IX пара (языкоглоточный) иннервирует шилоглоточную мышцу, которая поднимает верхнюю часть глотки при глотании. X пара (блуждающий нерв, или вагус) иннервирует поперечно-полосатую мускулатуру глотки, мягкого неба, язычка, надгортанника, гортани, верхней части пищевода. XI пара (добавочный нерв) иннервирует грудино-ключично-сосцевидную и трапециевидную мышцы. XII пара (подъязычный нерв) иннервирует мышцы языка и мышцы,двигающие язык вперед, вверх и вниз. Альфа-мотонейроны этих ядерных скоплений получают коллатерали от пирамидного пути (кортико-ядерный путь). При нарушении передачи возбуждения от коры до соответствующих мышц развивается паралич или парез.

Благодаря двигательным ядрам III, IV, V, VI, VII, IX, X, XI и XII пар черепно-мозговых нервов осуществляются различные произвольные движения, или двигательные рефлексy, в том числе сосание (альфа-мотонейроны VII пары), жевание (альфа-мотонейроны V пары), глотание (последовательное возбуждение альфа-мотонейронов IX, X, XI и XII пар), фонация (нейроны IX и X пар), артикуляция (нейроны VII и XII пар). Часть этих ядер позволяет главному яблоку совершать движения вверх, вниз, наружу, к носу и вниз к углу носа (нейроны III, IV и VI пар).

Рефлексы пищевого поведения (глотание, сосание, жевание) представляют собой достаточно сложную и детерминированную последовательность включения отдельных мышечных групп головы, шеи, грудной клетки и диафрагмы. Они запускаются при раздражении рецепторов слизистой ротовой и носовой полостей, глотки и гортани за счет возбуждения чувствительных волокон тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Большинство этих рефлексов могут осуществляться без участия вышележащих отделов центральной нервной системы. Это следует из наблюдений над анэнцефалами, у которых в результате дефектов развития отсутствует передний мозг. Даже в таких случаях указанные рефлексы проявляются практически в том же объеме, что и у нормальных детей [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

С участием двигательных ядер черепно-мозговых нервов, находящихся в продолговатом мозге, реализуются и некоторые защитные рефлексы - рвота, чиханье, кашель, слезоотделение, смыкание век. Эти рефлексы обеспечивают нормальную работу входных отделов дыхательной и пищеварительной систем и глаз путем отвергания повреждающих агентов. Защитные рефлексы осуществляются за счет поступления информации от рецепторов слизистой оболочки глаза, полости рта, гортани, носоглотки через чувствительные ветви тройничного и языкоглоточного нервов в чувствительные ядра продолговатого мозга, откуда она направляется к двигательным ядрам тройничного, блуждающего, лицевого, языкоглоточного, добавочного или подъязычного нервов. При повреждении двигательных ядер черепно-мозговых нервов (или при нарушении их связей с корой больших полушарий) указанные функции нарушаются.

При этом знание анатомических и функциональных особенностей двигательных ядер черепно-мозговых нервов позволяет поставить топический диагноз повреждений соответствующих структур мозга.

Участие стволовых структур в регуляции позы тела.

Ствол мозга принимает непосредственное участие в регуляции позы тела за счет реализации статических и статокинетических рефлексов. Эти рефлексы предназначены для перераспределения мышечного тонуса, благодаря чему сохраняется удобная для животного (и человека) поза или происходит возвращение в эту позу из «неудобной» позы (соответственно позно-тонические и выпрямительные рефлексы), а также сохраняется равновесие при ускорении (статокинетические рефлексы). В реализации этих рефлексов принимают участие нейроны вестибулярных ядер, красного ядра и ретикулярной формации продолговатого мозга и моста. Их аксоны образуют соответственно вестибулоспинальный, руброспинальный и ретикулоспинальные пути, которые у млекопитающих достигают самых нижних сегментов спинного мозга. За счет этих образований, а также при участии других структур (например, интерстициоспинального и тектоспинального путей) осуществляется регуляция альфа-мотонейронов спинного мозга, а тем самым – контроль и управление мышечной деятельностью.

Возбуждающие или тормозные влияния со стороны стволовых центров передаются либо непосредственно на альфа-мотонейроны, либо через гамма-мотонейроны и интернейроны спинного мозга. При этом интернейроны, передающие влияния стволовых структур, включены в сегментарные рефлекторные дуги контроля мотонейронов. К таким интернейронам, напри-

мер, относятся клетки Реншоу, через которые обеспечивается возвратное торможение мотонейронов, т.е. осуществляется отрицательная обратная связь. Команды, поступающие к альфа-мотонейронам из стволовых центров, могут параллельно передаваться по коллатералиям быстропроводящих волокон на гамма-мотонейроны и нейроны спинномозжечковых путей, что обеспечивает коррекцию идущей к мозгу информации о работе двигательного аппарата [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Вестибулярные ядра представляют собой скопления нейронов продолговатого мозга и моста, среди которых (с каждой стороны мозга) выделяют четыре ядра, в том числе верхнее ядро Бехтерева, медиальное ядро Швальбе, нижнее ядро Роллера и латеральное ядро Дейтерса (это основные ядра, которые, к тому же организованы соматотопически). Все вестибулярные ядра возбуждаются под влиянием адекватных раздражителей, действующих на вестибулярный аппарат. От вестибулярных ядер (прежде всего, от ядра Дейтерса и ядра Швальбе) к альфа-мотонейронам (и частично к гамма-мотонейронам и интернейронам) спинного мозга идет вестибулоспинальный путь. Нейроны вестибулярных ядер возбуждают альфа-мотонейроны разгибателей и одновременно по механизму реципрокной иннервации тормозят альфа-мотонейроны сгибателей. Благодаря этому при раздражении вестибулярного аппарата так меняется тонус верхних и нижних конечностей, что, несмотря на изменение положения головы и шеи, равновесие тела не нарушается.

Следует отметить, что вестибулярный аппарат оказывает влияние на мышцы конечностей своей и противоположной стороны. Перекрестные эффекты обеспечиваются за счет пере-

хода сенсорных импульсов на противоположную сторону на уровне продолговатого мозга и за счет перекреста вестибуло-пинальных волокон на уровне спинного мозга. От вестибулярных ядер (а также непосредственно от вестибулярного ганглия) к мозжечку в составе ядерно-мозжечкового пути идет вестибуло-мозжечковый путь, благодаря чему мозжечок получает информацию от вестибулярного аппарата. Вместе с информацией, идущей от проприорецепторов и от рецепторов кожи, она перерабатывается в коре мозжечка (в основном в архиоцереbellуме) и поступает к нейронами коры червя мозжечка и к нейронам ядра шатра (фастигиальное ядро) мозжечка, откуда вновь идет к вестибулярным ядрам в составе мозжечково-ядерного пути и дугообразного пучка, в том числе к ядру Дейтерса. Таким способом мозжечок осуществляет контроль деятельности вестибулярных ядер. По этой причине патология мозжечка проявляется во многом теми же симптомами, что и патология вестибулярного аппарата и вестибулярных ядер.

Кроме того, от вестибулярных ядер идет вестибуло-окулярный путь к медиальному продольному пучку. Этот пучок начинается от промежуточного, или интерстициального, ядра (ядро Кахаля), а также от ядра Даркшевича, находящихся в среднем мозге. Направляясь в сторону спинного мозга, он выполняет важную функцию – соединяет между собой в единый функциональный ансамбль все ядра нервов, участвующих в регуляции активности мышц глазного яблока (III, IV, VI пары). Благодаря такому объединению движение обоих глазных яблок происходит синхронно (т.е. без признаков косоглазия). При активации вестибулярных ядер в результате раздражения вестибулярного аппарата возбуждение передается по продоль-

ному медиальному пучку, благодаря чему возникают вестибуло-глазодвигательные рефлексы (нистагм глаз, нистагм головы). Нистагм – это ритмические движения глаз и головы в противоположную вращению сторону, которые способствуют удержанию взора на точке фиксации. В этом случае изображение попадает примерно на одно и то же место сетчатки, несмотря на совершаемые человеком движения.

Таким образом, при раздражении вестибулярного аппарата происходит перераспределение мышечного тонуса и изменение активности мышц глазного яблока и шеи, в результате чего человек (и животное) способен сохранять равновесие и взор, несмотря на совершение движения или вопреки отклонению головы от обычного положения. Деятельность вестибулярных ядер, а, следовательно, и проявление вестибулярных рефлексов контролируется со стороны коры больших полушарий.

При патологии вестибулярного аппарата, вестибулярных ядер или вестибулоспинального тракта возникают такие симптомы как головокружение (это субъективное ощущение вращения предметов окружающего мира, которое возникает вследствие «неверной» информации, поступающей в ассоциативные участки коры), нарушение равновесия (статическая и статокINETическая атаксия) и спонтанный нистагм глазных яблок – горизонтальный, вертикальный или ротационный.

Красное ядро. Оно расположено в области среднего мозга. Нейроны этого ядра получают информацию от коры головного мозга (как компонент экстрапирамидной системы), мозжечка (палеоцеребеллума, а точнее – от пробковидного и шаровидного ядер мозжечка), а также от базальных ядер. В целом, красное ядро получает необходимую информацию о по-

ложении тела в пространстве, о состоянии мышечной системы и кожных покровов. Нейроны красного ядра через руброспинальный, или красноядерно-спинномозговой, путь оказывают влияние на альфа-мотонейроны спинного мозга, причем, в отличие от нейронов вестибулярных ядер, преимущественно они вызывают активацию альфа-мотонейронов сгибателей и тормозят активность альфа-мотонейронов разгибателей. Благодаря этому красное ядро вместе с вестибулярными ядрами участвует в регуляции позы. Кроме того, красное ядро влияет и на гамма-мотонейроны.

Показано, что красные ядра, получая информацию от двигательной зоны коры больших полушарий головного мозга, подкорковых ядер и мозжечка о готовящемся движении и состоянии опорно-двигательного аппарата, посылают корректирующие импульсы к мотонейронам спинного мозга по руброспинальному тракту и тем самым регулируют тонус мускулатуры, подготавливая его к намечающемуся произвольному движению. Было уже давно замечено, что при отделении красного ядра от нижележащих структур повышается тонус экстензоров. У кошки, например, происходит выраженное разгибание передних и задних конечностей, выгибание спины и хвоста. Данное явление получило название децеребрационной ригидности. Необычайность позы, возникающей в этих условиях, привлекла внимание исследователей, и, может, поэтому теперь известно много интересного о функции красного ядра и вестибулярных ядер среднего мозга. Именно анализ этого явления позволил установить Р. Магнусу, что нейроны красного ядра вызывают, в основном, возбуждение мышц-сгибателей. Поэтому при повреждении красного ядра или при нарушении

руброспинального пути преобладает экстензорное влияние вестибулярных ядер (главным образом, ядра Дейтерса), что и является основной причиной децеребрационной ригидности. Если одновременно с перерезкой руброспинального тракта разрушить вестибулярные ядра или перерезать вестибулоспинальный тракт, то ригидность исчезает. Итак, децеребрационная ригидность – это феномен, изучение которого позволило получить важные сведения относительно устройства двигательных механизмов ствола мозга. Как будет показано ниже, красное ядро (совместно с вестибулярными ядрами и ретикулярной формацией ствола мозга) участвует в реализации статических и статокINETических рефлексов, направленных на поддержание позы и равновесия в условиях покоя и при выполнении различных движений [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Ретикулярная формация ствола мозга – это структура, содержащая нейроны и идущая в ростральном (к коре) направлении от спинного мозга к таламусу и коре больших полушарий. Помимо участия в обработке сенсорной информации (неспецифический канал) ретикулярная формация выполняет и функцию двигательной системы. Кстати, еще Ч. Шеррингтон предполагал, что в ретикулярной формации ствола мозга содержатся системы, которые оказывают влияние на двигательную активность.

В стволе мозга имеется два скопления нейронов медиальной ретикулярной формации, причастных к регуляции мышечной активности - в продолговатом мозге и в мосте. Аксоны нейронов ретикулярной формации продолговатого мозга и моста достигают мотонейронов и вставочных нейронов спинного мозга в составе двух путей – соответственно бульборетикулос-

пинального (от нейронов продолговатого мозга) и ретикулоспинального (от нейронов моста).

Нейроны ретикулярной формации продолговатого мозга оказывают такое же влияние на нейроны спинного мозга, как и нейроны красного ядра – при своем возбуждении они активируют альфа-мотонейроны сгибателей и тормозят альфа-мотонейроны разгибателей. Нейроны ретикулярной формации моста, наоборот, оказывают эффект, подобно нейронам вестибулярных ядер, т.е. повышают активность альфа-мотонейронов разгибателей и тормозят активность альфа-мотонейронов сгибателей. Таким образом, условно можно все двигательные системы ствола мозга разделить на два класса (по их влиянию на мышцы): флексорные системы, повышающие активность сгибателей (это нейроны красного ядра и ретикулярной формации продолговатого мозга), и экстензорные системы (нейроны вестибулярных ядер и ретикулярной формации моста).

Нейроны ретикулярной формации, подобно нейронам вестибулярных ядер и красного ядра, получают информацию от двигательной коры большого мозга (экстрапирамидный путь), а также от мозжечка. При этом часть информации от мозжечка идет к нейронам ретикулярной формации продолговатого мозга (от пробковидного и шаровидного ядер), а часть – к нейронам, локализованным в мосту (от ядра шатра). Поэтому ретикулярная формация также принимает участие в регуляции позы. Вероятно, вследствие того, что ретикулярная формация является коллектором неспецифического сенсорного потока, она, используя эту информацию, участвует в регуляции мышечной активности. Пока, однако, непонятна потребность в дублировании функций нейронов вестибулярных ядер и красного ядра

нейронами ретикулярной формации. В этом аспекте интерес представляют данные о том, что норадренергические нейроны голубого пятна, расположенные на границе продолговатого мозга и моста, способны активировать нейроны ретикулярной формации в фазу «быстрого» сна. За счет этого активируется ретикуло-спинальный путь, что вызывает торможение спинальных рефлексов и снижает мышечный тонус [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Итак, ствол мозга обеспечивает поддержание равновесия в условиях покоя и ускорения. Это проявляется в наличии статических и статокинетических рефлексов. Впервые их подробно исследовал голландский физиолог Р. Магнус (1929), поэтому статические рефлексы называют рефлексами Магнуса. Статические рефлексы направлены на изменение тонуса скелетных мышц при изменении положения тела в пространстве, а также на перераспределение тонуса мышц, направленное на восстановление нормальной позы, если животное выведено из нее. В связи с этим, статические рефлексы условно делят на позно-тонические и выпрямительные. Оба вида рефлексов возникают в результате раздражения рецепторов вестибулярного аппарата (в частности, преддверия улитки), проприорецепторов шейных мышц, рецепторов фасции шеи, а также (это характерно для выпрямительных рефлексов) рецепторов кожной поверхности тела. Основными структурами, участвующими в реализации этих рефлексов, являются красное ядро, вестибулярные ядра и, в меньшей степени, ретикулярная формация ствола мозга.

Позно-тонические рефлексы, возникающие при раздражении рецепторов шейных мышц, называют шейно-

тоническими рефлексами, а возникающие с рецепторов вестибулярного аппарата – вестибуло-тоническими, или лабиринтными тоническими, рефлексам. Учитывая, что обычно при изменении положения головы одновременно возбуждаются и рецепторы мышц шеи, и рецепторы вестибулярного аппарата, целесообразно говорить в целом о позно-тонических рефлексах. У человека позно-тонические рефлекс хорошо выявляются в раннем возрасте. Например, у грудных детей наблюдается лабиринтный тонический рефлекс. Так, у ребенка, лежащего на спине, повышен тонус разгибателей шеи, спины и ног. При повороте ребенка на живот увеличивается тонус сгибателей шеи, спины и конечностей. У грудных детей наблюдается также симметричный шейно-тонический рефлекс: при пассивном сгибании головы ребенка, лежащего на спине, повышается тонус сгибателей рук и тонус разгибателей ног, а при разгибании головы возникают противоположные явления. Асимметричный шейно-тонический рефлекс у грудных детей проявляется в том, что при повороте головки ребенка, лежащего на спине, в сторону так, чтобы подбородок касался плеча, снижается тонус сгибателей конечностей (к которым обращено лицо) и, в определенной степени, возрастает тонус разгибателей, а на руке и ноге противоположной стороны возрастает тонус сгибателей. Все эти рефлекс у детей наблюдаются лишь первые 2-3 месяца жизни [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

У животных позно-тонические рефлекс легко наблюдать при нарушении связей ствола мозга с передним мозгом. Например, кошка при попытке поймать колбасу приподнимает голову. При этом возрастает тонус разгибателей передних конечностей и одновременно повышается тонус сгибателей задних конечно-

стей. Если кошка «пьет» из блюдца молоко, то наблюдаются противоположные явления. Поворот головы кошки мордой вправо вызывает разгибание правых конечностей и сгибание левых конечностей, а поворот головы влево – разгибание левых конечностей и сгибание правых. Это напоминает асимметричный шейно-тонический рефлекс грудного ребенка.

У взрослого человека вследствие наличия выраженных супраспинальных и супрастволовых влияний на мотонейроны спинного мозга выявить позно-тонические рефлексy в «чистом» виде обычно не представляется возможным. Но при выполнении быстрых и резких движений, а также при искусственной стимуляции проприорецепторов, например, вибрацией (см. выше), их проявление становится возможным. Итак, позно-тонические рефлексy направлены на поддержание равновесия тела при изменении положения головы и шеи.

Выпрямительные рефлексy проявляются а том, что животное из «непривычного», несвойственного для него положения переходит в естественное положение. Таким рефлексом является феномен приземления кошки на четыре лапы (независимо от того, как ее подбрасывают). Пусковым механизмом выпрямительных рефлексов считаются статические вестибулярные рефлексy. Они вовлекают в процесс восстановления нормальной позы вначале голову животного, а затем (за счет включения шейных тонических рефлексов спинного мозга) и все туловище. Это было убедительно продемонстрировано Р. Магнусом с помощью рапидной съемки движений кошки в процессе падения с высоты спиной вниз.

Статокинетические рефлексy направлены на сохранение позы (равновесия) и ориентации в пространстве при изменении

скорости движения, т.е. при наличии угловых и вертикальных ускорений. Это достигается перераспределением тонуса мышц туловища, которое соответствует возникающему моменту прямолинейного или вращательного движения. В частности, таким рефлексом является упомянутый выше нистагм глаз и головы, т.е. медленное вращение в сторону, противоположную вращению, и быстрый возврат в сторону вращения. Поток импульсов в этом случае идет от рецепторов полукружных каналов вестибулярного аппарата к вестибулярным ядрам, а от них - по медиальному продольному пучку к ядрам III, IV и VI пар черепно-мозговых нервов, что приводит к изменению положения глазных яблок и головы и сохранению ориентации в пространстве. Одновременно, за счет потока импульсов по вестибуло-спинальному тракту к мотонейронам спинного мозга меняется тонус мышц конечностей и туловища, что способствует сохранению равновесия в условиях углового ускорения [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Детальное изучение нистагма, т.е. рефлекторного движения глазных яблок в условиях круговых движений с ускорением, как это делается при исследованиях людей на центрифуге, показало, что в процесс возбуждения вовлекаются рецепторы всех трех полукружных каналов, в результате чего корректирующие влияния вестибулярных ядер распространяются практически на всю мускулатуру тела. Так как траектория движения тела человека в реальном двигательном поведении чаще всего охватывает все три плоскости (фронтальную, сагиттальную и горизонтальную), то это позволяет считать, что статокINETические рефлексЫ обеспечивают устойчивое положение тела при всех возможных направлениях перемещения тела в трехмерном пространстве.

К статокинетическим рефлексам относят лифтные рефлексы. Они возникают при подъеме человека (в этом случае повышается тонус сгибателей ног) или при опускании (возрастает тонус разгибателей ног). Следует заметить, что реализация статокинетических рефлексов в отдельных случаях сопровождается вегетативными реакциями. Это связано с возбуждением вегетативного ядра блуждающего нерва, т.е. обусловлено реализацией вестибуло-вегетативного рефлекса,

Сторожевой и ориентировочный рефлекс ствола мозга. Эти врожденные рефлексы осуществляются с участием нейронов четверохолмия (тектума). В ответ на зрительный или на звуковой раздражитель происходит активация соответствующих рецепторов; сенсорный поток достигает первичных центров (зрительные центры - это передние, или верхние, бугры четверохолмия, слуховые – задние, или нижние, бугры). В этих центрах импульсация переключается на тектоспинальный и текто-ретикулярный пути, в результате чего возникают ориентировочные и сторожевые рефлексы.

Эти рефлексы проявляются в повороте головы в ту сторону, откуда поступает раздражитель, и одновременно в перераспределении тонуса мышц (в том числе за счет изменения положения головы), благодаря чему сохраняется равновесие и создаются оптимальные условия для нападения на «врага» или для побега от него. Кроме того, нейроны верхних бугров четверохолмий организуют зрачковый рефлекс (за счет активации парасимпатического ядра Якубовича-Вестфалья-Эдингера III пары), аккомодационный рефлекс (за счет парасимпатического ядра Перлеа III пары), рефлекс на конвергенцию глазных осей (за счет активации двигательных ядер III, IV, и VI пар черепно-

мозговых нервов). При нарушении ориентировочных и сторожевых рефлексов человек утрачивает способность к быстрому переключению с одного движения на другое. Следовательно, четверохолмия принимают участие и в организации произвольных движений [].

Рефлексы мезенцефального животного. В случае перерезки мозгового ствола выше верхних бугров четверохолмия у такого животного (мезенцефальное животное) вследствие сохранения связей среднего мозга с продолговатым и спинным мозгом наблюдаются все рефлексы, выполняемые спинным мозгом и стволом мозга. В частности, у такого животного продолжает осуществляться нормальное перераспределение тонуса между мышцами-сгибателями и мышцами-разгибателями. С участием нейронов продолговатого и среднего мозга у такого животного осуществляются выпрямительные (при поднятии головы животное последовательно поднимает туловище) и статокинетические рефлексы (возвращение тела в исходное положение после его нарушения). Кроме того, эксперименты с мезенцефальными животными показали, что ядра ствола мозга участвуют в координировании тонических рефлексов, в частности, статокинетических и выпрямительных – эта функция сохраняется у таких животных. Показано также, что мезенцефальное животное способно к перемещению тела в пространстве, к осуществлению ориентировочных реакций на световые и звуковые раздражения.

Таким образом, ствол мозга (совместно с мозжечком) принимает непосредственное участие в регуляции позы тела, используя для этих целей статические, статокинетические, ориентировочные и сторожевые рефлексы. Эти рефлексы

представляют собой механизмы перераспределения мышечного тонуса, в результате чего сохраняется удобная для животного (и человека) поза или происходит возвращение в эту позу из «неудобной» (соответственно - позно-тонические и выпрямительные рефлексy), а также сохраняется равновесие при ускорении (статокинетические рефлексy). В их реализации участвуют нейроны вестибулярных ядер, красного ядра и ретикулярной формации [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Роль мозжечка в регуляции двигательных функций

Анатомические особенности мозжечка. Мозжечок состоит из червя и полушарий. Их серое вещество, расположенное в поверхностном слое, образует кору мозжечка, а скопление серого вещества в глубине мозжечка - ядра мозжечка, в том числе ядро шатра, пробковидное ядро, шаровидное ядро и зубчатое ядро. Белое вещество, или мозговое тело, залегает в толще мозжечка и содержит три группы волокон – проекционные (соединяют мозжечок со спинным мозгом, стволом, базальными ядрами, таламусом и корой больших полушарий), ассоциативные (соединяют различные извилины в пределах одного полушария мозжечка) и комиссуральные (соединяют одно полушарие с другим). Проекционные волокна проходят в составе трех ножек мозжечка – верхних, средних и нижних.

В верхних ножках проходят пути от мозжечка к среднему мозгу (мозжечково-красноядерный путь), к таламусу (зубчато-таламический путь) и хвостатому ядру (зубчато-базальноядерный путь), а также от спинного мозга к мозжечку (передний спинно-мозжечковый путь).

Средние ножки содержат мостомозжечковые волокна, или пути, которые несут информацию от ядер моста. В свою очередь

ядра моста получают информацию от коры больших полушарий за счет корково-мостовых волокон. Таким образом, средние ножки мозжечка содержат корково-мостомозжечковый тракт.

В нижних ножках мозжечка проходят афферентные, или восходящие, волокна от спинного мозга (задний спинномозжечковый путь) и от ствола мозга (передние и задние наружные дугообразные волокна, несущие информацию от ядер тонкого и клиновидного пучков; оливо-мозжечковый путь; ретикулумозжечковый путь; ядерно-мозжечковый путь, несущий информацию от вестибулярных ядер, а также от чувствительных ядер тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов). Кроме того, в нижних ножках проходят нисходящие, или эфферентные, пути мозжечка к вестибулярным ядрам ствола мозга (мозжечково-ядерный путь и дугообразный пучок).

Поверхности полушарий и червя мозжечка делятся глубокими щелями на листки мозжечка, или извилины. Группы извилин образуют дольки, которые объединяются в три доли мозжечка – переднюю, заднюю и клочково-узелковую. Передняя доля мозжечка включает три дольки – язычок (*lingula*, долька червя), центральную дольку (принадлежит червя) и четырехугольную дольку, включающую вершину червя. В заднюю долю входят шесть долек – задняя часть четырехугольной дольки (или простая долька), включающая скат червя; верхняя полулунная долька, включающая листок червя; нижняя полулунная долька, включающая бугор червя; тонкая долька и двубрюшная дольки, включающие пирамиду червя; миндалина мозжечка, включающая язычок червя (*uvula vermis*). Клочково-узелковая доля содержит всего одну дольку - клочок, которой соответствует узелок червя.

Функциональная классификация областей мозжечка

Мозжечок в филогенезе развивался как орган, обеспечивающий рефлекторные реакции животных, связанные с преодолением влияния тяжести и инерции при перемещении в пространстве. В связи с этим, изменялась и его структура. Хотя анатомически мозжечок принято разделять на червь и полушария, однако согласно общепринятой в настоящее время лобулярной теории, кору мозжечка рассматривают как совокупность трех функционально различных областей. Это 1) архиоцереbellум, или старая часть (с учетом выполняемой функции его называют вестибулоцереbellумом); 2) палеоцереbellум, или древняя часть (спинноцереbellум) и 3) неоцереbellум, или новая часть (понтоцереbellум).

В состав архиоцереbellума входят преимущественно флоккуло-нодулярная доля (т.е. клочок и узелок), а также язычок (*lingula*), получающие афферентную импульсацию, в основном, по ядерно-мозжечковому пути, в котором содержатся вестибуло-мозжечковые волокна (первичные и вторичные вестибулярные афференты), и спинно-мозжечковым путям. Функционально архиоцереbellум связан с ядром шатра, которое влияет на деятельность нейронов вестибулярных ядер продолговатого мозга и ретикулярной формации моста.

В состав палеоцереbellума входят центральная долька, четырехугольная долька, вершина червя, пирамида червя и язычок червя (*uvula vermis*). Они получают сенсорную информацию по спинно-мозжечковому пути, а также эфферентную импульсацию от ассоциативной и моторной областей коры больших полушарий (вся эта импульсация организована соматотопически). Функционально палеоцереbellум связан с проб-

ковидным ядром и шаровидным ядром, которые контролируют деятельность нейронов красного ядра и ретикулярной формации продолговатого мозга. Кроме того, палеocerebellum имеет эфферентные соматотопически организованные связи с сенсомоторной областью коры больших полушарий.

В состав неocerebellum входят почти все доли задней доли мозжечка, в том числе задняя часть четырехугольной доли, верхняя и нижняя полулуны, тонкая доля, двубрюшная доля и миндалина мозжечка (соответственно, сюда входят такие образования червя мозжечка как скат, листок и бугор). Афферентная информация (включая информацию от зрительного и слухового анализатора) поступает к неocerebellum, в основном, по корково-мостомозжечковому пути. Функционально неocerebellum связан с зубчатым ядром, которое передает свое влияние на кору больших полушарий и к базальным ядрам. Эта область мозжечка наиболее развита у высших обезьян и человека [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Как отмечают Р. Шмидт и Г. Тевс (1996), а также другие авторы, параллельно с лобулярной теорией достаточной популярностью пользуется и корково-ядерная теория (Дж. Экклс и др.). Согласно этой теории, кора мозжечка делится на три продольные зоны - внутреннюю (она соответствует червя мозжечка), среднюю, или медиальную, и латеральную. Червь проецируется на ядро шатра, медиальная зона полушарий - на шаровидное и пробковидное ядра, а латеральная зона полушарий - на зубчатое ядро. Такое деление, в определенной степени, соответствует делению мозжечка на архео-, палео- и неocerebellum. Таким образом, оба подхода (лобулярная и корково-ядерная топография) к делению мозжечка на функциональные области не

противоречат один другому, а лишь дополняют друг друга, подчеркивая сложность функциональной локализации в этом отделе мозга.

Клеточный состав коры мозжечка. В коре мозжечка различают три слоя: 1) молекулярный (или поверхностный), 2) слой грушевидных нейронов, или слой клеток Пуркинье (ганглиозный слой, или средний слой), 3) зернистый слой (гранулярный слой, или глубокий слой). В коре мозжечка имеется 6 типов клеток: 1) клетки-зерна, 2) клетки Гольджи, или мелкие и большие зернистые клетки, 3) клетки Пуркинье, или грушевидные клетки, 4) корзинчатые клетки, 5) звездчатые клетки и 6) клетки Лугано. Первые два типа (клетки-зерна и клетки Гольджи) расположены в зернистом, т.е. самом глубоком слое коры. Клетки Пуркинье локализованы в среднем слое. Остальные клетки (корзинчатые, звездчатые и клетки Лугано) находятся в молекулярном, самом поверхностном слое. Этот же слой содержит конечные ветвления афферентных волокон, а также волокон из среднего и глубокого слоев коры.

С функциональной точки зрения, клетки-зерна являются возбуждающими клетками, а остальные пять типов клеток – тормозными. Клетки Пуркинье, или грушевидные клетки, являются самыми большими клетками мозжечка (до 40 мкм в диаметре), а их аксоны представляют собой единственный выход из коры мозжечка на его ядра. Дендриты клеток Пуркинье поднимаются в молекулярный слой, где образуют густые ветвления, с которыми контактируют корзинчатые и другие клетки. Аксоны клеток Пуркинье выходят в белое вещество, отдают коллатерали к соседним клеткам Пуркинье и оканчиваются в ядрах мозжечка. Небольшая часть клеток

Пуркинье посылает свои аксоны к вестибулярным ядрам ствола мозга.

Основная функция клеток Пуркинье заключается в торможении деятельности всех ядер мозжечка – ядра шатра, пробковидного ядра, шаровидного ядра и зубчатого ядра. Когда активность клеток Пуркинье возрастает, возбуждающее влияние ядер мозжечка на стволые структуры (вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярную формацию) уменьшается. При снижении активности нейронов Пуркинье их тормозное влияние на ядра мозжечка уменьшается. Тем самым ядра мозжечка более активно влияют на функции ствольных структур.

Принцип работы мозжечка заключается в поступлении обширной информация, в том числе от рецепторов вестибулярного аппарата, от мышечных, сухожильных и суставных рецепторов, от кожных рецепторов, от фоторецепторов и фонорецепторов, а также от нейронов коры больших полушарий. Эта информация обрабатывается в коре мозжечка и передается на ядра мозжечка, которые управляют деятельностью красного ядра, вестибулярных ядер и ретикулярной формации. Кроме того, информация идет в кору больших полушарий, где используется для составления точных программ выполнения сложных движений.

С функциональной и морфологической точки зрения все афферентные волокна, входящие в кору мозжечка (по его нижним, средним и верхним ножкам), делят на два вида – это лиановидные, или лазающие, и моховидные, или мшистые. Такое деление основано на особенностях их хода в толще коры мозжечка, на характере ветвлений и способах контакта с нейронами, а также на источниках формирования за пределами мозжечка.

Лиановидные волокна несут информацию к мозжечку от рецепторов мышц и суставов, от вестибулярных ядер через нейроны нижнего оливарного ядра продолговатого мозга. Лиановидные волокна непосредственно контактируют с телом или дендритами клеток Пуркинье (одна клетка Пуркинье контактирует с одним волокном), возбуждают эти клетки и тем самым значительно усиливают тормозное влияние клеток Пуркинье на ядра мозжечка. Для информации, передаваемой по лиановидным волокнам, характерна топографическая организованность (для моховидных волокон, проходящих через ретикулярную формацию, характерна диффузность и неспецифичность воздействий).

По моховидным волокнам информация поступает от тех же рецепторов (через спинной, продолговатый и средний мозг), но минуя нижний оливарный комплекс. Кроме того, по моховидным волокнам идет информация к мозжечку от нейронов коры больших полушарий. При этом основными релейными ядрами для передачи кортикальных сигналов в мозжечок являются ядра моста, нижняя олива и латеральное ретикулярное ядро. В целом, выделяют две разновидности путей, состоящих из моховидных волокон. Один путь – это быстропроводящий и топографически организованный. Второй – это диффузный путь, проходящий через ретикулярные ядра ствола мозга [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Импульсация, поступающая по моховидным волокнам, доходит до клеток-зерен и возбуждает их. В свою очередь клетки-зерна возбуждают тормозные клетки мозжечка (корзинчатые, звездчатые, клетки Гольджи, клетки Лугано), которые оказывают тормозное воздействие на клетки Пуркинье.

Тем самым снижается тормозное влияние клеток Пуркинье на ядра мозжечка.

Таким образом, информация, идущая к клеткам Пуркинье через лиановидные волокна, усиливает тормозное влияния клеток Пуркинье на ядра мозжечка, а информация, поступающая через моховидные волокна, наоборот, ослабляет это тормозное влияние. Очевидно, в этом и состоит смысл разделения информации от одних и тех же рецепторов на два потока.

Рассмотрим основные проводящие пути мозжечка. Мозжечок имеет большое число афферентных и эфферентных связей. Для удобства дальнейшего изложения кратко перечислим основные афферентные и эфферентные пути мозжечка, а затем рассмотрим этот вопрос более подробно.

Восходящие, или афферентные, пути мозжечка

1. Передний спинно-мозжечковый путь (верхние ножки мозжечка).
2. Задний спинно-мозжечковый путь (нижние ножки мозжечка).
3. Передние и задние наружные дугообразные волокна (от ядер тонкого и клиновидного пучков; нижние ножки мозжечка).
4. Ядерно-мозжечковый путь (от вестибулярных ядер, от красного ядра и от чувствительных ядер тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов; нижние ножки мозжечка).
5. Оливомозжечковый путь (от ядер оливы продолговатого мозга; является продолжением спинно-оливного пути; нижние ножки мозжечка).
6. Ретикуломозжечковый путь (от ретикулярной форма-

ции продолговатого мозга и моста; является продолжением спинно-ретикулярного пути; нижние ножки мозжечка).

7. Мостомозжечковые волокна (от ядер моста, к которым подходят корково-мостовые волокна, в том числе лобно-мостовые и теменно-височно-мостовые волокна; средние ножки мозжечка).

Нисходящие, или эфферентные, пути мозжечка

1. Мозжечково-красноядерный путь (от пробковидного и шаровидного ядер к красному ядру; верхние ножки мозжечка).

2. Зубчато-таламический путь (от зубчатого ядра к нижним ядрам таламуса; верхние ножки мозжечка).

3. Зубчато-базальноядерный путь (от зубчатого ядра до хвостатого ядра и других базальных ядер; верхние ножки мозжечка).

4. Мозжечково-ядерный путь (от ядер шатра к латеральному вестибулярному ядру Дейтерса и ретикулярной формации продолговатого мозга; нижние ножки мозжечка).

5. Дугообразный пучок (от ядра шатра к латеральным, медиальным и верхним вестибулярным ядрам; нижние ножки мозжечка).

Афферентные потоки мозжечка

Резюмируя представленные выше данные, можно отметить, что к мозжечку поступают три вида афферентной информации.

1) Информация от рецепторов вестибулярного аппарата (первичные вестибулярные афференты), от вестибулярных ядер, красного ядра и ретикулярной формации ствола мозга, а также от чувствительных ядер тройничного, языкоглоточного

и блуждающего нервов. Данный поток сенсорной информации достигает мозжечка по ядерно-мозжечковому пути, который содержит различные волокна. Среди них – вестибуломозжечковые волокна, относящиеся к моховидному типу. Они доставляют информацию к архиоцеребеллуму, в том числе к ядрам шатра. Здесь же содержатся рубромозжечковые, или красноядерно-мозжечковые, волокна, также относящиеся к моховидному типу. Они несут информацию к палеоцеребеллуму, в том числе к шаровидному ядру и пробковидному ядру.

2) Информация от мышечных веретен, сухожильных и суставных рецепторов. Часть этой информации идет по быстропроводящим (до 140 м/с) моховидным волокнам прямого спинно-мозжечкового пути, в том числе от нижней части тела – по заднему и переднему спинномозжечковому трактам, от верхней части тела – по передним и задним наружным дугообразным волокнам. Часть проприоцептивной информации идет в мозжечок от спинного мозга по путям, имеющим переключение в ретикулярной формации (спинноретикулярный путь, а затем ретикуло-мозжечковый путь) и нижней оливе (спинооливный путь, а затем оливомозжечковый путь). При этом ретикуломозжечковые связи проецируются на все области коры мозжечка в виде моховидных волокон и они лишены четкой топографической организации. Поэтому их влияния носят диффузный, общетонизирующий характер. В тоже время спиннооливомозжечковый путь топографически организован и оказывает мощнейшее активизирующее влияние на клетки Пуркинье, оканчиваясь на них в виде лиановидных волокон.

3) Информация от ассоциативных и двигательной областей коры больших полушарий. Она имеет важное значение

для деятельности мозжечка. Эта информация поступает к мозжечку (в основном к червю и промежуточной области полушарий) по трем путям. Первый путь – это корково-мостомозжечковый тракт, который представляет собой часть пирамидных путей, оканчивающихся в ядрах моста. Аксоны нейронов мостовых ядер приходят в кору мозжечка в виде моховидных волокон. Второй путь – корково-оливамозжечковый, который имеет переключение в нижних оливах и, следовательно, оканчивается в мозжечке в виде лиановидных волокон. Также, как и для первого пути, для этого пути характерна четкая топографическая организация. Третий путь – корково-ретикулумозжечковый путь, который завершается моховидными волокнами в коре мозжечка. Этот путь лишен топографической организации. Командные сигналы от коры больших полушарий достигают мозжечка намного раньше, чем сигналы от спинного мозга, информирующие о результатах действия предыдущей команды. В целом, эти данные указывают на то, что у мозжечка имеется возможность осуществлять коррекцию планируемого движения в момент, предшествующий его развитию [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Эфферентные связи коры и ядер мозжечка, подобно афферентным связям, многочисленны. Основная часть эфферентных волокон формируется аксонами нейронов ядра шатра, пробковидного, шаровидного и зубчатого ядер. При этом большая часть эфферентных волокон проходит в верхних мозжечковых ножках (мозжечково-красноядерный, зубчато-таламический и зубчато-базально-ядерный пути) и образует перекрест в покрышке среднего мозга. Часть информации идет через нижние ножки мозжечка (мозжечково-ядерный путь и дугообразный пучок).

Информация от ядер мозжечка по мозжечково-вестибулярным, мозжечково-красноядерным и мозжечково-ретикулярным волокнам достигает стволовых центров, в которых переключается на вестибулоспинальный, рубро-спинальный и ретикулоспинальные пути соответственно. Тем самым обеспечивается мозжечковый контроль спинальных двигательных центров. Влияние со стороны мозжечка на спинной мозг посредством мозжечково-красно-ядерного пути очень выражено, а посредством мозжечково-ретикулярного пути оно неспецифично и диффузно.

Особое внимание заслуживает характер эфферентных связей мозжечка с вестибулярными ядрами. Часть этих связей осуществляется с участием волокон, идущих от ядер шатра в составе мозжечково-ядерного пути (к латеральному вестибулярному ядру Дейтерса) и в составе дугообразного пучка (к латеральному ядру Дейтерса, медиальному ядру Швальбе и верхнему ядру Бехтерева). Нейроны ядра шатра оказывают активизирующее воздействие на нейроны вестибулярных ядер. К этим же ядрам приходят и аксоны некоторых клеток Пуркинье, вызывая их торможение. Таким образом, хотя основная часть аксонов клеток Пуркинье (как аппарата внутримозжечковых связей) оканчивается в ядрах мозжечка, т.е. не выходят за пределы мозжечка, в данном случае клетки Пуркинье «делают» исключение для вестибулярных ядер.

Кроме того, от зубчатых ядер и промежуточных (пробковидного и шаровидного) ядер идет зубчато-таламический путь до нижних, или вентролатеральных, ядер таламуса. Иначе этот тракт можно назвать как мозжечково-корковый путь, проходящий через нижние ядра таламуса. Для этого пути характерна

строгая топографическая организация и высокая скорость проведения возбуждения. В экспериментах показано, что при стимуляции мозжечка повышается возбудимость двигательной зоны коры больших полушарий, контролирующей пирамидный путь и экстрапирамидные пути. Показано также, что мозжечок может оказывать облегчающие и тормозящие влияния на двигательную, ассоциативную и другие области коры через ретикулярную формацию мозгового ствола и неспецифические ядра таламуса.

Установлено также наличие эфферентного пути, идущего от зубчатого ядра мозжечка к базальным ганглиям – раздражение этого ядра вызывает реакции нейронов в хвостатом ядре, скорлупе и бледном шаре. Таким образом, мозжечок как один из ведущих центров двигательной системы ЦНС имеет обширные связи с другими двигательными структурами. При этом благодаря двойному перекресту эфферентных и афферентных путей каждая половина мозжечка управляет преимущественно ипсилатеральной половиной тела.

Участие мозжечка в регуляции двигательной активности. Согласно общепринятому мнению, основное значение мозжечка состоит в том, что он корректирует и дополняет деятельность других двигательных центров. Основные функции мозжечка - регуляция позы и мышечного тонуса, координация медленных движений и рефлексов поддержания позы и коррекция быстрых целенаправленных движений, формируемых двигательной корой больших полушарий. При этом считается, что каждая область мозжечка (архиоцеребеллум, палеоцеребеллум и неоцеребеллум) выполняет определенные функции в процессах координации мышечной деятельности.

Архиоцеребеллум (или внутренняя часть, по Р. Шмидту и Г. Тевсу) регулирует активность вестибулярных ядер продолговатого мозга и нейронов ретикулярной формации моста. Тем самым он влияет на процессы равновесия и формирования позы. Это влияние достигается тем, что кора архиоцеребеллума за счет клеток Пуркинье регулирует состояние нейронов ядра шатра (тормозит их активность при возбуждении клеток Пуркинье или, наоборот, повышает их активность при торможении клеток Пуркинье). В свою очередь, возбуждение нейронов ядра шатра активирует нейроны вестибулярных ядер и нейроны ретикулярной формации моста, результатом чего является рост активности альфа-мотонейронов мышц-разгибателей. Деятельность архиоцеребеллума основана на информации, поступающей от рецепторов вестибулярного аппарата по вестибуло-мозжечковым волокнам, входящим в состав ядерно-мозжечкового пути.

Функция палеоцеребеллума (или средней части мозжечка, по Р. Шмидту и Г. Тевсу) – это взаимная координация позы и целенаправленного движения, а также коррекция выполнения сравнительно медленных движений на основе механизма обратной связи. Эта функция реализуется с участием двух промежуточных ядер мозжечка – пробковидного и шаровидного, которые влияют на активность красного ядра и ретикулярной формации продолговатого мозга. Деятельность палеоцеребеллума основана на информации, поступающей от мышечных, сухожильных и суставных рецепторов, а также от двигательной коры. Функция коррекции медленных движений имеет важное значение в процессе обучения. Однако она не может быть реализована при выполнении быстрых и очень сложных движений, т.е. в условиях дефицита времени.

Неоцеребеллум (или, по Р. Шмидту и Г. Тевсу, латеральная часть мозжечка) играет важную роль в программировании сложных движений, выполнение которых происходит без использования механизма обратных связей. Деятельность неоцеребеллума основана на информации, поступающей от ассоциативных зон коры («замысел»). Однако вначале эта информация доставляется в нейроны моста (понятийный центр), откуда по мосто-мозжечковому (понтоцеребеллярному) пути она достигает неоцеребеллума. От нейронов коры мозжечка информация поступает к зубчатому ядру, которое у приматов достигает огромных размеров. От этого ядра информация идет через таламус (зубчато-таламический путь) к двигательной коре, откуда она поступает по пирамидному и экстрапирамидному пути (в том числе к красному ядру, вестибулярному ядру, чтобы сохранить равновесие при выполнении быстрого движения) к альфа-мотонейронам спинного мозга. В итоге возникают целенаправленные движения, выполняемые с большой скоростью, например, игра на фортепиано.

В качестве примера можно привести данные о роли мозжечка в организации такого движения как ходьба. Установлено, что мозжечок обеспечивает коррекцию и точность постановки конечностей на основе сравнения информации о работе спинального генератора и реальных параметров движений. Предполагается, что мозжечок программирует каждый следующий шаг на основе информации о предыдущем.

Следует также привести представления основоположника кибернетики Норберта Винера о функциях мозжечка. Он полагал, что мозжечок не просто осуществляет независимое регулирование активности отдельных двигательных центров, но

и согласует их работу, обеспечивая совместное воздействие на сегментарный аппарат спинного мозга и играя роль демпфирующей системы, предотвращающей возникновение колебательных режимов при выполнении движений. Н. Винер также предполагал, что мозжечок является блоком сравнения в системе управления движениями, сопоставляя сигналы из моторной коры и от проприорецепторов [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Расстройства двигательной активности при поражении мозжечка или его связей. При патологии мозжечка наблюдается ряд выраженных изменений в двигательной активности человека и животных, в том числе расстройство равновесия, нарушение мышечного тонуса и атаксия, т.е. нарушение координации движений, а также нарушение координации между произвольными фазными движениями и позой. Эти нарушения проявляются в положении стоя или сидя (статическая атаксия, или астазия), при ходьбе (статико-локомоторная астазия, или абазия), а также при целенаправленных движениях. В последнем случае астазия проявляется такими симптомами как дисметрия (нарушение точности пространственных движений, утрата их размерности, т.е. необходимой величины и скорости движений), гиперметрия, дезэквилибрация (нарушение равновесия при ходьбе), адиадохокинез (нарушение способности быстрой смены одного движения на другое, например, супинация-пронация), асинергии движений (нарушение способности совершения координированных двигательных актов). Кроме того, нарушаются плавность и стабильность двигательных актов, затрудняется резкое прекращение движений, походка становится неуклюжей. Наблюдается также мегалография (появление размашистого, зигзагообразного почерка)

и триада Шарко (нистагм глаз, скандированная речь и интенционный тремор, т.е. дрожательные движения при совершении даже минимальных напряжений при целенаправленных движениях; этот тремор исчезает в состоянии абсолютного мышечного покоя и во время сна, но усиливается при эмоциональном и интеллектуальном напряжениях). При повреждениях мозжечка происходит снижение тонуса мышц (дистония, гипотония), развивается мышечная слабость, снижается сила мышц (астения), появляется повышенная утомляемость, утрачивается способность мышц к длительному сокращению (астазия) и отмечается головокружение. При поражении мозжечка происходят и выраженные нарушения в вегетативной сфере, поскольку мозжечок относится к высшим вегетативным центрам мозга [2; 3; 9; 12; 14; 15].

В эксперименте наиболее четким признаком выключения функций мозжечка является расстройство тонуса скелетной мускулатуры. У высших млекопитающих удаление мозжечка вызывает резкое повышение тонуса мышц-разгибателей конечностей и тела, в дальнейшем сменяющееся гипотонией. У приматов (как и у человека при патологии мозжечка) подобные нарушения сразу приводят к снижению мышечного тонуса. В этом случае имеет место устранение облегчающего влияния мозжечка на таламокортикальную систему, а также снятие тонических активирующих влияний ядра шатра на экстензорные мотонейроны спинного мозга (при отсутствии такого влияния альфа-мотонейроны экстензоров легко тормозятся вследствие наличия спинальных перекрестных проприоцептивных рефлексов).

*Роль базальных ядер
в регуляции двигательной активности*

Анатомические особенности. Базальные ганглии, или базальные ядра, - это скопление серого вещества мозга в толще белого вещества полушарий большого мозга (преимущественно в лобных долях). Их называют подкорковыми ядрами основания конечного мозга. В настоящее время к базальным ядрам в каждом полушарии относят полосатое тело (*corpus striatum*), которое включает хвостатое ядро (*nucleus caudatus*), чечевицеобразное ядро (*nucleus lentiformis*), ограду (*claustrum*) и миндалевидное тело (*corpus amygdaloideum*). Хвостатое ядро состоит из головки, тела и хвоста, Чечевицеобразное ядро, которое расположено кнаружи от хвостатого ядра, состоит из трех ядер, разделенных небольшими прослойками белого вещества. Это латеральное ядро - скорлупа (*putamen*), и еще два медиально расположенных ядра - медиальный бледный шар и латеральный бледный шар (*globus pallidus medialis et lateralis*). Ограда расположена кнаружи от чечевицеобразного ядра. Миндалевидное тело находится в толще височной доли в области височного полюса (его некоторые авторы относят к структурам архипалеокортекса). Функционально к базальным ядрам относят черную субстанцию среднего мозга.

Ранее термином «базальные ганглии» обозначали структуры переднего мозга: хвостатое ядро, скорлупу чечевицеобразного тела, или просто скорлупу, бледный шар и субталамическое ядро, а также расположенную в среднем мозге черную субстанцию. При этом под термином «полосатое тело» (неостриатум) понимали хвостатое ядро и скорлупу, а под термином «стриопаллидарная система» - полосатое тело вместе с

бледным шаром (паллидум, или палеостриатум). Заметим, что в XIX столетии понятием «базальные ганглии» обозначали все серые образования, находящиеся в подкорке, включая таламус и гипоталамус.

В филогенезе структуры базальных ядер развивались постепенно. Бледный шар (паллидум) считается более древним образованием (палеостриатум), чем скорлупа и, особенно, хвостатое ядро. Он содержит преимущественно крупные нейроны двигательного типа, аксоны которых направляются к ядрам ретикулярной формации, таламусу, гипоталамусу, мозжечку и к черной субстанции среднего мозга. В эмбриональном периоде скорлупа и хвостатое ядро возникают как единое образование конечного мозга, которое разделяется на две структуры лишь в процессе индивидуального развития. Хвостатое ядро и скорлупу принято называть неостриатумом. Эти образования хорошо развиты у приматов. Они имеют сходное гистологическое строение. В этих структурах содержатся нейроны, обладающие различной фармакологической реактивностью. Среди них выделяют мелкие нейроны с короткими аксонами и крупные нейроны с длинными аксонами, которые выходят за пределы неостриатума. Крупных нейронов в 20 раз меньше, чем мелких. Это свидетельствует о том, что неостриатум воспринимает гораздо больше сигналов, чем передает. В целом, полагают, что хвостатое ядро и скорлупа, как эволюционно более молодые структуры, тормозят активность палеостриатума, т.е. бледного шара, что, вероятно, осуществляется с участием крупных нейронов [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Ограда состоит из полиморфных клеток. В отделах, прилегающих к коре, эти клетки напоминают клетки коры, в более

глубоких слоях - это треугольные, мультиполярные, пирамидные нейроны. В левом полушарии размеры ограда несколько больше, чем в правом. У низкоорганизованных животных (мыши, ежи) ограда тесно связана с корой островка. Некоторые считают, что ограда морфологически аналогична IV и V слоям коры.

Афферентные связи базальных ядер. Считается, что афферентным входом базальных ядер является неостриатум, т.е. хвостатое тело и скорлупа. Выделяют три основных входящих потока афферентации. Первый (ретику-лоталамостриарный путь) несет сенсорную информацию от таламуса. Второй поток афферентации идет от среднего мозга (преимущественно от черной субстанции), а третий (кортико-стриарный путь) – от коры больших полушарий, в том числе от сенсорных зон коры, от двигательных зон (пирамидная и экстрапирамидная кора), от передней ассоциативной области, а также от поясной извилины. Представительства зон коры в неостриатуме имеют хорошо очерченные соматотопические проекции. Например, передние области мозга связаны с головкой хвостатого ядра.

Эфферентные и внутрибазальные связи базальных ядер. Установлено, что бледный шар является основной структурой базальных ядер, от которой идут эфферентные пути практически со всеми отделами центральной нервной системы. Многочисленные связи бледного шара, в том числе с таламусом, скорлупой, хвостатым ядром, средним мозгом, гипоталамусом и соматосенсорной системой коры свидетельствуют об его участии в организации простых и сложных форм поведения.

От неостриатума, т.е. хвостатого ядра и скорлупы, также идут многочисленные пути. Самый мощный из них – это путь

к бледному шару, посредством которого неостриатум также связан практически со всей ЦНС. Кроме того, от неостриатума идут прямые пути к черной субстанции, к красному ядру, к вестибулярным ядрам, к оgrade, к медиальной группе ядер таламуса, к мозжечку, а также к спинному мозгу (к гамма-мотонейронам). Не исключено наличие прямых путей и к коре больших полушарий, хотя основная часть информации от хвостатого ядра и скорлупы к коре проходит последовательно через бледный шар и таламус. В целом, между неостриатумом и корой больших полушарий имеется замкнутый круг связей: неостриатум - бледный шар - таламус - кора полушарий головного мозга - неостриатум.

Особый интерес представляют связи неостриатума с черной субстанцией, так как нарушение этих связей приводит к развитию патологии (например, болезни Паркинсона). Взаимодействие черной субстанции и хвостатого ядра основано на прямых и обратных связях между ними. Так, показано, что стимуляция хвостатого ядра усиливает активность нейронов черной субстанции. С другой стороны выявлено, что стимуляция черной субстанции увеличивает содержание дофамина в хвостатом ядре, а разрушение черной субстанции снижает его. Показано, что дофамин синтезируется в клетках черной субстанции, а затем со скоростью 0,8 мм/ч транспортируется к синапсам нейронов хвостатого ядра. При недостатке дофамина в хвостатом ядре (например, при дисфункции черной субстанции) бледный шар растормаживается, активизирует спинно-стволовые системы, что приводит к двигательным нарушениям в виде ригидности мышц (болезнь Паркинсона).

В отношении ограда известно, что она образует двусторонние связи с различными долями коры больших полушарий головного мозга, с обонятельными луковицами, с черной субстанцией среднего мозга, со скорлупой, хвостатым ядром, миндалевидным комплексом, таламусом и бледным шаром. Это указывает на то, что ограда играет какую-то важную функцию, в том числе в регуляции движений. Но в целом, вопрос, касающийся функций ограды, остается открытым [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Общее представление о двигательных функциях базальных ядер. Считается, что базальные ядра совместно с черной субстанцией регулируют двигательные автоматизмы, обеспечивают нормальное распределение тонуса и адекватную динамику движения. Одной из основных функций базальных ядер, по мнению многих исследователей, является их участие в формировании двигательных программ. В частности, предполагается, что базальные ядра, подобно мозжечку, используются в качестве системы, в которой уточняется программа выполнения сложных движений (автоматизмов и произвольных движений). Иначе говоря, базальные ядра, подобно мозжечку, рассматриваются как составная часть экстрапирамидной системы. При этом полагают, что для формирования двигательной программы информация от ассоциативных участков коры, т.е. от мест, где зарождается «замысел» движения (параллельно потоку информации к мозжечку), поступает к неостриатуму, т.е. к хвостатому ядру и скорлупе. От неостриатума информация идет по двум каналам: 1) к черной субстанции, от которой она возвращается к неостриатуму (дофаминергический путь) и одновременно идет через таламус к двигательной коре больших

полушарий; 2) информация от неостриатума поступает к бледному шару, а от него через таламус достигает двигательной коры. Таким образом, вся информация, поступающая к двигательной коре от неостриатума, бледного шара и черной субстанции, идет через таламус. Поступив в двигательную кору, информация (т.е. уточненная программа действия), используется для управления движением. С этой целью двигательная кора посылает к мышцам двигательные команды по пирамидному и экстрапирамидному путям к альфа-мотонейронам спинного мозга. При нарушении всех описанных выше связей происходят изменения в двигательной сфере человека.

Имеются сведения о том, что от черной субстанции идут также нисходящие пути к гамма-мотонейронам спинного мозга и (или) к клеткам Реншоу, благодаря чему черная субстанция способна непосредственно контролировать активность альфа-мотонейронов спинного мозга. Не исключается, что и бледный шар имеет прямой выход к структурам ствола мозга, в частности – к ретикулярной формации, а от нее – к ретикулоспинальному пути. Но эти влияния, вероятно, не имеют решающего значения в процессах управления движением. Итак, путь «ассоциативная кора - неостриатум - бледный шар (и параллельно - черная субстанция) - таламус — двигательная кора» играет важную роль в процессах управления движением. Рассмотрим более подробно сведения об участии неостриатума, черной субстанции и бледного шара в процессах управления движением.

Двигательные функции неостриатума (хвостатого ядра и скорлупы). Наличие и обилие сложных связей хвостатого ядра и скорлупы с различными мозговыми структурами, начало связей между ними со стороны неостриатума и оконча-

ние данных связей на нем же свидетельствует о крайне важной роли неостриатума в организации и контроле реакций организма. В настоящее время сделан вывод о том, что хвостатое ядро и скорлупа осуществляют тормозной контроль над поведенческими реакциями организма. В частности, неостриатум осуществляет тормозной контроль за деятельностью бледного шара, в результате чего достигается максимальная точность и экономичность совершаемых двигательных актов. Так, в экспериментах на животных показано, что при раздражении хвостатого ядра происходит мгновенная остановка начавшихся пищедобывающих, ориентировочных и других поведенческих реакций. Животное, по образному выражению Х. Дельгадо, «застывает в своем движении» как если бы кинолента с движущимся изображением была остановлена.

Значение неостриатума отчетливо выявляется при сравнении поведения стриарных и таламических кошек (т.е. с сохраненными базальными ядрами и без них соответственно). Таламические кошки, в отличие от стриарных, не могут самостоятельно умываться, находить и поесть пищу, выполнять другие более сложные движения. При поднесении таламической кошке пищи ко рту животное облизывает ее, но не захватывает в рот, жует, но не глотает, хотя при помещении пищи на корень языка – глотает. Все это связано с тем, что таламические кошки имеют повышенную двигательную активность, которая носит хаотичный и непоследовательный характер. Эти данные говорят о том, что одна из важных функций неостриатума состоит в обеспечении необходимой последовательности реакций при реализации сложных безусловных рефлексов [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Эффекты повреждения хвостатого ядра. При различных способах (включая химические) повреждения хвостатого ядра у животных отмечаются расстройства движений. Наблюдается безудержное стремление двигаться вперед (при двухстороннем разрушении) или манежные движения (при одностороннем повреждении), нарушение (у собак) координации движений, последовательности движений конечностей. Кроме того, усиливается (у обезьян и других животных) общая двигательная активность, но нарушаются тонкие движения пальцев.

У людей поражение неостриатума т.е. скорлупы и хвостатого ядра, а также разрушение его связей с бледным шаром и субталамическим ядром приводит к выраженной гипотонии и гиперкинезам. Гиперкинезы проявляются в таких явлениях как атетоз (медленные тонические червеобразные движения дистальных отделов конечностей, например, пальцев рук), хорей (быстрые, излишние движения конечностей, языка, лица, мягкого неба; они проявляется тем, что пациенты гримасничают, причмокивают, прищуривают глаза, вытягивают губы, а их походка напоминает своеобразный танец), торсионный спазм, или торсионная дистония (медленные, вычурные вращательные, или штопорообразные, движения туловища), спастическая кривошея, баллизм, или гемибаллизм (размашистые движения, преимущественно в проксимальных отделах конечностей одной половины тела). Полагают, что эти явления возникают из-за того, что неостриатум перестает оказывать тормозное влияние на бледный шар и черную субстанцию, что и приводит к произвольным движениям. Отметим, что появление гиперкинезов типа торсионного спазма и хорей связывают с изолированным или преимущественным поражением скорлупы. Эф-

фективное лечение гиперкинезов достигается в отдельных случаях разрушением бледного шара, а также путей, идущих от него к таламусу или от таламуса к коре.

Эффекты электрического раздражения хвостатого ядра. У животных (кошек, собак, обезьян) в ответ на раздражение хвостатого ядра возникают сложные движения поведенческого характера (и тем сложнее, чем выше на эволюционной лестнице находится животное). Это объясняется наличием в неостриатуме механизмов сложнейших биологических реакций и двигательных программ. Например, у рыб стимуляция неостриатума вызывает неспециализированные реакции типа оборонительных. У птиц при этом возникают разные виды ориентировочных, оборонительных и пищевых реакций, у млекопитающих – ориентировочные, поисковые, пассивно-оборонительные, позно-тонические, пищевые реакции, настороженность. При этом не исключается, что в основе возникновения двигательных реакций при раздражении хвостатого ядра и скорлупы лежит активация путей, несущих импульсы к вестибулярным ядрам ствола мозга. Однако у обезьян раздражение хвостатых ядер вызывает в основном реакции тормозного типа. С другой стороны показано, что и у животных раздражение хвостатого ядра тормозит движение, вызванное раздражением коры, тормозит выполнение произвольных движений (например, прыжков у кошки), а также угнетает пищевые реакции и агрессивное поведение. У человека во время нейрохирургических операций при раздражении хвостатого ядра помимо нарушения восприятия окружающих событий и процессов памяти, происходит остановка речи и выпадение повторных движений. Регистрация электрической активности мозга

показывает, что удаление хвостатого ядра сопровождается усилением электрической активности бледного шара, а раздражение хвостатого ядра снижает эту активность.

В целом, имеющиеся данные позволяют считать, что у хвостатого ядра имеется две функции – тормозная (основная) и возбуждающая. Благодаря этому хвостатое ядро обеспечивает переход одного вида движения в другое, т. е. прекращение одного движения и обеспечение нового путем формирования установочных изолированных движений. Очевидно, что, осуществляя тормозное действие, хвостатое ядро (на основе механизмов оперативной памяти) создает условия для перехода одного действия к другому [2; 3; 9; 10; 11; 15].

Особенности участия скорлупы в процессах управления движениями. Не исключено, что функции скорлупы в определенной степени отличаются от функций хвостатого ядра. Например, у животных изолированное повреждение хвостатого ядра сопровождается повышением агрессивности и двигательной активности, в то время как повреждение скорлупы не вызывает этого явления. Полагают, что такая особенность в деятельности скорлупы связана с ее более ранним появлением в филогенезе (впервые она появляется у рыб) по сравнению с хвостатым ядром, которое возникает в тот период, когда у организма возникла необходимость тормозить излишнюю двигательную активность (например, при пищевом и половом поведении) и агрессивность.

Роль бледного шара и черной субстанции в регуляции движений. В настоящее время данные о функциях этих структур, особенно бледного шара, малочисленны, хотя распространенность болезни Паркинсона, которая является следствием

нарушения деятельности бледного шара и черной субстанции, во всем мире очень высокая. В экспериментах на животных показано, что раздражение бледного шара приводит к сокращению мышц конечностей и туловища, а также к включению контроля (возбуждающего и тормозного) гамма-мотонейронов спинного мозга. Кроме того, электростимуляция бледного шара провоцирует ориентировочную реакцию, движения конечностей, пищевое поведение (обнюхивание, жевание, глотание и т. д.). Разрушение бледного шара вызывает гиперкинезы, развивающиеся на фоне гипотонуса.

Выше уже приводились данные о том, что черная субстанция, связанная с хвостатым ядром двусторонними связями, а также с бледным шаром, содержит дофаминергические нейроны. В настоящее время показано, что нарушение функций этих нейронов приводит к формированию так называемого акинетико-ригидного синдрома, или болезни Паркинсона. При этой болезни наблюдаются такие явления как гипокинезия (вплоть до акинезии), мышечная гипертония, или ригидность (равномерное повышение тонуса во всех группах мышц, что получило название «вязкий тонус»), а также тремор головы и конечностей, усиливающийся при движении. Акинезия проявляется в маскообразности лица, в скованности движений, в нарушении содружественных движений рук при ходьбе («кукольная походка»), в исчезновении вспомогательных и реактивных движений при вставании, в сложности и длительности начала и завершения движений (симптом пропульсии). Кроме того, при повреждении бледного шара у людей наблюдаются крайне замедленные двигательные реакции на раздражение, монотонность речи, а также миоклония, т.е. быстрые подерги-

вания отдельных мышечных групп или отдельных мышц рук, спины, лица.

Значение дофаминергических нейронов в патогенезе болезни Паркинсона доказывается успешностью лечения таких пациентов введением им L-Дофа, который является предшественником дофамина. Проходя через гематоэнцефалический барьер к тканям мозга, L-Дофа превращается в дофамин и тем самым восстанавливает функции дофаминергических нейронов. За цикл работ, касающихся изучения функций дофаминергических нейронов черной субстанции, Нобелевская премия 2000 года была присуждена шведскому ученому Арвиду Карлссону. Таким образом, очевидно, что нарушение потока информации по кольцу «ассоциативная кора - неостриатум - черная субстанция - бледный шар - таламус - двигательная кора» приводит к значительному нарушению процессов управления движением. Представленные данные дают основание считать, что черная субстанция как структура среднего мозга, участвуя в координации акта жевания и глотания, одновременно регулирует пластический тонус, а совместно с базальными ядрами – регулирует тонус мимических мышц и мышц верхних конечностей, обеспечивающих точные, мелкие движения пальцев рук, например, при письме.

Роль ограда в регуляции движений. Небольшие размеры этого образования до настоящего времени не позволяют точно говорить о роли ограда в регуляции движений. Обширные связи ограда с малой привязанностью к какой-либо определенной системе предполагают наличие каких-то сложных интегрирующих функций. Однако в литературе чрезвычайно мало работ по этому вопросу. Предполагается, что ограда участвует в ор-

ганизации речевой деятельности, влияет на формирование движений и ориентацию. В экспериментах показано, что электростимуляция ограда оказывает облегчающее влияние на нейроны спинного мозга, а также (в опытах на кошках) вызывает ориентировочную реакцию на различные раздражители, поворот головы, глотательные, жевательные, а иногда и рвотные движения. Стимуляция ограда во время еды тормозит поедание пищи. Итак, представленные данные говорят о том, что базальные ядра являются интегративными центрами организации моторики.

Участие таламуса в регуляции двигательной активности

Таламус, как коллектор почти всей сенсорной информации, производит обработку этой информации до того, как она поступает в соответствующие участки коры. Поэтому точность этой обработки во многом определяет возможность использования сенсорной информации в процессах управления движением. В этом процессе участвуют все три вида ядер таламуса – специфические, или релейные, неспецифические и ассоциативные ядра.

Кроме того, как уже отмечалось выше, таламус обрабатывает поток импульсов, идущих к нему от мозжечка, хвостатого ядра, бледного шара и черной субстанции, и затем пересылает ее в моторные зоны коры. Тем самым, таламус участвует в формировании двигательных программ сложных произвольных движений. Эту функцию, в частности, выполняют специфические, или релейные, моторные ядра таламуса, разрушение которых приводит к необратимому нарушению движений. Кроме передачи проекционных влияний на кору нейронные се-

ти таламуса могут сами осуществлять замыкание рефлекторных путей без участия коры головного мозга, а также принимать участие в организации ряда сложных рефлекторных реакций, в том числе двигательных. Так, у «таламических» животных, т.е. при полном удалении коры и подкорковых ядер, но при сохраненном таламусе, сохраняются не только простые движения, но и сложные цепи двигательных реакций. За счет этих реакций совершается передвижение в пространстве (локомоции) и сложные двигательные реакции, для которых необходима интеграция соматических мышц и мускулатуры внутренних органов (т.е. глотание, сосание, жевание). При повреждении таламуса все эти двигательные реакции нарушаются.

Таламус, помимо огромного входящего афферентного потока, имеет широкие эфферентные связи с другими структурами ЦНС, в частности с базальными ядрами, гипоталамусом, гиппокампом, ядрами миндалевидного комплекса. Благодаря такой интегративной функции таламус участвует в организации и реализации инстинктов, влечений, эмоций, в том числе в организации их двигательных компонентов. Сложное строение таламуса, а также наличие в нем взаимосвязанных специфических, неспецифических и ассоциативных ядер позволяет ему организовывать такие двигательные реакции как сосание, жевание, глотание, смех.

С другой стороны, многочисленные внутриталамические связи обеспечивают интеграцию сложных двигательных реакций с вегетативными процессами, регулируемые структурами лимбической системы. Таламические интегративные механизмы имеют большое значение для условнорефлекторной двигательной деятельности и для формирования мотивационного поведения.

Оказывая большое влияние на состояние и деятельность коры больших полушарий, таламус сам находится под регулирующим и корригирующим влиянием коры. Эти нисходящие влияния осуществляются через прямые (кортикоталамические) и опосредованные (кортико-ретикулоталамические) пути и обеспечивают влияние коры на таламический уровень сенсорного анализа и интеграции. Множественные восходящие из таламуса в кору и нисходящие из коры в таламус пути лежат в основе деятельности единой таламокортикальной системы.

Корковый уровень регуляции моторных функций

Выше уже неоднократно говорилось о ведущей роли коры больших полушарий в регуляции мышечной деятельности. Именно в коре зарождается побуждение к действию и конкретный замысел действия, а также формируется система двигательных команд, реализация которых и порождает совершение целенаправленного произвольного движения конечностями, телом, головой, губами и другими частями тела, а также произношение и написание слов. Рассмотрим функции коры, связанные с управлением движением.

Моторные зоны коры у приматов и человека расположены в предцентральной области, т.е. в передней центральной извилине и задних отделах верхней и средней лобных извилин. Это соответствует цитоархитектоническим полям 4 и 6 по Бродману. Поле 4 нередко называют главным управляющим движениями гигантопирамидным полем, а поле 6 - премоторной зоной. Кроме них на медиальной поверхности коры расположена дополнительная моторная область. Электрическая стимуляция различных участков моторной коры вызывает четкие,

координированные двигательные реакции, а также (при слабом раздражении) сокращения отдельных мышц противоположной половины тела. Наиболее дискретные движения возникают при раздражении поля 4; здесь и наиболее низкие пороги для вызова движения.

У человека и приматов разные группы мышц представлены группировками нейронов моторной коры, расположенными в определенной последовательности, т.е. зоны моторной коры организованы строго по соматотопическому принципу – каждой мышце соответствует свой участок области коры. Так, представительство мышц нижних конечностей расположено в медиальной части предцентральной извилины, вблизи продольной щели, а представительство мышц головы и шеи - в дорсолатеральных участках. Мышцы левой половины тела представлены в правом полушарии, и наоборот.

Нейронные группировки моторной коры, связанные с движением разных мышц, занимают разные по размеру площади и распределены неравномерно. Непропорционально большие участки связаны с движением пальцев рук, кистей, языка, мышц лица и значительно меньше – с большими мышцами спины и нижних конечностей. Карта представительства мышц моторной коры имеет вид «гомункулюса» - человечка с огромной головой, языком, кистью и очень маленьким туловищем и ногами. Неравномерное распределение связано с тем, что аксоны пирамидных нейронов моторной коры дают наибольшее количество синаптических контактов на тех мотонейронах спинного мозга, которые иннервируют мышцы пальцев кисти, языка, лица. Такая организация обеспечивает наиболее тонкое и точное управление движением именно этих

мышц. Удаление участков моторной коры вызывает нарушение соответствующего движения [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Следует отметить, что у млекопитающих с более низким уровнем организации моторной коры (например, у собак, кошек) пространственное представление мышц менее дифференцировано. Например, стимуляция моторных областей коры у хищников вызывает движения, в которых участвуют большие группы, а не отдельные мышцы. У человека и приматов гигантские пирамидные клетки Беца и другие нейроны моторной коры сгруппированы в вертикально ориентированные колонки («элементарные функциональные единицы»), управляющие работой небольших групп мышечных волокон. Такие колонки нервных клеток включают все шесть слоев коры. Считается, что двигательные колонки способны возбуждать или тормозить группу функционально однородных мотонейронов. Выявлено, что нейроны коры, регулирующие деятельность какой-либо мышцы, не сосредоточены в пределах только одной колонки. Показано, что для колонок характерна тонкая функциональная специализация. Например, существуют отдельные колонки моторной коры, связанные с быстрыми (фазными, или фазическими) и медленными (тоническими) движениями. Полагают, что каждая колонка управляет суставом, т.е. от колонки идут команды к разным мышцам, деятельность которых имеет отношение к данному суставу. Установлено, что вертикальные колонки специализируются и в отношении положения сустава - возбуждение одних колонок вызывает сгибание соответствующего сустава, а возбуждение других – фиксацию этого сустава. Иначе говоря, двигательная колонка в значительной степени представляет собой функциональное объединение

нейронов, регулирующих деятельность нескольких мышц, действующих на тот или иной сустав. Таким образом, в колонках пирамидных нейронов моторной коры представлены не столько мышцы, сколько движения.

Эфферентными выходами колонок являются гигантские пирамидные нейроны (клетки Беца), расположенные в V слое моторной коры. Эти нейроны обладают фоновой активностью, изменение которой предшествует возникновению произвольных движений. Аксоны гигантских пирамидных нейронов образуют пирамидный путь (кортико-спинальный и кортико-бульбарный, или кортикоядерный), заканчивающийся возбуждающими синапсами на альфа-мотонейронах (частично, на вставочных нейронах и на гамма-мотонейронах) разных уровней спинного мозга и ствола мозга противоположной стороны. Аксоны пирамидного пути имеют самую большую в организме скорость передачи возбуждения и служат для вызова произвольных движений. Кроме того, нисходящий сигнал в пирамидных волокнах оказывает влияние на нейроны восходящих афферентных путей, модулируя в них передачу импульсов, что, видимо, также является компонентом кортикальной организации двигательного акта.

Наряду с пирамидной системой в моторной коре начинается экстрапирамидная система. Эта система отличается тем, что аксоны ее корковых клеток идут к базальным ганглиям, мозжечку, красному ядру, вестибулярным ядрам, ретикулярной формации и другим структурам ствола мозга, которые по руброспинальным, ретикуло-спинальным, оливо-спинальным и другим нисходящим путям воздействуют на спинномозговые нейроны. В целом, пирамидный и экстрапирамидный пути –

это единый механизм, благодаря которому выполняется сложное целенаправленное движение при сохранении равновесия и ориентации в пространстве.

При поражении моторной коры или пирамидного тракта у человека наблюдается паралич, или плегия, т.е. полное отсутствие возможности выполнения целенаправленных произвольных движений. Особенно заметно это проявляется в кистях рук, стопах, мимической мускулатуре и мышцах, связанных с артикуляцией. В отдельных случаях развивается парез, т.е. частичное уменьшение объема и силы движений. При односторонних поражениях моторной коры происходит постепенное восстановление двигательных функций. При двусторонних поражениях восстановление, как правило, отсутствует (это указывает на значение двусторонних связей между моторной корой обоих полушарий для компенсации двигательных нарушений). Однако, за счет интеграции пирамидной системы с экстрапирамидной системой даже при двустороннем поражении двигательной коры в ряде случаев возможно частичное восстановление некоторых видов произвольных движений (главным образом, не требующих точной и тонкой координации) [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Афферентные связи моторной коры. В моторную кору приходит афферентация от тактильных, проприорецептивных, вестибулярных, висцеральных, зрительных и слуховых рецепторов, как непосредственно от соответствующих проекционных, так и от ассоциативных областей коры. Важно подчеркнуть, что через систему ассоциативных волокон двигательная область коры связана со многими зонами противоположного полушария, что имеет большое значение для эффективного управления произвольными движениями.

Особое значение для деятельности моторной коры имеет афферентация, поступающая в нее от рецепторов мышц, сухожилий и суставов. Вход в моторную кору от проприорецепторов мышц топически специфичен. Это обеспечивает реализацию рефлексов, замыкающихся через пирамидные клетки непосредственно на альфа-мотонейронах спинного мозга. Такая организация лежит в основе высокой степени самоорганизации и совершенствования движения путем коррекции управления движениями на основе сигналов обратной связи.

Напомним, что именно первичная соматосенсорная зона, локализованная в задней центральной извилине (поля 1, 2 и 3 по Бродману), является ведущей при анализе сигналов кожной, мышечной и висцеральной чувствительности, которые поступают сюда с участием аксонов релейных клеток заднего вентрального ядра таламуса. Различные участки тела имеют в этой зоне четкое пространственное представительство (т.е. имеет место соматотопический принцип организации). Например, проекция нижних конечностей находится в верхних участках постцентральной извилины, а проекция головы и верхней половины тела - в нижних ее участках. Площадь представительства зависит от важности участка - она значительно выше для кистей рук, лица и голосового аппарата по сравнению с туловищем и нижними конечностями. Вторая соматосенсорная зона, расположенная в латеральной (силвиевой) борозде, получает сенсорную информацию от аксонов релейных клеток центрального заднего ядра таламуса. Эта зона также играет определенную роль в деятельности моторных центров коры, хотя и меньше, чем первая зона.

Структуры коры, ответственные за замысел и организацию движения. Как известно, основными ассоциативными зо-

нами коры являются лобная ассоциативная область (поля 8, 9, 10, 11, 12) и теменная ассоциативная область (поля 5, 7, 39, 40). Эти зоны имеют прямое отношение к формированию замысла движения и организации самого движения. В частности, показано, что теменная кора, получающая афферентные импульсы от проекционных областей коры, а также от ассоциативных ядер таламуса (подушки и вентробазального комплекса), имеет большое число эфферентных выходов к моторной коре, что облегчает формирование команды произвольного действия на базе афферентного синтеза. Лобная ассоциативная область (поля 8, 9, 10, 11, 12), участвуя в реализации психических процессов, одновременно является местом организации целенаправленной деятельности, в том числе за счет принятия решения и формирования программы действия. Эта область у человека имеет также непосредственное отношение к формированию устной речи (моторный, или речедвигательный, центр Брока, поля 44 и 45, совместно с полями 6 и 8) и письменной речи (поле 8 совместно с полями 39 и 40 теменной ассоциативной области коры).

Информация о замысле движения передается соответствующим центрам моторной коры, которые направляют двигательные команды к альфа-мотонейронам спинного мозга (по пирамидному пути), а также к базальным ганглиям, мозжечку, красному ядру, вестибулярным ядрам и ретикулярной формации ствола мозга (по экстрапирамидному пути). Повреждение отдельных участков ассоциативных областей приводит к нарушению сложных форм произвольного целенаправленного действия, т.е. к апраксии, в том числе к идеаторной апраксии, или апраксии замысла (нарушение последовательности движе-

ний, необходимых для выполнения задачи, а также неспособность по устному заданию в полном объеме выполнить задание; поля 39 и 40), моторной апраксии (нарушение выполнения сложного движения, в том числе по приказу и по подражанию; поле 40) и конструктивной апраксии (нарушение способности конструировать целое из частей; поле 39). Кроме того, нарушение ассоциативных участков может приводить к развитию моторной афазии (поле 8 при участии полей 6, 44 и 45) аграфии (поля 8 и 40), а также к нарушению других тонких движений, требующих участия высших отделов мозга.

Роль архипалеокортекса в регуляции двигательной активности. Архипалеокортекс включает структуры древней и старой коры больших полушарий – обонятельный бугорок и окружающая его кора, переднее продырявленное пространство, гиппокамп, зубчатая фасция, ядра прозрачной перегородки, а также сводчатая извилина, включающая поясную извилину, истмус, парагиппокампальную извилину и крючок. Как известно, он представляет собой одну из важных интегративных систем мозга и является неспецифическим активатором всех видов корковой деятельности. Помимо других функций (обоняние, внимание, эмоции, регуляция вегетативных процессов), архипалеокортекс обеспечивает осуществление биологически важных врожденных рефлексов (в частности, поисковый, пищевой, половой, оборонительный) и их двигательных компонентов. Очевидно, что указанные структуры архипалеокортекса содержат врожденные двигательные программы, реализация которых обеспечивает проявление указанных рефлексов.

Общие представления о методах исследования двигательной активности и двигательных систем мозга

Нервные механизмы двигательной деятельности, участие в ней тех или иных отделов ЦНС изучаются, в основном, в опытах на животных. Однако объектом исследований естественных движений является преимущественно человек. Это связано с тем, что человек в зависимости от задачи исследования может воспроизводить любую требуемую форму двигательной деятельности. С другой стороны, движения человека являются проявлением его поведения и трудовой деятельности и поэтому их анализ представляет особый интерес как с теоретической точки зрения вследствие их сложности и дифференцированности, так и с практической – в связи с их значением для медицины, педагогики, физиологии труда, эргономики, физиологии спорта, космонавтики. В целом, изучение движений человека и механизмов, лежащих в их основе, в том числе механизмов управления и координации, требует методических приемов, которые были бы безопасными и не нарушали самих двигательных актов.

Существует два основных подхода к исследованию движений. Первый из них – анализ механических параметров движений, т.е. траектории, скорости, ускорения, развиваемой силы, второй – непосредственное изучение работы мышц при совершении двигательных актов. При изучении координации движений человека также используют многообразные методы, которые условно делятся на две группы. Одна группа методов ориентирована на получение сведений о процессах, лежащих в основе координации движений, путем регистрации внешних

двигательных проявлений. Другие методы связаны с непосредственной регистрацией управляющих сигналов, поступающих к мышцам в процессе двигательной активности (электромиография), с регистрацией афферентных сигналов (микронеурография), изменений ЭЭГ, предшествующих началу движения. Рассмотрим кратко отдельные методы, используемые при изучении вопросов физиологии двигательной деятельности и двигательных систем [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Общие методы исследования двигательной активности

Актография (от лат *actus* – движение) представляет собой совокупность методов регистрации двигательной активности человека или животного для оценки ее динамики во времени. Ее частным случаем является миография и эргография.

Миография (или механография) – это графическая регистрация одиночных или суммированных сокращений отдельной мышцы или группы мышц с помощью миографа (рычага) или за счет преобразования механического сигнала в электрический с помощью различных датчиков (например, магнитных, емкостных, тензометрических, механоэлектрических). Миография может проводиться при изотоническом или изометрическом режиме сокращения. Этот метод позволяет рассчитывать такие параметры движения как траектория, скорость и сила сокращения. Например, с помощью тензодатчиков можно непосредственно измерять и регистрировать силу, прилагаемую к тому или иному инструменту, или реакцию опоры при ходьбе. Частным случаев миографии является динамография, т.е. регистрация силы и скорости сокращения мышц.

Гониометрия – это исследование двигательной функции суставов конечностей путем измерения амплитуды движения в них с помощью угломера.

Треморометрия – это регистрация ритмических колебательных движений (дрожаний, тремора) всего тела или его частей с помощью специального прибора (тремографа).

Эргография представляет собой непрерывную регистрацию во времени ритмических движений отдельных частей тела, например, пилящих движений руки, сгибательных движений указательного пальца кисти, поднимающих груз. На эргограмме, полученной при достаточно продолжительной работе, можно выделить фазу вработывания, устойчивого состояния и утомления. Эргография удобна для изучения процессов восстановления двигательных систем мозга и работающих мышц.

Динамометрия позволяет измерить максимальную силу мышц кисти (кистевая динамометрия), или мышц спины (становая динамометрия) с использованием соответствующих динамометров.

Циклография – это регистрации последовательных моментов движения путем фотосъемки движущегося человека через равные промежутки времени на неподвижную пластинку. Если на суставах или точках, соответствующих положению центров тяжести звеньев тела, укреплены светящиеся лампочки, то по полученной циклограмме можно восстановить траекторию движения. Решая обратную задачу механики по записям кинематических параметров (если известно распределение масс), можно рассчитать возникающие при движении силы, моменты в суставах, работу и мощность.

Электромиография (ЭМГ) – это регистрация суммарной электрической активности мышцы, т.е. потенциалов действия всех мышечных волокон, возникающих при их возбуждении, либо отдельных мышечных волокон. При электромиографическом исследовании обычно используют накожные электроды, укрепляемые над исследуемой мышцей, либо подкожные электроды. ЭМГ позволяет наблюдать как спонтанную (произвольную) мышечную активность, так мышечную активность, вызванную тактильной стимуляцией или электрическим раздражением кожи, мышц, спинного или головного мозга. Многоканальный электромиограф дает возможность одновременно записывать электромиограммы нескольких мышц. Амплитуда электромиографического сигнала возрастает с увеличением развиваемой мышцей силы. Поэтому электромиограммы в сопоставлении с регистрируемыми синхронно механограммами (миограммами) позволяют судить о силе сокращения мышц и о распределении их активности в последовательных фазах двигательного акта.

Электроокулография – это частный случай электромиографии, предназначенный для регистрации электрической активности наружных мышц глазного яблока, а косвенно – для оценки движения глаз. При этом методе электроды можно располагать подобно контактными линзами на роговице глаза, либо у наружного угла глаза.

Методы изучения нейронных механизмов управления движениями на человеке включают регистрацию сухожильных рефлексов и рефлекса Гофмана (H-рефлекс), дающих оценку уровня возбудимости двигательных нейронов спинного мозга в

разные фазы движения. Широко применяется метод регистрации времени простой и сложной зрительно-моторной реакции с помощью хронорефлексометров, а также теппинг-тест для изучения лабильности двигательной системы.

Электроэнцефалография (ЭЭГ) – регистрация суммарной электрической активности мозга, отводимой с поверхности кожи головы. Вместе с регистрацией вызванных потенциалов ЭЭГ широко применяется при исследовании процессов управления движения, о чем подробно уже рассматривалось выше.

Методы раздражения нейронов двигательной коры. В последние годы разработаны методы неповреждающей стимуляции отдельных областей коры мозга человека с помощью чрезвычайно кратковременных импульсов высокого напряжения (электрическая стимуляция) или кратковременных и очень сильных магнитных полей, создаваемых индуктивными катушками, укрепленными над разными областями головы и индуцирующими электрические поля, достаточные для стимуляции мозговых структур (магнитная стимуляция).

Методы изменения сенсорных потоков. Чаще всего для этих целей используется такой простой метод как закрывание глаз. В специальных исследованиях применяют призматические очки, смещающие или переворачивающие изображения окружающего мира, специальные системы, вызывающие у человека иллюзию движения зрительного окружения. Роль вестибулярного аппарата в регуляции движения изучается в условиях его гальванической или калорической стимуляции, а также при искусственном изменении величины и направления вектора силы тяжести – на центрифуге, в условиях кратковременной или длительной невесомости. Для изменения проприоцептивного потока

активацию проприоцепторов осуществляют путем приложения вибрации к сухожилию исследуемой мышцы.

В целом, перечисленные методы позволили изучить такие сложные естественные двигательные акты как ходьба, бег, многие рабочие и спортивные движения. Эти же методы широко используются в клинике при исследовании нарушений двигательной функции вследствие поражения нервной системы или опорно-двигательного аппарата. В спортивной метрологии арсенал средств существенно расширен, благодаря чему получен обширный материал, касающийся биомеханических аспектов различных видов спортивных упражнений. Для оценки двигательных качеств человека (силы, скорости, мощности, общей и специальной выносливости, координационных способностей) применяются различные по сложности методы и методические приемы, о чем частично указано выше при описании двигательных качеств [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

*Методы исследования функционального состояния
двигательной системы в клинической практике*

Объем активных движений у человека исследуется путем оценки возможных (по заданию) движений, в том числе сгибания, разгибания, пронации, супинации конечностей в различных суставах по сравнению с нормой. Сила мышц оценивается либо с помощью динамометрии с использованием кистевых и станковых динамометров, либо путем субъективной оценки сопротивления, которое может оказывать испытуемый при попытке исследователя, например, разогнуть согнутую в локте руку или развести сведенные вместе пальцы. Как и объем активных движений, сила может оцениваться по 5-бальной си-

стеме путем сравнения пораженной и непораженной стороны. При этом оценка 5 баллов выставляется в случае, если сила и объем движений нормальны; 4 балла – небольшое снижение силы без ограничения объема активных движений, 3 балла – снижение силы с небольшим ограничением активных движений (легкий парез); 2 балла – выраженное снижение силы с ограничением объема активных движений (парез); 1 балл – резко выраженное снижение силы с большим ограничением объема активных движений (глубокий парез); 0 баллов – полное отсутствие силы и активных движений (паралич).

Мышечный тонус, т.е. определенная степень напряжения мышц, оценивается объективным (с использованием мышечных тонометром) и субъективным способами. В последнем случае у человека, находящегося в положении лежа с полностью расслабленными мышцами, оценивается степень напряжения мышц при пассивном движении в конечностях. При мышечной гипертонии наблюдается выраженное напряжение мышц (в ряде случаев его невозможно преодолеть), а при мышечной гипотонии исследователь не ощущает имеющегося в норме напряжения мышц; при этом все пассивные движения в суставах избыточны, мышцы на ощупь дряблы.

Проявление нормальных безусловных двигательных рефлексов оценивается путем визуального наблюдения соответствующих рефлексов (в том числе поверхностных, т.е. с кожи и слизистых, и глубоких, т.е. сухожильных, периостальных и суставных), вызываемых нанесением адекватного раздражителя. Например, из группы поверхностных рефлексов исследуются следующие рефлекссы.

Корнеальный (роговичный) рефлекс, т.е. смыкание век на стороне раздражения, наносимого на роговицу правого и левого глаза прикосновением кусочком свернутой в виде веретена ваты (рефлекторная дуга - чувствительные и двигательные волокна V и VII пар черепно-мозговых нервов).

Конъюнктивальный рефлекс – подобен корнеальному; вызывается путем прикосновения ватой к конъюктиве правого и левого глаза (рефлекторная дуга – чувствительные и двигательные волокна V и VII пар черепно-мозговых нервов).

Глоточный рефлекс – рвотное или кашлевое движение, вызываемое прикосновением шпателем или чайной ложкой к задней стенке глотки (рефлекторная дуга – чувствительные и двигательные волокна IX и X пар черепно-мозговых нервов).

Небный рефлекс – поднятие небной занавески на стороне раздражения, вызываемое прикосновением шпателем или чайной ложкой к небной занавеске (рефлекторная дуга – чувствительные и двигательные волокна IX и X пар черепно-мозговых нервов).

Кожные (верхний, средний и нижний брюшные рефлексy) – сокращение брюшных мышц (на соответствующей наносимому раздражению стороне), вызывающее смещение пупка в эту же сторону. Штриховое раздражение рукояткой неврологического молотка (или затупленной иглой) наносится в положении лежа параллельно реберной дуге на 3-4 пальца выше пупка (верхний брюшной рефлекс, замыкаемый на уровне Th₇-Th₈), на уровне пупка (средний брюшной рефлекс; Th₉-Th₁₀) или на 3-4 пальца ниже пупка (нижний брюшной рефлекс, Th₁₁-Th₁₂).

Подошвенный рефлекс (как вариант кожного рефлекса) – сгибание пальцев стопы при нанесении раздражения вдоль внутреннего или наружного края подошвы (L₅-S₁).

Из группы глубоких рефлексов исследуются следующие рефлексы.

Бицепс-рефлекс – сгибание в локтевом суставе при ударе неврологическим молоточком по сухожилию двуглавой мышцы плеча в локтевом сгибе при нахождении полусогнутой в локтевом суставе руки на столе или на предплечье исследователя (рефлекторная дуга замыкается в спинном мозге на уровне С5-С6).

Трицепс-рефлекс – разгибание в локтевом суставе предплечья при ударе неврологическим молоточком по сухожилию трехглавой мышцы плеча над олекраноном при свободном свисании предплечья вниз под прямым или тупым углом (С6-С7).

Коленный рефлекс – разгибание в коленном суставе за счет сокращения четырехглавой мышцы бедра, возникающего при ударе неврологическим молоточком по ее сухожилию (L2-L4).

Ахиллов рефлекс – подошвенное сгибание стопы (при положении исследуемого, например, на коленях на стуле) за счет сокращения подошвенных сгибателей, вызываемого ударом неврологического молоточка по ахиллову сухожилию (S1-S2).

Надбровный рефлекс – смыкание век при ударе неврологическим молоточком по краю надбровной дуги (рефлекторная дуга состоит из чувствительных волокон тройничного нерва и двигательных волокон лицевого нерва).

Нижнечелюстной рефлекс – поднятие нижней челюсти (при слегка приоткрытом рте) за счет сокращения жевательных мышц, вызываемого ударом неврологического молоточка по подбородку (рефлекторная дуга состоит из чувствительных и двигательных волокон тройничного нерва).

В целом, ослабление или выпадение какого-либо рефлекса указывает на органическое поражение нервной системы;

усиление рефлексов может иметь функциональный характер, например, при неврозах.

Наличие патологических (сгибательных и разгибательных) рефлексов. В норме вызываются у детей в возрасте до одного-полутора лет, а в последующем – только при центральных параличах, т.е. при поражении пирамидного пути (вначале появляются разгибательные рефлексы, а через 2-3 недели – сгибательные). Эти рефлексы проверяется следующим образом.

Рефлексы разгибательной группы проявляются в тыльном разгибании большого пальца стопы (их исследуют в положении лежа) при нанесении штрихового движения вдоль наружного или внутреннего края подошвы (рефлекс Бабинского), при проведении тыльной поверхностью средней фаланги пальца по передней поверхности голени (рефлекс Оппенгейма), при сжатии икроножной мышцы (рефлекс Гордона) или ахиллова сухожилия (рефлекс Шеффера).

Рефлексы сгибательной группы проявляются в тыльном сгибании 2-5 пальцев стопы или кисти при нанесении короткого удара кончиками пальцев по кончикам 2-5 пальцев стопы или кисти исследуемого (рефлекс Россолимо), или при ударе неврологическим молоточком по наружной стороне тыла стопы в области 4-5-й плюсневых костей (рефлекс Бехтерева I), по пятке или тенеру (рефлекс Бехтерева II) или по середине подошвы (рефлекс Жуковского).

Защитные рефлексы – это непроизвольное укорочение разогнутой парализованной конечности (за счет сгибания в голеностопном, коленном и тазобедренном суставах) или непроизвольное удлинение предварительно согнутой парализованной конечности при болевом (укол булавкой, щипок, резкое

сгибание пальцев) или температурном (охлаждение эфиром) раздражении, вызываемом в положении лежа. Указанные раздражители наносятся на стопу, голень, бедро, или переднюю стенку живота. Эти рефлексy возникают при поражении спинного мозга.

Синкинезии глобальные, т.е. разнообразные непроизвольные содружественные движения, возникающие в парализованных или паретических конечностях при осуществлении каких-либо движений конечностями на здоровой или пораженной стороне. Для их выявления исследуемому предлагается сжать кисть в кулак или поднять руки вверх. При наличии синкинезии наблюдаются непроизвольные движения на парализованной стороне – рука сгибается в локте, приводится к туловищу, происходит пронация предплечья, сгибание кисти, приведение ноги.

Координационная синкинезия проявляется в том, что при попытке больного (в ответ на просьбу исследователя) вытянуть обе руки вперед на паралитической руке пальцы разгибаются и растопыриваются. Функциональное состояние двигательных ядер черепно-мозговых нервов оценивается путем наблюдения за реализацией физиологических функций соответствующего нервного образования. С этой целью анализируется состояние иннервируемой мускулатуры, а также характер выполнения соответствующего движения.

При исследовании функции глазодвигательного нерва (III пара), иннервирующей мышцы глаза (верхнюю, нижнюю, внутреннюю прямую мышцы, нижнюю косую мышцу), а также мышцу, поднимающую верхнее веко, оценивается ширина глазных щелей, положение глазных яблок (в норме они расположены

симметрично, строго по средней линии), а также наличие ограничений их подвижности при взгляде вверх, внутрь и частично вниз. При поражении двигательного ядра этой пары наблюдается опущение верхнего века (птоз), отхождение глазного яблока кнаружи (расходящееся косоглазие), ограничение соответствующей подвижности глазного яблока, а также имеет место двоение предметов (диплопия) при взглядах в стороны и вверх.

При исследовании функции блокового нерва (IV пары), иннервирующего верхнюю косую мышцу глаза, оценивают наличие ограничения в подвижности глазного яблока при взгляде вниз, а также наличие двоения предметов при таком взгляде, что бывает при поражении данного нерва.

При исследовании функции тройничного нерва (V пары), иннервирующего жевательную мускулатуру, оценивают способность человека открывать и закрывать рот, производить жевательные движения. Кроме того, пальпаторно определяют степень напряжения жевательных, или височных, мышц.

При исследовании функции отводящего нерва (VI пары), иннервирующего наружную прямую мышцу глаза, оценивают наличие сходящегося косоглазия, т.е. отведение {на стороне поражения) глазного яблока внутрь, а также наличие ограничения в подвижности глазного яблока и диплопии при взгляде, что бывает при повреждении этого нерва.

При исследовании функции лицевого нерва (VII пары), иннервирующего всю мимическую мускулатуру лица (верхний отдел ядра имеет двусторонние связи с корой, а нижний – связан только с противоположным полушарием) исследуют функции верхних и нижних мимических мышц. В частности при исследовании функции верхних мышц оценивают способность

подъема бровей вверх (в норме складки на лбу выражены одинаково), нахмуривания бровей (в норме брови смещаются к средней линии), закрытия и зажмуривания глаза, а при исследовании функции нижних мышц оценивают способность оскалить зубы (в норме углы рта симметричны), улыбнуться или надуть щеки, задуть огонь спички (в норме при этом губы должны вытягиваться вперед).

Исследование двигательной функции языкоглоточного (IX пары) и блуждающего (X пары) нервов, у которых имеется единое общее двигательное ядро, проводится с учетом функций мышц, к которым они подходят. Они иннервируют шилоглоточную мышцу, а также мускулатуру глотки, язычка, мягкого неба, надгортанника, гортани (включая голосовые связки), верхней части пищевода. Благодаря этим нервам осуществляется глотание, чихание, фонация, кашлевые и рвотные движения. Поэтому в клинике оценивается способность реализации указанных функций. В частности, оценивается сокращение мягкого неба и расположение язычка при открытии рта и произношение звука «а», а также способность произносить вслух фразы и совершать глотательные движения. В норме – мягкое небо расположено симметрично и одинаково напрягается с обеих сторон, язычок расположен по средней линии, отсутствует носовой оттенок и нет паралича голосовой связки.

При исследовании функции добавочного (XI пары) нерва, иннервирующего грудино-ключично-сосцевидную и трапециевидную мышцы, оценивают способность сгибать голову вперед, поворачивать ее в противоположную сторону, поднимать плечи, оттягивать плечевой пояс кзади, приводить лопатки к позвоночнику, поднимать плечи выше горизонтали.

При исследовании функции подъязычного (XII пары) нерва, иннервирующего мышцы языка, оценивают способность производить различные движения языка (вперед, в стороны), а также его участие в артикуляции. При повреждении этого нерва речь становится неотчетливой, малопонятной; при этом также наблюдается затруднение еды и питья.

Методы исследования функционального состояния двигательной системы мозжечка. При исследовании функционального состояния двигательной системы мозжечка оценивается способность к формированию необходимого мышечного тонуса, к реализации позы и к выполнению координированных движений. Тем самым определяются признаки нарушения функции мозжечка, в том числе статической атаксии, т. е. нарушения равновесия при стоянии и невозможности удержания конечности в приданном положении, а также динамической атаксии, т.е. дис-координации при ходьбе и движении конечностями.

Для выявления признаков статической атаксии оценивают возможность человека стоять прямо со сдвинутыми ногами (простая проба Ромберга) или при более сложных условиях, например, на пальцах стопы, на одной ноге, выставив одну ногу перед другой, пяткой к носку по одной линии (усложненная проба Ромберга). При мозжечковой атаксии больной шатается или падает в сторону поражения полушария, что особенно выражено при выполнении усложненной пробы Ромберга (при этом контроль зрения мало влияет на качество выполнения задания).

Для выявления признаков динамической атаксии оценивают способность выполнения различных элементов ходьбы — по прямой линии и в стороны (фланговая походка). При нали-

чии мозжечковой динамической атаксии человек широко расставляет ноги («походка пьяного»), шатается (если поражен червь мозжечка) или отклоняется в сторону поврежденного полушария мозжечка. Кроме того, для выявления атаксии проводят ряд функциональных проб. Например, пальценосовую, при которой оценивают способность у человека (вначале с открытыми, а затем – закрытыми глазами) указательным пальцем дотянуться до кончика носа. При мозжечковой атаксии на стороне поражения наблюдается промахивание, а при поднесении пальца к носу - дрожание кисти, т.е. интенционный тремор. При проведении пробы на мимопопадение исследуемый должен попасть указательным пальцем в неподвижно поставленный палец исследователя в вертикальной и горизонтальной плоскостях сначала с открытыми, а затем - закрытыми глазами. При атаксии наблюдаются промахи на стороне повреждения. При выполнении пяточно-коленной пробы исследуемый должен пяткой достать колена другой ноги и провести пяткой по голени вниз. При атаксии наблюдаются промахи и соскакивание пятки с голени со стороны поражения. Проба на адиадохокинез заключается в оценке способности производить в быстром темпе вытянутыми вперед руками (с растопыренными пальцами) поочередно супинацию и пронацию. При атаксии эти движения неловки, размашисты, замедленны, особенно, на стороне поражения. При исследовании асинергии Бабинского человек должен из положения лежа (ноги расставлены, руки скрещены на груди) перейти самостоятельно в положение сидя. При мозжечковой атаксии происходит сочетанное поднятие туловища и ноги на стороне поражения или обеих ног (при очаге в черве или обоих полушарий). Кроме того, при ис-

следовании функционального состояния мозжечка оценивается способность произносить трудные для артикуляции фразы или слова, например, ракетостроение (при мозжечковой атаксии – речь замедленная, растянутая, толчкообразная, что обозначается в целом как скандированная речь), а также способность писать (при мозжечковой атаксии имеет место мегалография, т.е. появление размашистого, зигзагообразного почерка).

Методы исследования функционального состояния двигательной системы базальных ядер. При исследовании функционального состояния двигательной системы базальных ядер оценивается поза, походка, мышечный тонус, сухожильные и постуральные («позные») рефлексy. Наличие признаков гипертонически-гипотонического синдрома (акинетико-ригидного синдрома, или болезни Паркинсона), в том числе «кукольной походки», феномена голени и стопы свидетельствует о поражении бледного шара и черной субстанции. Наличие признаков гипотонически-гиперкинетического синдрома, или синдрома малой хорей, или торсионной дистонии (например, таких как хорей, атетоз, торсионный спазм, миоклония, гемибаллизм и пр.) свидетельствует о поражении хвостатого ядра или скорлупы.

В частности, для выявления указанных симптомов исследуемому предлагается встать и в течение 20-30 с стоять неподвижно, а затем пройти по комнате с открытыми глазами. При болезни Паркинсона больной с трудом встает с постели, двигается медленно, при ходьбе у него отсутствуют или слабо выражены содружественные движения рук, а взгляд устремлен в одну точку. Ему трудно начать движение с места, и также трудно остановиться или изменить направление движения. В

целом, он напоминает движущийся манекен, или автомат («кукольная походка»). Наоборот, при гиперкинетическом синдроме больной не может стоять неподвижно, при ходьбе он делает лишние движения конечностями, головой, туловищем, слегка подпрыгивает, наклоняется то в одну сторону, то в другую, размахивает руками («танцующая походка»).

Кроме того, оценивается состояние тонуса мышц рук и ног, для чего производятся пассивные движения в суставах (локтевом, коленном). При болезни Паркинсона наблюдается пластическая гипертония, т.е. равномерное повышение тонуса во всех группах мышц («вязкий тонус»). При гиперкинетическом синдроме, наоборот, тонус мышц снижен. Для оценки тонуса мышц исследуется также феномен голени, феномен стопы и симптом языка. Феномен голени оценивается в позе «лежа на животе» - пригибают голень к бедру и опускают ее. У здоровых людей голень постепенно возвращается в исходное положение, а при болезни Паркинсона она «застывает» в приданном положении. Феномен стопы оценивается в позе «лежа на спине» при максимальном разгибании стопы. У здоровых стопа постепенно возвращается в исходное положение, а при болезни Паркинсона она «застывает» в приданном положении. Для исследования симптома языка человек должен высунуть язык и закрыть глаза. У здоровых людей это положение языка может длительно сохраняться. При гиперкинетическом синдроме больной не может длительно (более 15 с) держать язык высунутым изо рта.

Методы исследования функционального состояния двигательной системы коры больших полушарий (диагностика апраксии). С целью выявления апраксии, возникающей при по-

ражении 39 и 40 полей коры (по Бродману), т.е. нарушения сложных форм произвольного (в первую очередь целенаправленного) действия при сохранности составляющих его элементарных движений, а также их силы, точности и координированности, исследуется способность человека выполнять достаточно сложное движение.

Для выявления признаков идеаторной апраксии проверяется способность человека по устному или письменному заданию выполнять определенное движение, например, совершить манипуляцию с частями собственного тела (дотронуться левой рукой до кончика носа), манипулировать с реальными предметами (например, вдеть нитку в иголку, положить спички в коробку) или манипулировать с воображаемыми предметами (например, еда ложкой, питье воды из стакана). При идеаторной апраксии (или апраксии «замысла»), а также частично при моторной апраксии больные не способны достичь конечной цели по причине нарушения последовательности движений, а также в результате выполнения движений, ненужных для достижения поставленной цели. Если движение по заданию не удастся в полной мере, то подсказка, показ выполнения того или иного действия, как правило, помогает больному с идеаторной апраксией, но не дает эффекта при наличии моторной апраксии.

Для выявления моторной апраксии, или апраксии «выполнения», оценивается способность подражать движениям исследователя. Например, поднять руку вверх; одну руку поднять, вторую опустить; или воспроизвести такие движения, как погрозить пальцем, приставить руку к виску, или сделать из двух указательных пальцев такие знаки, как Г, Л, Т. При мо-

торной апраксии подражание невозможно или затруднено; при идеаторной и конструктивной апраксии оно удается. Для выявления конструктивной апраксии оценивают способность конструировать целое из частей, например, сложить из спичек или кубиков какую-либо фигуру (после того, как подобное делает исследователь) или начертить план комнаты, многоугольник, лицо человека. Эта способность сильно нарушена при конструктивной апраксии, в меньшей степени – при моторной апраксии. При идеаторной апраксии она сохраняется в полном объеме [2; 3; 9; 10; 11; 12; 14; 15].

Общее представление о функциональной системе

На сегодняшний день наиболее совершенная модель структуры поведения изложена в концепции функциональной системы П.К. Анохина. Изучая физиологическую структуру поведенческого акта, П.К. Анохин пришел к выводу о необходимости различать частные механизмы интеграции от самой интеграции, когда эти частные механизмы вступают между собой в сложное координированное взаимодействие. При рассмотрении акта плавания аксолотля (личинки хвостатого земноводного), было обнаружено, что плавательные волнообразные движения тела возникают за счет интеграции более частных механизмов управления движениями. При этом волна возбуждения, вызывающая последовательное сокращение мышечных сегментов, многократно пробегала от начала туловища к хвосту вдоль обеих сторон тела. Возбуждению мышечного сегмента на одной стороне тела соответствовало торможение одноименного сегмента на противоположной стороне. Такая сложная последовательность мышеч-

ных сокращений достигалась, с одной стороны, за счет ритмичности в подаче нервных импульсов, а с другой стороны, за счет их скоординированности, обеспечивающей шахматный порядок поступления залпов импульсов на мышцы противоположных сторон тела и, следовательно, реципрокный характер их сокращения. Последовательные перерезки среднего мозга в направлении к спинному показали, что за эти два механизма, необходимые для осуществления плавательных движений, ответственны разные структуры мозга. Координация движений обеих сторон тела (т. е. интеграция самого поведенческого акта) разрушалась в результате перерезки более высокого уровня спинного мозга, тогда как сама ритмичность движений (частный механизм интеграции) нарушалась при поражениях спинного мозга на более низком уровне.

Из вышесказанного следует, что частные механизмы объединяются, интегрируются в систему более высокого порядка, в целостную архитектуру приспособительного, поведенческого акта. Этот принцип интегрирования частных механизмов П.К. Анохин назвал принципом «функциональной системы».

Функциональная система – единица интегративной деятельности целого организма. Она осуществляет избирательное вовлечение и объединение структур и процессов на выполнение какого-либо четко очерченного акта поведения или функции организма. Другими словами, это – динамическая организация, в которой взаимодействие всех составляющих ее частей направлено на получение определенного и полезного для организма в целом приспособительного результата.

Функциональная система имеет разветвленный морфофизиологический аппарат, обеспечивающий за счет присущих ей

закономерностей как эффект гомеостаза, так и саморегуляции. Выделяют два типа функциональных систем. Функциональные системы *первого типа* обеспечивают постоянство определенных констант внутренней среды за счет системы саморегуляции, звенья которой не выходят за пределы самого организма. Например, функциональная система поддержания постоянства кровяного давления, температуры тела и т. п. Такая система с помощью разнообразных механизмов автоматически компенсирует возникающие сдвиги во внутренней среде. Функциональные системы *второго типа* используют внешнее звено саморегуляции. Они обеспечивают приспособительный эффект благодаря выходу за пределы организма через связь с внешним миром, через изменения поведения. Именно функциональные системы второго типа лежат в основе различных поведенческих актов, различных типов поведения [3; 4; 10-12].

Стадии поведенческого акта

Согласно П.К. Анохину, физиологическая архитектура поведенческого акта строится из последовательно сменяющих друг друга следующих стадий: афферентного синтеза, принятия решения, акцептора результатов действия, эфферентного синтеза (или программы действия), формирования самого действия и оценки достигнутого результата (рисунок 4).

Поведенческий акт любой степени сложности начинается со *стадии афферентного синтеза*. Возбуждение в центральной нервной системе, вызванное внешним стимулом, действует не изолированно, а вступает в тонкое взаимодействие с другими афферентными возбуждениями, имеющими другой функциональный смысл. Как известно, головной мозг производит об-

ширный синтез всех тех сигналов внешнего мира, которые поступают в него по многочисленным сенсорным каналам. В результате синтеза этих афферентных возбуждений создаются условия для осуществления определенного целенаправленного поведения. Тип и характер поведения зависит от того, какие процессы произойдут во время стадии афферентного синтеза. Содержание же афферентного синтеза определяется влиянием нескольких факторов: мотивационного возбуждения, памяти, обстановочной афферентации, пусковой афферентации.

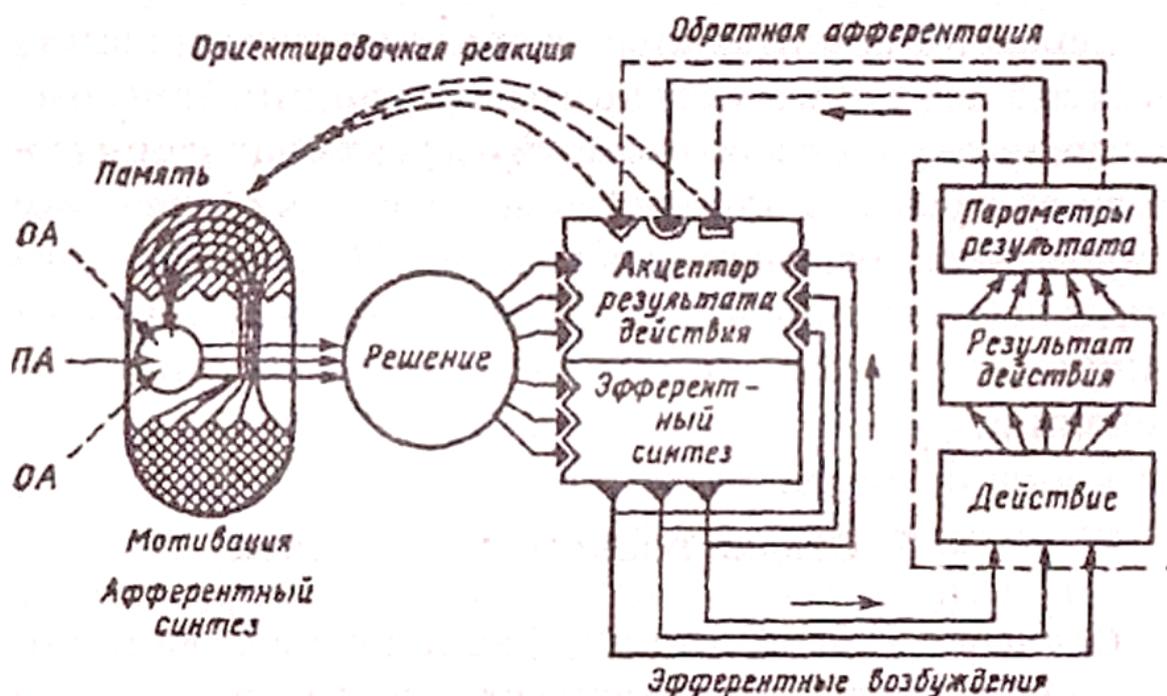


Рисунок 4 – Схема центральной структуры целенаправленного поведенческого акта (по П.К. Анохину, 1970).

ОА и ПА – обстановочная и пусковая афферентации

Мотивационное возбуждение появляется в ЦНС с возникновением у животного и человека какой-либо потребности. Специфика мотивационного возбуждения определяется особенностями, типом вызывающей его потребности. Оно всегда

направлено на удовлетворение доминирующей потребности (витальной, социальной или идеальной). Важность мотивационного возбуждения для афферентного синтеза иллюстрируется тем, что условный сигнал теряет способность вызывать ранее выработанное пищедобывательное поведение (например, передвижение собаки к определённой кормушке для получения пищи), если животное уже хорошо накормлено и, следовательно, у него отсутствует мотивационное пищевое возбуждение.

Любая информация, поступающая в ЦНС, соотносится с доминирующим в данный момент мотивационным возбуждением, которое является своеобразным фильтром, отбирающим нужное и отбрасывающим ненужное для данной мотивационной установки. Нейрофизиологической основой мотивационного возбуждения является избирательная активация различных нервных структур, создаваемая прежде всего лимбической и ретикулярной системами мозга. На уровне коры мотивационное возбуждение представлено своеобразной и всегда избирательной системой возбуждений.

Мотивационное возбуждение является очень важным, но не единственным компонентом афферентного синтеза. Внешние стимулы с их разным функциональным смыслом по отношению к данному, конкретному организму также вносят свой вклад в афферентный синтез. Выделяют два класса внешних воздействий с функциями *пусковой афферентации* и *обстановочной афферентации*.

Условные и безусловные раздражители, ключевые стимулы (например, вид ястреба-хищника для птиц, вызывающего поведение бегства) служат толчком к развертыванию определенного поведения или отдельного поведенческого акта. Этим стиму-

лам присуща пусковая функция. Пусковая афферентация – это картина возбуждений, создаваемая этими биологически значимыми стимулами в сенсорных системах. Однако способность пусковых стимулов инициировать поведение не является абсолютной. Она зависит от той обстановки, условий, в которых действуют, применяются эти стимулы.

Зависимость получения условнорефлекторного эффекта от обстановки опыта была отмечена И.П. Павловым. Обычно подготовка собаки к опытам с условными рефлексамми включала выполнение ряда последовательных операций: подготовку и распределение корма по кормушкам, наклейку баллона для регистрации слюноотделения, закрывание двери экспериментальной камеры. И только после этого экспериментатор предъявлял условный (пусковой) раздражитель. Было зафиксировано, что если неожиданно внести изменения в подготовку эксперимента, например, пропустить подсыпку сухарного порошка в кормушку, то условный сигнал теряет способность вызывать условнорефлекторное слюноотделение, хотя рефлекс ранее был уже выработан.

Таким образом, возбуждение от условного раздражения действует не изолированно, а вступает в синтез с обстановочной афферентацией – возбуждением, поступающим от привычной обстановки, в которой обычно вызывается данный условный рефлекс. Однако обстановочная афферентация влияя на появление и интенсивность условнорефлекторной реакции, сама не способна вызывать эти реакции [3; 4; 10-12].

Влияние обстановочной афферентации на условнорефлекторную реакцию наиболее актуализировалось при изучении И.П. Павловым явления *динамического стереотипа*. После

длительной тренировки по выработке у животных умения выполнять в определенном порядке серию различных условных рефлексов оказалось, что любой случайный условный раздражитель может воспроизвести все специфические эффекты, характерные для каждого раздражителя в системе двигательного стереотипа. При этом необходимо, чтобы случайный условный раздражитель следовал в заученной временной последовательности. Таким образом, решающее значение при выработке условнорефлекторных реакций в системе динамического стереотипа приобретает их место в ряду последовательных движений.

Следовательно, обстановочная афферентация включает не только возбуждение от стационарной обстановки, но и ту последовательность афферентных возбуждений, которая ассоциируется с этой обстановкой. Таким образом, обстановочная афферентация создает скрытое возбуждение, которое может быть выявлено по мере действия пускового раздражителя. Физиологический смысл пусковой афферентации состоит в том, что, выявляя скрытое возбуждение, создаваемое обстановочной афферентацией, она приурочивает его к определенным моментам во времени, наиболее целесообразным с точки зрения самого поведения.

Решающее влияние обстановочной афферентации на условно-рефлекторный эффект было продемонстрировано в опытах И.И. Лаптева – сотрудника лаборатории П.К. Анохина. В его экспериментах звонок, примененный утром, подкреплялся едой, а тот же звонок вечером сопровождался ударом электрического тока по лапе. В результате на один и тот же стимул экспериментатору удалось выработать два разных условных

рефлекса: условную слюноотделительную реакцию утром и условную оборонительную реакцию (отдергивание лапы) вечером. Т. е. животное осуществляло синтез пускового возбуждения от звонка с афферентацией от обстановки опыта и временем его проведения и научалось дифференцировать эти два комплекса возбуждений, различающихся только временным компонентом, отвечая на них разными условными рефлексами.

Афферентный синтез включает также использование аппарата памяти. Очевидно, что функциональная роль пусковых и обстановочных раздражений в известной мере уже обусловлена прошлым опытом животного, включая видовую, индивидуальную, приобретенную в результате обучения памяти. На стадии афферентного синтеза из памяти извлекаются и используются именно те фрагменты прошлого опыта, которые полезны, нужны для организации будущего поведения. Таким образом, на основе взаимодействия мотивационного, обстановочного возбуждения и механизмов памяти формируется так называемая интеграция или готовность к определенному поведению. Для её трансформации в целенаправленное поведение необходимо воздействие со стороны пусковых раздражителей. Пусковая афферентация является последним компонентом афферентного синтеза.

Процессы афферентного синтеза, охватывающие мотивационное возбуждение, пусковую и обстановочную афферентации, а также аппарат памяти, реализуются с помощью специального модуляционного механизма, обеспечивающего необходимый для этого тонус коры больших полушарий и других структур мозга. Этот механизм регулирует и распределяет активизирующие и инактивирующие влияния, исходящие из лим-

бической и ретикулярной систем мозга. Поведенческим проявлением повышенного уровня активации в центральной нервной системе, создаваемым этим механизмом, является появление ориентировочно-исследовательских реакций и поисковой активности животного.

Завершение стадии афферентного синтеза сопровождается переходом в *стадию принятия решения*, которая и определяет тип и направленность поведения. Стадия принятия решения реализуется через специальную и очень важную стадию поведенческого акта – формирование аппарата *акцептора результатов действия*. Это аппарат, программирующий результаты будущих событий. В нем актуализирована врожденная и индивидуальная памяти животного и человека в отношении свойств внешних объектов, способных удовлетворить возникшую потребность, а также способов действия, направленных на достижение или избегание целевого объекта. Иногда в этом аппарате запрограммирован весь путь поиска во внешней среде соответствующих раздражителей [3; 4; 10-12].

Предполагается, что акцептор результатов действия представлен сетью вставочных нейронов, охваченных кольцевым взаимодействием. Возбуждение нейронов данной сети длительное время продолжает в ней циркулировать. Благодаря этому механизму и достигается продолжительное удержание цели как основного регулятора поведения.

До осуществления целенаправленного поведения развивается еще одна стадия поведенческого акта – *стадия программы действия или эфферентного синтеза*. На этой стадии осуществляется интеграция соматических и вегетативных возбуждений в целостный поведенческий акт. Эта стадия характери-

зуется сформированностью действия как центрального процесса, но внешне оно еще не реализуется.

Следующая стадия – это непосредственное *выполнение программы поведения*. Эфферентное возбуждение достигает исполнительных механизмов, и действие осуществляется.

Благодаря аппарату акцептора результатов действия, в котором программируются цель и способы поведения, организм имеет возможность сравнивать их с поступающей афферентной информацией о результатах и параметрах совершаемого действия, т. е. с *обратной афферентацией*. Именно результаты сравнения определяют последующий алгоритм поведения: либо оно корректируется, либо в случае достижения конечного результата активные поведенческие реакции отсутствуют. Следовательно, если сигнализация о совершенном действии полностью соответствует имеющейся информации, содержащейся в акцепторе результата действия, то поисковое поведение завершается. Соответствующая потребность удовлетворяется, и животное успокаивается. Если результаты действия не совпадают с акцептором действия и возникает их рассогласование, появляется ориентировочно-исследовательская деятельность. В результате этого вновь перестраивается афферентный синтез, принимается новое решение, создается новый акцептор результатов действия и строится новая программа действий. Это происходит до тех пор, пока результаты поведения не станут соответствовать свойствам нового акцептора действия. В этом случае поведенческий акт завершается последней *санкционирующей стадией* – удовлетворением потребности.

Таким образом, в концепции функциональной системы наиболее важным ключевым этапом, определяющим стиль по-

ведения, является выделение цели поведения. Она представлена аппаратом акцептора результатов действия, который содержит два типа образов, регулирующих поведение, – *сами цели* и *способы их достижения*. Выделение цели связывается с операцией принятия решения как заключительного этапа афферентного синтеза. Чтобы ответить на вопрос, в чем суть механизма, который приводит к принятию решения, в результате которого и формируется цель, необходимо рассмотреть роль эмоций в развитии целенаправленного поведения.

Исследователи выделяют две группы эмоциональных явлений. Первая группа – это *ведущие эмоции*, их возникновение связано с появлением или усилением потребностей. Например, возникновение той или другой биологической потребности прежде всего отражается в появлении отрицательных эмоциональных переживаний, выражающих биологическую значимость тех изменений, которые развиваются во внутренней среде организма. Качество и специфика ведущего эмоционального переживания тесно связаны с типом и особенностями вызвавшей его потребности. Вторая группа эмоциональных переживаний – *ситуативные эмоции*, которые возникают в процессе действий, совершаемых в отношении цели, и являются следствием сравнения реальных результатов с ожидаемыми. В структуре поведенческого акта, по П.К. Анохину, эти переживания возникают в результате сопоставления обратной афферентации с акцептором результатов действия. В случаях рассогласования возникают эмоциональные переживания с отрицательным знаком. При совпадении параметров результатов действия с ожидаемыми эмоциональные переживания носят положительный характер [3; 4; 10-12].

Следует указать, что наиболее прямое отношение к формированию цели поведения имеют ведущие эмоции. Это касается как отрицательных, так и положительных эмоциональных переживаний. Ведущие эмоции с отрицательным знаком сигнализируют субъекту о биологической значимости тех отклонений, которые совершаются в его внутренней среде. Они и определяют зону поиска целевых объектов, так как эмоциональные переживания, вызванные потребностью, направлены на те предметы, которые способны ее удовлетворить. Например, в ситуации длительного голодания переживание голода проецируется на пищу. В результате этого изменяется отношение животного к пищевым объектам: оно эмоционально, с жадностью набрасывается на еду, а сытое животное может проявить полное равнодушие к пище.

Целенаправленное поведение – поиск целевого объекта, удовлетворяющего потребность, – побуждается не только отрицательными эмоциональными переживаниями. В частности, побудительной силой обладают представления о тех положительных эмоциях, которые в результате индивидуального прошлого опыта связаны в памяти животного и человека с получением будущего положительного подкрепления или награды, удовлетворяющего данную конкретную потребность. Положительные эмоции фиксируются в памяти и впоследствии возникают всякий раз как своеобразное представление о будущем результате при возникновении соответствующей потребности.

Таким образом, в структуре поведенческого акта формирование акцептора результатов действия опосредовано содержанием эмоциональных переживаний. Ведущие эмоции выделяют цель поведения, тем самым иницируя его, определяя его век-

тор. Ситуативные эмоции, возникающие в результате оценок отдельных этапов или поведения в целом, побуждают субъект действовать либо в прежнем направлении, либо менять поведение, его тактику, способы достижения цели [3; 4; 10-12].

Согласно теории функциональной системы, несмотря на рефлекторный принцип организации поведения, оно не может быть определено как последовательность или цепь рефлексов. Поведение отличается от совокупности рефлексов наличием особой структуры, включающей в качестве обязательного элемента программирование, которое выполняет функцию опережающего отражения действительности. Постоянное сравнение результатов поведения с этими программирующими механизмами, обновление содержания самого программирования обуславливают целенаправленность поведения. Таким образом, в рассмотренной структуре поведенческого акта отчетливо представлены главные характеристики поведения: его *целенаправленность* и *активная роль субъекта* в процессе построения поведения.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие механизмы регуляции являются ведущими при выполнении физической работы?
2. Что такое эмоции? Какие факторы вызывают эмоционально-психическое напряжение у спортсменов?
3. Какие изменения происходят в организме спортсмена в предстартовом состоянии?
4. Дайте определение разминки. Как она влияет на последующую соревновательную или тренировочную деятельность?

5. Что такое вработывание? Какими особенностями данный период характеризуется?
6. Что такое «мертвая точка»? Что является причиной ее возникновения?
7. Что такое «второе дыхание»? В каких случаях оно возникает?
8. Что такое «устойчивое состояние спортсмена»?
9. Дайте физиологическую характеристику процессов утомления и переутомления.
10. Перечислите критерии классификации физических упражнений, дайте им характеристику.
11. Дайте физиологическую характеристику спортивных поз и статических нагрузок.
12. Дайте физиологическую характеристику стандартных циклических и ациклических движений.
13. Физиологические механизмы и закономерности развития физических качеств.
14. Физиологические механизмы, закономерности формирования двигательных навыков.
15. Физиологические механизмы обучения двигательным действиям.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Агаджанян Н.А. Основы физиологии человека / Н.А. Агаджанян, И.Г. Власова, Н.В. Ермакова, В.И. Торшин. – Москва : Изд-во Рос. ун-та дружбы народов, 2003. – 408 с.
2. Бернштейн Н.А. Биомеханика и физиология движений / Н.А. Бернштейн. – Москва, 1997. – 608 с.
3. Ильин Е.П. Психомоторная организация человека / Е.П. Ильин. – Санкт-Петербург : Питер, 2003. – 384 с.
4. Капилевич Л. В. Физиология спорта : учебное пособие / Л. В. Капилевич. – Томск : Томский политехнический университет, 2011. – 142 с. – ISBN 978-5-98298-834-8.
5. Меерсон Ф.З. Адаптация, стресс и профилактика / Ф.З. Меерсон. – Москва : Наука, 1981. – 278 с.
6. Меерсон Ф.З. Основные закономерности индивидуальной адаптации // Физиология адаптационных процессов / Ф.З. Меерсон. – Москва : Наука, 1986. – 400 с.
7. Меерсон Ф.З. Адаптация к стрессорным ситуациям и физическим нагрузкам /Ф.З. Меерсон, М.Г. Пшенникова. – Москва : Медицина, 1988. – 256 с.
8. Павлов С. Е. Адаптация / С.Е. Павлов. – Москва : «Паруса», 2000. – 282 с. ISBN 5-87969-081-4.
9. Смирнов В.М. Физиология физического воспитания и спорта / В.М. Смирнов, В.И. Дубровский. – Москва : Изд-во ВЛАДОС-ПРЕСС, 2002. – 608 с.
10. Солодков А.С. Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная : учебник / Солодков А.С., Сологуб Е.Б.. – Москва : Издательство «Спорт», 2022. – 624 с. – ISBN 978-5-907225-83-1.

11. Тристан В. Г. Физиологические основы физической культуры и спорта. Часть 1 : учебное пособие / В.Г. Тристан, Ю.В. Корягина. – Омск : Сибирский государственный университет физической культуры и спорта, 2001. – 96 с. – ISBN 2227-8397
12. Тристан В. Г. Физиологические основы физической культуры и спорта. Часть 2 : учебное пособие / В.Г. Тристан, Ю.В. Корягина. – Омск : Сибирский государственный университет физической культуры и спорта, 2001. – 60 с. – ISBN 2227-8397.
13. Физиологические технологии повышения работоспособности в физической культуре и спорте : учебное пособие / составители И. Н. Калинина, С. Ю. Калинин. – Омск : Сибирский государственный университет физической культуры и спорта, 2014. – 110 с.
14. Физиологические основы физического воспитания и видов спорта : учебное пособие / А. Б. Еланцев, С. Т. Тулеуханов, А. А. Маутенбаев, Г. Б. Мадиева. – Алматы : Казахский национальный университет им. аль-Фараби, 2011. – 130 с. – ISBN 9965-29-705-3.
15. Циркин В.И. Физиологические основы психической деятельности и поведения человека / В.И. Циркин, С.И. Трухина. – Москва : Медицинская книга, Н. Новгород : изд-во НГМА, 2001. – 524 с.
16. Чинкин А. С. Физиология спорта : учебное пособие / А. С. Чинкин, А. С. Назаренко. – Москва : Издательство «Спорт», 2016. – 120 с. – ISBN 978-5-9907239-2-4

Уровни построения движений (по Н. А. Бернштейну, 1947)

Система	Обозначение	Название уровня	Основная функция	Афферентация	Роль	
					Как фонового	Как ведущего
1	2	3	4	5	6	7
Пирамидная (кортикальная)	E	Высший кортикальный	Управление высшими символическими координациями (речь, письмо и пр.)	Сложная смысловая	По-видимому, не имеют	Только ведущие уровни
	D	Теменно-премоторный (предметного действия)	1. Решение смысловой задачи движений 2. Составление связных цепочек движения 3. Движение с предметом	Телерецепторная	Очень незначительная, лишь как «сверхвысший автоматизм» для символических координации	Весьма обширная. Охватывает почти все смысловые движения

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Экстра- пирамидная (субкортикальная)	С	Пирамидно-стриальный (пространственного поля)	1. Перемещение тела в пространстве 2. Временная организация движений	Синтетическое пространственное поле (переработанная теле, про-, прио- и тангорецепторика)	Обширная. Участвует как фоновой в смысловых движениях, связанных с перемещением тела	Значительная. Все виды локомоции, баллистические движения, раздражательные движения и т. п.
Экстра- пирамидная (субкортикальная)	В	Таламопаллидарный (синергии)	1. Управление энергиями мышечных групп 2. Борьба с реактивными силами 3. Создание динамически устойчивого движения	Проприорецепторная и тангорецепторная	Весьма обширная	Слабая (выразительная мимика, пластика, вольные движения)
	А	Рубро-спинальный (тонуса и хронаксии)	1. Регулировка тонуса мышц 2. Управление хронаксией	Проприорецепторная	Основная	Незначительная (позы, произвольные движения)

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Пояснительная записка</i>	3
Глава 1. Общее представление об адаптации организма к физической нагрузке	6
1.1 Введение в физиологию спорта	6
1.2 Адаптация к физическим нагрузкам и резервные возможности организма	17
1.3 Адаптация клеток при их повреждении	64
1.4 Основы теории адаптации (по Ф.З. Меерсону).....	76
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	99
Глава 2. Физиология физических качеств, упражнений и движений человека.....	100
2.1 Физиологическая характеристика состояний организма при мышечной деятельности.....	100
2.2 Физиологическая классификация физических упражнений и видов спорта	131
2.3 Физиологические механизмы и закономерности развития физических качеств.....	157
2.4 Физиологические механизмы, закономерности формирования двигательных навыков и обучения двигательным действиям.....	189
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	362
<i>Список использованных источников</i>	364
<i>Приложение</i>	366

Учебное издание

Мамылина Наталья Владимировна

**ФИЗИОЛОГИЯ АДАПТАЦИИ,
ФИЗИЧЕСКИХ УПРАЖНЕНИЙ И ДВИЖЕНИЙ
ЧЕЛОВЕКА**

Учебное пособие

*Издательство ЗАО «Библиотека А. Миллера»,
454091, г. Челябинск, ул. Свободы, 159*

Подписано в печать 12.03.2024.

Объем 21,45 усл. печ. л. Формат 60×84 ¹/₁₆

Тираж 500 экз. Бумага офсетная

Заказ № 147.

Отпечатано с готового оригинал-макета
в ООО «Фотохудожник»
454091, г. Челябинск, ул. Свободы, 155/1.