

4. Боцюрко В.І., Орیشко Я.А., Бабенко І.Г. та ін. Ендокринні аспекти затримки росту і фізичного розвитку дітей і підлітків // Галицький лікарський вісник. – 2004. – Т.11. – №4. – С.5–8.
5. Гончарук Є.Г., Бардов В.Г., Сергета І.В. та ін. Комплексна оцінка стану здоров'я дітей і підлітків як гігієнічна проблема: методологічні та прикладні аспекти (огляд літератури)// Журнал АМН України. – 2003. – Т.9. – №3. – С. 523–541.
6. Мойсеєнко Р.О. Здоров'я дітей шкільного віку та першочергові заходи з метою його поліпшення //Охорона здоров'я України. – 2002. – №3–4. – С.7–11.
7. Мороз В.М., Сергета І.В. Проблеми корекції функціонального стану організму дітей, підлітків та молоді з хронічними соматичними захворюваннями: психофізіологічні та психогігієнічні аспекти (огляд літератури та власних досліджень) // Журнал АМН України. – 2003. – Т.9. – №1. – С.105–122.
8. Няньковський С.Л.Формування здоров'я дітей і профілактика його порушень на підставі комп'ютерного моніторингу. – Львів: Аверс. – 1997. – С.15–19.

УДК 611
ББК 28.8

Богдан Мицкан

ЗНАЧЕННЯ НЕЙРОТРОФІЧНОГО ВПЛИВУ ПРИ АДАПТАЦІЇ СКЕЛЕТНИХ М'ЯЗИВ І РУХОВИХ ФУНКЦІЙ ДО ГІПОДИНАМІЇ

Експериментальне дослідження присвячене вивченню впливу гіподинамії й гіпокінезії на структурно-функціональні властивості скелетних м'язів. Встановлено, що найбільшу чутливість до впливу гіподинамії мають антигравітаційні скелетні м'язи, в яких спостерігаються реакції двох типів: атрофія від зменшення впливу гравітації і бездіяльності й перебудова функціонально-метаболічного профілю відповідних фенотипів м'язових волокон. Обидва типи реакцій обумовлені послабленням нейротрофічного впливу нервової системи.

Ключові слова: скелетні м'язи, гіподинамія, адаптація.

The experimental research is devoted to study of influence of a hypodynamia and hypokinesia on structurally functional properties of skeletal muscles. Fixed, that the largest sensitivity to influence of a hypodynamia have the antigravitational skeletal muscles in which the reactions of two phylums are observed: an atrophy from decrease of influence of gravitation both divergence and rearrangement of a functional – metabolic structure of the conforming phenotypes of muscular fibers. Both phylums of reactions are caused by weakening of neurotrophic influence of nervous system.

Key words: skeletal muscles, hypodynamia, adaptation.

Постановка проблеми. Механізми адаптації скелетних м'язів ссавців до гіподинамії в 1980 році вперше були розглянуті в аспекті уявлень про нервовий контроль структурнофункціональної організації скелетної мускулатури [19]. Отримані за останні 20 років дані підтвердили як актуальність даної проблеми, так і перспективи використання цього підходу для аналізу механізмів впливу гіподинамії на скелетні м'язи. Пілотовані польоти великої тривалості (понад 300 діб) свідчать про те, що при раціональній організації трудової діяльності космонавтів і систематичному виконанні превентивних заходів (фізичних навантажень, спеціального одягу) людина може не тільки пристосуватися до умов тривалого космічного польоту, але й активно виконувати свої специфічні функції в цих умовах (4). Проте, незважаючи на постійне удосконалення системи фізичних вправ і навантажень на борту орбітальних станцій, при тривалих польотах в скелетній мускулатурі людини розвиваються зміни, які класифікуються як “функціональна атрофія” [5].

Для правильного розуміння механізмів зміни рухових функцій, як і інших ефектів гіподинамії у людини, їх дослідження бажано по можливості “ідеалізувати”

“звільняти” від втручання, продиктованих турботою про збереження здоров'я космонавтів, і тим самим наближати до ситуації лабораторних досліджень на тваринах. Починаючи з 1973 року, цей принцип був реалізований в систематичних дослідженнях з тваринами на біосупутниках серії “Космос” [6].

Даний аналітичний огляд являє собою узагальнення як власних, так і опублікованих іншими авторами результатів лабораторних досліджень впливу гіподинамії на скелетні м'язи. Аналіз результатів в поєднанні з даними літератури підпорядкований одній меті – визначити, яка роль нейротрофічного контролю в адаптаційних змінах скелетних м'язів, які виникають в умовах гіподинамії.

Еволюційні передумови гравітаційної залежності структурно-функціональної організації скелетної мускулатури. Розгляд даного питання є важливим, як це буде видно із подальшого викладу. Тільки “вихід в космос” дав реальні факти для його предметного і всестороннього аналізу. Проте результати деяких теоретичних викладів, а також еволюційно-фізіологічні дослідження дають певні уявлення про те, в якій мірі руховий апарат наземних ссавців відчув в процесі свого розвитку вплив гравітаційного поля Землі [19].

Можна вважати загальноновизнаним, що здатність до пересування в просторі і часі, швидкість, маневреність й економічність рухів є головними факторами прогресу в еволюції живих організмів.

Загальна форма тіла і ступінь асиметрії організму – це похідні від способу і характеру його пересування, що в свою чергу визначається силою і спрямованістю гравітаційного поля Землі. На нашу думку, розвиток симетричних структур, зокрема формування скелета у найпростіших, розпочинається тільки тоді, коли тіло тварин набуває значної маси. Ця думка перекликається з відомим постулатом В.І.Вернадського [3] про різну залежність мікро- і макрооб'єктів від сили земного тяжіння.

Теоретичний аналіз цього питання призводить до гіпотези про те, що еволюція біологічної рухливості – від її найпростіших не м'язових факторів (внутрішньоклітинне переміщення цитоплазми та її органел, амебоподібні рухи, джгутиковий механізм руху) до сучасних форм руху за допомогою скелетних м'язів – відбувається відповідно до принципу кінетичної досконалості. Коли на відповідному етапі еволюції подальше вдосконалення фізико-хімічних принципів побудови рухів виявилось неефективним з погляду на їх відповідність механічним критеріям (потреба в швидкості, маневруванні), це призвело до виникнення нової форми рухів – створення спеціалізованих м'язових клітин. Спеціалізація м'язових клітин на виконання рухової діяльності очевидно стала передумовою виникнення багатоклітинних організмів. Дійсно, як показують еволюційно-фізіологічні дослідження, головні структури нервово-м'язового апарату, основні механізми генерації скорочення і його реалізації у вигляді взаємодії актину і міозину вперше знайдені у кишково-порожнинних – перших в філогенетичному ряді багатоклітинних організмів [16].

Як розвивався опорно-руховий апарат після виходу тварин зі світового океану на сушу?

Для забезпечення підтримки тіла над поверхнею землі і його окремих біоланок відносно одна одної у наземних тварин використовується спеціальний тип нервово-м'язової активності, який називається м'язовим тонусом. Найбільш давній його варіант, так званий периферійний тонус, вперше появляється у земноводних у вигляді специфічної тонічної м'язової системи, здатної підтримувати тривалу статичну на-

пругу без суттєвої затрати енергії.

Тривале скорочення тонічних м'язових волокон базується на механізмі ацетилхолінової контрактури на відміну від фазних м'язових волокон, в основі тетанічних скорочень яких лежить принцип суперпозиції поодиноких фазних скорочень. Властивість "тонічності" первинно присутня і яскраво виражена в гладких міоцитах, які у представників різних філогенетичних типів (впритул до хребетних) використовувалася для всіх видів рухів. Проте, як відомо [9], напруження, яке розвивають гладкі м'язи, не залежить від їх вихідної довжини. З появою у земноводних жорсткого скелету і кінцівок, які чітко лімітують робочу довжину м'язів, виникла, очевидно, необхідність нового рівня організації скелетних м'язів, здатного диференціювати їх напруження залежно від вихідної довжини і розтягнення. В цьому полягає один з головних механізмів регуляції пози і рухів у ссавців. Очевидно, така "логіка" еволюції призвела до того, що функція тонічності у земноводних сформувалася в складі соматичної поперечно-посмугової м'язової тканини з фіксованою довжиною м'язів, яка уже була притаманна нижчим хребетним.

Функція тонічної м'язової системи є новонабутою властивістю, а не однією з примітивних форм організації нервово-м'язового апарату. Встановлено [16], поперше, що у безпосередніх попередників амфібій водо-хребетна система відсутня. Ймовірно, по-друге, що тонічні і фазні м'язові волокна, зокрема амфібій, походять з одного міобластичного матеріалу, і тільки в процесі диференціації під впливом нервової системи тонічні м'язові волокна набули притаманних їм характеристик. Показано, наприклад, що мембрана тонічних м'язових волокон холоднокривних після денервації здатна генерувати потенціал дії.

Таким чином, очевидним є те, що специфічні характеристики тонічної мускулатури є еволюційно набутими, тобто, як вияв термінової реакції організмів при переході їх з водного середовища на суходіл. Можна думати, що саме через швидкоплинність даної реакції (в еволюційному аспекті) тонічна функція скелетних м'язів реалізувалася в першу чергу на периферії ("периферійний тонус") як безпосередня реакція на нову біомеханічну ситуацію. Ця перевага периферійних механізмів у амфібій обумовлена, очевидно, низьким рівнем розвитку їх центральної нервової системи, яка, втрапивши старі інтегративні механізми, ще не набула необхідної досконалості в нових умовах. Відповідно до сучасних уявлень про роль двосторонньої нервово-м'язової взаємодії в диференціації нейромоторних одиниць можна припустити, що нові функціональні вимоги до м'язів в певній мірі сформували і характер їх іннервації на даній стадії еволюції.

В процесі подальшого розвитку хребетних на суші периферійний механізм м'язового тонусу (ацетилхолінова контрактура) в силу своєї консервативності, очевидно, починає все менше і менше відповідати новим руховим завданням. Вони тісно пов'язані з необхідністю не тільки підтримувати тіло над поверхнею опори, але й заради підвищення маневреності тіла перед початком руху. Саме тому функція тонусу переходить до фазних м'язових волокон з більш лабільним механізмом скорочення, а в організації антигравітаційної діяльності м'язів і тонічної компоненти рухів все більше місце починає посідати центральна нервова система – "центральний тонус".

У вищих ссавців центральній нервовій системі (ЦНС) належить уже вирішальна роль в організації пози і тонічного компоненту рухів. З цією метою використовуються повільні оксидативні й швидкі гліколітичні фазні м'язові волокна, які в певних співвідношеннях представлені в різних скелетних м'язах залежно від їх анатомо-

топографічних особливостей (рис.1). Не викликає сумніву, що в постнатальному онтогенезі кінцеве диференціювання скелетних м'язів під час реалізації їх ендогенної програми багато в чому визначається впливом гравітаційного поля Землі.

Таким чином, можна констатувати, що в ході еволюції наземних хребетних основна роль в забезпеченні гравітаційного протистояння організмів зазнає зміщення від вперше виниклих у земноводних периферійних механізмів до інтегративних центрів нервової системи у вищих хребетних. На цьому рівні біологічна еволюція досягла, мабуть, граничної досконалості в організації як спеціалізованих м'язових волокон, так і системи управління м'язовою активністю в рухах і під час регуляції пози, як окремого випадку рухів.

Не викликає сумнівів, що в процесі еволюції був встановлений переважно системний характер залежності структурно-функціональної організації скелетних м'язів від сили земного тяжіння і тому велика ймовірність їх високої чутливості до її відсутності.

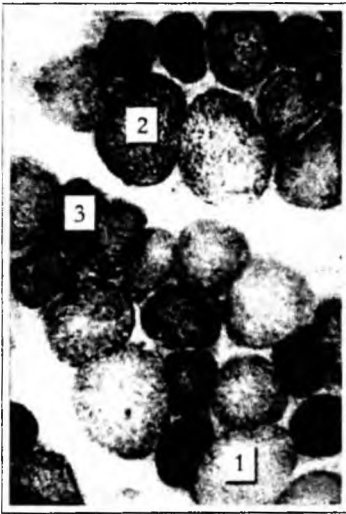


Рис.1. Композиція м'язових волокон в довгому розгиначі пальців: 1 – швидкі окисно–гліколітичні м'язові волокна; 2 – швидкі гліколітичні м'язові волокна; 3 – повільні оксидативні м'язові волокна. Виявлення активності сукцинатдегідрогенази за Нахласом. Об. 40, ок.15.

Структурно-функціональні й метаболічні властивості скелетних м'язів після тривалої гіподинамії. Після гіподинамії впродовж 21 доби, яку моделювали шляхом вивіщування задніх кінцівок у морських свинок, на ізольованих препаратах вивчали фізіологічні властивості м'язів задніх кінцівок – камбалоподібного (КП) і довгого розгинача пальців (ДРП). З цією метою реєстрували параметри ізометричного скорочення (силу, швидкість скорочення, стомлюваність) при поодинокій і ритмічній (гладкий тетанус) електричній стимуляції. Вивчали також механічні властивості препаратів при їх пасивному розтягуванні.

Встановлено, що морфофункціональні характеристики найбільше змінюються з боку камбалоподібного м'язу (зменшення маси м'язів і розмірів м'язових волокон), які свідчать про його атрофію і активацію процесів катаболізму скорочувальних білків (актину і міозину). В ДРП, композиція якого представлена як швидкими, так і повільними м'язовими волокнами, подібних змін не відбувалося.

Поряд з атрофією в антигравітаційних м'язах розвиваються пристосувальні зміни (прискорення процесу скорочення м'язових волокон в ізольованому м'язі). На це також вказує зменшення відношення амплітуди тетанічного скорочення і поодиноких відповідей, що зазвичай розглядається як свідчення зміни співвідношення повільних і швидких м'язових волокон в скелетному м'язі на користь останніх [22]. Ці дані

підтвердженні нами в результаті морфологічних і біохімічних досліджень. Зокрема, отримані дані про перебудову спектру ізоферментів міозину і складу субодиниць тропонін-тропоміозинового комплексу, які за своєю спрямованістю відповідають змінам швидкісних властивостей досліджуваних м'язів. Особливої уваги заслуговує помітне збільшення в камбалоподібному м'язі (КМ) міозинів з легким ланцюгом ЛЦ-3. В нормі КМ містить тільки сліди цього фрагменту молекули міозину. Як відомо, він входить в структуру молекули тільки двох ізоформ "швидкого" міозину, і з ним асоціюється висока АТФазна активність швидких м'язових волокон [26].

Одночасно у швидких м'язах (ДРП) виявлена перебудова популяцій міозинів зі збільшенням ізоформ "повільних" міозинів з одночасним зменшенням швидкості скорочення м'язових волокон.

Гістохімічно встановлено, що гіподинамія викликає різке зменшення активності окисних ферментів в повільних м'язових волокнах КМ до рівня їх активності в швидких гліколітичних міонах. В цьому ж скелетному м'язі спостерігалася перебудова спектру ізоферментів лактатдегідрогенази, що свідчить про гальмування процесів аеробного дихання і активації гліколітичного шляху метаболізму.

Аналіз отриманих результатів щодо впливу гіподинамії показує, що реакція скелетних м'язів на відсутність впливу гравітації має системний характер. При цьому вираженість і спрямованість змін в різних м'язах залежить від ступеня їх участі у функції підтримання пози, а також від анатомо-топографічних і біомеханічних особливостей м'язів.

Порівняння характеру змін скорочувальних властивостей антигравітаційних м'язів – повільних і швидких з одного боку і швидких м'язів-згиначів з другого дозволяє допустити, що їх пристосування до умов гіподинамії відбувається по-різному. Очевидно, в антигравітаційних м'язах можна виділити ознаки двох типів активної адаптації. Виявом одного з них є зворотна атрофія від бездіяльності з втратою сили, а також еластичності, яка може бути наслідком часткової заміни функціональних білків білками строми. Другий тип виявляється перебудовою популяції міозинів у волокнах скелетних м'язів, які забезпечують підтримання пози і, як результат, зростання швидкості їх скорочення.

В швидких м'язах-згиначах практично не виявлено ознак реакції першого типу. Пристосувальні процеси другого типу в них або слабо виявляються функціонально, або призводять до гіпертрофії і сповільнення скорочення.

Різниця в реакціях м'язів, що підтримують позу, і швидких м'язів-згиначів в умовах гіподинамії очевидно обумовлена їх різним функціональним призначенням, оскільки характер їх діяльності змінюється в цих умовах також неоднаково.

Біомеханічний аналіз механізмів впливу гіподинамії на фізіологічні властивості скелетних м'язів. На препаратах ізольованих м'язів вивчали ефекти тривалої гіпокінезії (30–120 діб), гіподинамії в ампутаційній моделі (до 3 місяців), а також впливу прискорень $+ 2 G$. Скорочувальні властивості препаратів скелетних м'язів вивчали після гіпокінезії, гіподинамії (модель "вивішування") і впливу прискорень однакової тривалості – 22 доби. Досліджували ті ж самі м'язи і параметри скорочення, що і в дослідах з моделювання гіподинамії, за винятком тривалої гіпокінезії, де вивчали також скорочувальні властивості підошвинного м'язу (ПМ).

Виявлено, що гіпокінезія тривалістю 22 і 30 діб не викликає достовірного зменшення маси скелетних м'язів. Навпаки, виявлено зростання відносної (до маси тіла)

маси камбалоподібного м'яза. Водночас не встановлено суттєвих змін амплітуди тетанусу і абсолютної сили препаратів ізольованих м'язів. На препаратах м'язових волокон після 22 діб гіпокінезії виявлена тенденція до збільшення середнього діаметра, а також тенденція до зростання ізометричного скорочення і працездатності м'язових волокон КМ.

Після більш тривалої гіпокінезії (90 діб) в КП м'язі і після 120 діб в довгому розгиначі пальців виявлено зменшення амплітуд поодиноких і тетанічних відповідей та стійкості до втоми. Проте в цей період не встановлено зміни абсолютної сили. "Патагномонічним" для цієї моделі виявилось вибіркоче сповільнення ізометричного скорочення КМ і ПМ після 90 і 120 діб експерименту: збільшення часу розвитку тетанусу (до половини максимуму) – на 51 і 25% відповідно і часу піврозслаблення – на 31 і 43% відповідно ($P < 0,01$).

Силове розвантаження м'язів плеча в результаті ампутації дистальної третини передпліччя (ампутаційна модель гіподинамії) супроводжувалося достовірним зменшенням маси медіальної головки триголового м'яза плеча, порівняно з контрлатеральною кінцівкою (на 26%). При цьому не виявлено різниці в значеннях силових характеристик. Проте виявлено зменшення (на 28%) амплітуди тетанусу і абсолютної сили плечового м'яза (на 15%) ($P < 0,01$).

Очевидно, що суттєвим фактором в описаних ситуаціях є не тільки силове розвантаження м'язів, але й виключення тонічного компоненту рухів. Саме тому, коли інактивації піддані і швидкі і повільні скелетні м'язи, в останніх більш виявлені зміни швидкісних характеристик. Результати досліджень показують, що при відсутності опори задніми кінцівками КМ більш чутливий, ніж ДРП.

Таким чином, отримані результати ілюструють те, що незалежно від біомеханічних особливостей розглянутих моделей інактивованих м'язів гіпокінезія призводить до деякої перебудови фізіологічних характеристик м'язів, які мають ознаки функціональної недостатності.

Нейротрофічний контроль і механізми функціональної пластичності скелетних м'язів в умовах гіподинамії. В цілому отримані результати свідчать про високу мінливість, або динамічність скорочувальних властивостей скелетних м'язів в умовах гіподинамії й гіпокінезії. Розглянемо, які реальні основи цієї мінливості і що можна сказати про її механізми.

У 80-х роках були опубліковані результати, які в протилежність думці про відносно жорстке ендегенне програмування різних фенотипів м'язових волокон дозволили сформулювати положення про динамічний характер диференціації скелетних м'язів і поліморфізм м'язових фенотипів. Воно базується на властивостях м'язових волокон різних фенотипів змінювати скорочувальні властивості відповідно до функціональних вимог [11]. Подальший розвиток цієї ідеї призвів до формування погляду, згідно з яким різні типи м'язових волокон не представляють в дійсності різні клітинні типи, але є тільки крайніми виявами експресії єдиного генотипу [13].

На нашу думку, в основі мінливості генотипу м'язового волокна лежить поліморфізм скорочувальних білків і лабільність типу енергетичного метаболізму м'язових волокон. В кінцевому результаті функціональний тип м'язового волокна і скелетного м'яза в цілому визначається експресією конкретного міозину, яка задається як власною програмою міогенних клітин, так і впливом екзогенних факторів. Вплив останніх опосередкований центральною нервовою системою і реалізується компле-

ксом факторів, об'єднаних поняттям "нейротрофічний контроль". Він є найбільш реальний в результаті переносу аксонним током до м'язу специфічних хімічних речовин (нейротрофінів), які синтезуються в перикаріоні мотонейронів спинного мозку [22].

Вище було показано, що скорочувальні властивості скелетних м'язів різного функціонального призначення трансформуються в експериментальних умовах, в тому числі в умовах гіподинамії й гіпокінезії, в строгій відповідності зі змінами зовнішніх механічних вимог до кожного з них. Чи пов'язана ця перебудова будь-яким чином з мотонейронами?

Електрофізіологічне тестування мотонейронів (амплітудно-часові характеристики моно- і полісинаптичних відповідей) в умовах гіпокінезії дозволило встановити, що саме в другій половині експерименту (120-добова гіпокінезія), коли достовірно проявляється різниця в ефектах гіпокінезії на різні скелетні м'язи, генералізоване до цього підвищення збудливості в мотонейронах (відповідних сегментів) спинного мозку набуває ознак диференціації; в екстензорному мотонейронному пулі воно змінюється зменшенням збудливості і зберігаються ознаки стійкої гіперполяризації в мотонейронах флексорних м'язів. В тій же ситуації і приблизно в ті ж терміни гіпокінезії цитохімічно встановлені ознаки дедиференціації нервових клітин спинного мозку у вигляді зменшення вмісту в них РНК і білків та суттєвого зниження їх концентрації. Аналогічні ознаки змін виявлені в нервових клітинах спинного мозку і мозочка у експериментальних тварин на біосупутниках "Космос" [7]. Зокрема, на підставі динаміки змін абсолютного вмісту і концентрації білків та РНК зроблений висновок про зниження функції клітин Пуркіне мозочка і пригнічення метаболізму в нервових клітинах моторної зони кори великих півкуль.

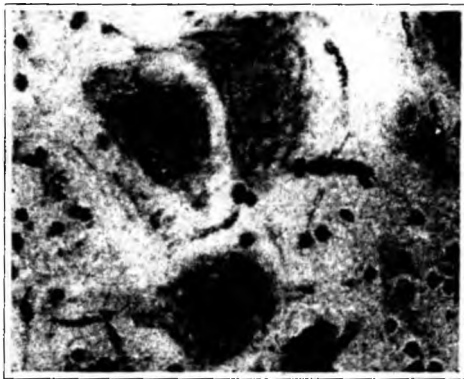


Рис.2. Збільшення концентрації РНК в альфа- мотонейронах спинного мозку після 30-ти днів реадаптації. Фарбування по Нислю. Об. 60, ок.20.

Дані, отримані нами й іншими авторами під час моделювання гіпокінезії й гіподинамії [13; 15; 20; 24; 25; 26] вказують на те, що в мотонейронах поперекового відділу спинного мозку теж відбуваються певні зміни в метаболізмі водорозчинних білків, які свідчать про пригнічення їх функціональної активності. І навпаки, в період реадаптації (на 30 день) були виявлені ознаки активації білкового метаболізму мотонейронів спинного мозку (рис.2). Крім цього, встановлено достовірно зниження вмісту білків в чутливих нейронах спинномозкових вузлів.

Безпосередньою причиною подібних зрушень може бути перебудова характеру і кількості аферентної імпульсації, що, зокрема, підтверджується змінами параметрів нейрограми задніх корінців спинного мозку в умовах гіпокінезії. Прямим наслідком описаних змін функціонального стану і метаболізму нейронів може стати модифі-

кація нейротрофічних впливів на скелетний м'яз. Важливу роль в цьому може відігравати трансформація способу передачі інформації в системі мотонейрон-м'язові волокна, про що опосередковано свідчать структурні зміни нервово-м'язових закінчень й аксом'язових синапсів після тривалої гіподинамії (рис.3).



Рис.3. Структурна дезінтеграція аксом'язового синапсу в кабалоподібному м'язі після 120 дів гіпокінезії: 1 – зменшення кількості синаптичних везикул; 2 – дезінтеграція складок постсинаптичної мембрани. Зб. х 25000.

Таким чином, ефект нейротрофічного контролю може реалізуватися в скелетних м'язах перепрограмуванням синтезу скорочувальних і саркоплазматичних білків. Постійна їх деградація і поновлення, очевидно, створюють в м'язових волокнах нестійку рівновагу білкового синтезу, динамічний характер якого дозволяє створювати специфічний набір міозинів в кожному скелетному м'язі відповідно до вимог зовнішнього середовища, щоб реалізувати скорочувальну функцію найбільш адекватно. У зв'язку з цим певну цікавість мають дані про те, що співвідношення повільних і швидких м'язових волокон в складі кабалоподібного м'яза контрольних тварин зазнає спонтанних коливань впродовж двохмісячних спостережень при відсутності різких змін зовнішніх умов [24].

Зрозуміло, що швидкість дії системи нейротрофічного контролю, як і будь-яких інших факторів, які адресовані генетичному апарату протеосинтезу, лімітована швидкістю поновлення міогенних білків. Швидкість поновлення саркоплазматичних білків також є різною в одному і тому ж м'язовому волокні. Звідси може виникнути гетерохронність коливань метаболізму білків і ферментних комплексів в м'язах, зокрема в різних моделях інактивації рухового апарату. Така ситуація може бути охарактеризована як деяка сукупність підсистем регулювання з різною швидкістю дії, притому, що всі вони є виключно повільними.

У швидкодіючій системі управління рухами і позами (оперативний контур управління), яка принципово відрізняється від першої високою швидкістю проведення команд, також можна виділити підсистеми термінової (оперативної) й повільної (консервативної) адаптації до гіподинамії. До першої необхідно віднести здатність майже миттєво перерозподіляти в умовах гіподинамії активність м'язів, які забезпечують підтримання пози. Друга виявляється до кінця сьомого дня експерименту перебудовою позного регуляторного патерну у вигляді втрати випереджувальної активності в деяких м'язах. Можна припустити, що в основі другого типу адаптації центральної програми регуляції пози також лежать процеси нейротрофічного характеру, які реалізуються як на нервово-м'язовому, та і на міжнейронному рівнях.

Не виключено, таким чином, що взаємодія оперативного і гомеостатичного контурів регулювання, наприклад в процесі адаптації до нових умов рухової активності, здійснюється в деякому континуумі регуляційних підсистем (нервово-рефлекторних, нейрогуморальних, нейротрофічних), які відрізняються одна від одної часом реалізації ефектів в широкому діапазоні (від мілісекунд до днів і тижнів) і, можливо, перекривається по цьому параметру.

ВИСНОВКИ

1. Висока чутливість скелетних м'язів наземних ссавців до зміни величини гравітаційного поля Землі обумовлена еволюційно. Їх реакція на гіподинамію має системний характер, але її вияв в різних м'язах залежить від ступеня їх участі в антигравітаційній діяльності, їх функціонального і метаболічного профілю і характеру змін біомеханічних вимог до кожного конкретного скелетного м'яза.
2. Найбільшу чутливість до гіподинамії мають, як і треба було очікувати, антигравітаційні м'язи, які в тій чи іншій мірі беруть участь в підтримці тіла над поверхнею опори. Судячи по результатах дослідження, в космічних польотах та в умовах гіпокінезії у них виникають адаптаційні реакції двох типів: атрофія від бездіяльності і перебудова функціонально-метаболічного профілю відповідних фенотипів м'язових волокон. Про те, що обидва типи пристосувальних реакцій є активними процесами і здійснюються за посередництвом нервової системи, свідчать зміни з боку аксом'язових синапсів.
3. В скелетних м'язах, які забезпечують підтримання пози, ці адаптивні зміни обумовлені впливом гіподинамії і викликані безпосередньо зменшенням силового навантаження на м'язи і дефіцитом тонічного компоненту рухів. Функціональні вияви змін в швидких м'язах, очевидно, – наслідок поведінкової адаптації тварин до сукупності факторів (гіпокінезії й гіподинамії). Адаптаційні зміни під час 120-добової гіпокінезії є зворотними.
4. Є всі підстави стверджувати, що адаптаційні зміни скелетної мускулатури під час експериментальної гіподинамії і в стані невагомості під час космічних польотів (при відсутності превентивних заходів) можуть стати під час періоду реадaptaції однією з причин рухових розладів внаслідок десинхронізації відновлюючих процесів в системі оперативного управління рухами і нервового контролю структурно-функціональної організації скелетних м'язів.

1. Бузулина В.П., Мачинский Г.В., Носова Е.А., Степанцов В.И. Влияние 30-суточной гипокинезии на некоторые физиологические и биохимические показатели при максимальной физической нагрузке // Косм. биол. и авиакосмич. мед. – 1988. – №6. – С.40–43.
2. Бурковская Т.Е., Ворожцова С.В., Гундорина В.М. и др. Элементный состав костной ткани мышц в норме и при гипокинезии // Косм. биол. и авиакосмич. мед. – С.51–55.
3. Вернадский В.И. Биохимические очерки. – М; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 249 с.
4. Волков Е.М., Полетаев Г.И. Нейротрофический контроль функциональных свойств поверхностей мембраны мышечного волокна // Механизмы нейрональной регуляции мышечной функции.–Л.: Наука, 1988. – С.5–25.
5. Воробьев Е.И., Газенко О.Г., Генин А.М., Егоров А.Д. Результаты медицинских исследований длительных пилотируемых полетов по программе "Салют – 6" // Космич. биол. и авиакосмич. мед. – 1984. – Т.18. – №1. – С.14–29.
6. Газенко О.Г., Григорьев А.И., Ильин Е.А. Медико-биологическое обеспечение пилотируемой экспедиции на Марс // Земля и Вселенная. – 1988. – №5. – С.15–20.
7. Газенко О.Г., Генин А.М., Ильин Е.А. Адаптация к невесомости и ее физиологические механизмы // Известия АН СССР. Серия Биология. – 1980. – № 1. – С.5–18.

8. Гехт Б.М., Касаткина Л.Ф., Санадзе А.Г. Трофический потенциал мотонейрона и проблема компенсаторной иннервации в патологии // *Механизмы нейрональной регуляции мышечной функции.* – Л.: Наука, – 1988. – С. 53–77.
9. Жуков Е.К., Итина Н.А., Магазаник Л.Г. Развитие сократительной функции мышц двигательного аппарата. – Л.: Наука, 1974. – 339 с.
10. Капланский А.С., Сахарова З.Ф., Ильина-Какуева Е.И., Дурнова Г.Н. Морфологическое исследование ранних изменений в костях крыс при моделировании невесомости. – *Косм. биол. и авиакосмич. мед.* – 1987. – №6. – С.36–39.
11. Катинас Г.С., Оганов В.С., Потапов А.Н. Гиподинамическое и гипокинетическое состояние скелетных мышц // *Физиол. журн. СССР.* – 1974. – Т.60. – №11. – С. 1606–1608.
12. Мицкан Б.М. Влияние двигательной активности на восстановление скелетных мышц после гипокинезии // *Биология опорно-двигательного аппарата.* – Харьков, – 1992. – С.207–208.
13. Мицкан Б.М. Вплив гіпокінезії і рухової активності на ріст і диференціацію скелетних м'язів: Дис. ... докт. біол. наук: 03.00.11. – К., 1997. – 395 с.
14. Мицкан Б.М. Особливості будови нервово-м'язових закінчень в ранньому постнатальному періоді при гіпокінезії // *Вісник Львівського університету. Серія: Біологія.* – 2002. – С.44–48.
15. Мицкан Б.М., Попель С.Л. Нервово-м'язовий апарат і гіпокінезія // *Концепція розвитку галузі фізичного виховання і спорту в Україні.* – Рівне, 2001. – С.148–152.
16. Наследов Г.А. Тоническая мышечная система позвоночных. – Л.: Наука, 1981. – 187 с.
17. Наследов Г.А. Нейротрофический контроль функционирования электромеханической связи в скелетных мышечных волокнах // *Механизмы нейрональной регуляции мышечной функции.* – Л.: Наука, 1988. – С.42–52.
18. Никитюк Б.А., Коган Б.И. Адаптация скелета спортсменов. – К.: Здоровье, 1989. – 127 с.
19. Оганов В.С., Скурагова С.А., Мурашко Л.М. Изменение состава и свойства сократительных белков после космического полета // *Биофизика.* – 1982. – Т.27. – №1. – С.26–30.
20. Поздняков О.М., Полгар А.А. Механизмы обеспечения надежного функционирования синаптического аппарата мышц // *Механизмы нейрональной регуляции мышечной функции.* – Л.: Наука, 1988. – С.27–40.
21. Попель С.Л., Мицкан Б.М. Структурна перебудова аксом'язових синапсів під впливом гіпокінезії // *Вісник Прикарпатського університету. Серія: Фізична культура.* – 2004. – Вип.І. – С.75–84.
22. Португалов В.В. О механизмах развития морфологических изменений у млекопитающих, находящихся на биологических спутниках // *Известия АН СССР. Серия: Биология.* – 1978. – №4. – С.501–506.
23. Ступаков Г.П., Волошин А.И. Костная система и невесомость // *Пробл. космич. биол.* – М.: 1989. – №63. – С.11–84.
24. Швец В.Н., Панков Ф.С., Гольдовская М.Д. Динамика иммобилизационного остеопороза у крыс. – *Косм. биол. и авиакосмич. мед.* – 1988. – Т.22 – №5. – С.51–55.
25. Bikle D., Hallran B. et al. The effects of simulated weightlessness on bone maturation. – *Endocrinology.* – 1987. – Vol.120. – N.2. – P.678–684.
26. Booth F.W., Kelso J.R. Cytochrome oxidase of skeletal muscle: adaptive response to chronic disuse // *Can. J. Physiol. And Pharmacol.* – 1973. – Vol. 52. – P. 679–681.
27. Davis C.J., Montgomery A. The effect of prolonged inactivity upon the contraction characteristics of fast and slow mammalian twitch muscle // *J. Physiol.* – 1985. – Vol.270. – P.581–594.
28. Fielder Paul J., Morey Emily R. et al. Osteoblast histogenesis in periodontal ligament and tibial metaphysis during simulated weightlessness // *Aviat. Space and Environ. Med.* – 1986. – Vol.57. – N.12. – P. 1125–1130.

29. Martin W.D. Time course of changes in soleus fibers of rats subjected to chronic centrifugation // Aviat. Space and Environ. Med. – 1978. – Vol.49. – №6. – P.792–797.
30. Stupakov G.P. Skeletal system in weightlessness // Skeletal system in weightlessness // Constituent. Cong. Int. Sa for Pathophysiol, Moscow, May 28–June 1, 1991. – Kuapio, 1991. – P.356.
31. Trayer H.R., Winstanley M.A., Trayer I.P. The separation of heavy meromyosin isoenzymes by differential actin binding // FEBS Lett. – 1977. – Vol.83. – №1 – P.141–145.
32. Zarbas Yan G., Vezentsov Gridari E., Abratow N. // Luneralization of human bone ttissul under hypokinezia physical exercise with calcium supplements. Acta as fronaut. – 1989. – N.4. – P.347–351.

УДК 371.71

ББК 28.9

Богдан Лісовський

ФУНКЦІОНАЛЬНІ РЕЗЕРВИ КАРДІОРЕСПІРАТОРНОЇ СИСТЕМИ ЯК ПОКАЗНИК ЗДОРОВ'Я ЛЮДИНИ

Функціональні можливості кардіореспіраторної системи, зокрема показник МСК, в однаковій мірі відбивають як рівень фізичної працездатності, так і соматичного здоров'я організму людини. При цьому рівень фізичної працездатності є кількісним показником здоров'я. Саме по здатності організму мобілізувати свої енергетичні ресурси можна судити про рівень здоров'я індивідуума й ступінь резистентності організму до широкого спектру патогенних впливів довкілля. При раціональній організації рухового режиму людини, підборі адекватних корекційних програм можливе підвищення кардіореспіраторної витривалості, а відповідно – і стану соматичного здоров'я. Корекція аеробної витривалості організму може реалізуватися через вдосконалення механізмів специфічної адаптації до фізичних навантажень тих систем, які лімітують аеробні процеси енергозабезпечення.

Ключові слова: здоров'я людини, кардіореспіраторна система, функціональні резерви.

Functional possibilities of the cardiorespiratory system, in particular maximal oxygen absorption index, in an identical measure represent both level of physical efficiency, and somatic health of man's organism. Thus the level of physical efficiency is the quantitative index of health. It is possible to state about the health level of individual and degree of organism resistance to the wide spectrum of the pathogenic environment influencing on power of organism to mobilize the power resources. The rise of cardiorespiratory tolerance and accordingly the state of somatic health is possible during rational organization of the motive man's regime, selection of the adequate correction programs. Correction of aerobic tolerance of organism can be realized through perfection of specific adaptation machineries to the physical loading of those systems, which limit the aerobic processes of energy-supply.

Key words: man health, functional backup, cardiorespiratory system.

Постановка проблеми. За своєю практичною вагомістю проблема здоров'я людини є однією із найскладніших у сучасній цивілізації [12]. Як відомо, здоров'я людини залежить як від генетичних факторів, так і від стану навколишнього середовища, медичного забезпечення, умов і способу життя [20].

Про рівень здоров'я індивідуума, ступінь опірності організму до широкого спектру несприятливих впливів навколишнього середовища можна судити за його здатністю мобілізувати свої енергетичні ресурси, які визначаються функціональними можливостями кардіореспіраторної системи [3, 21]. Оскільки за останні десятиліття стан здоров'я населення України істотно погіршився [9], то дослідження функціональних резервів кардіореспіраторної системи і розробка дієвих шляхів їх підвищення є актуальною проблемою сьогодення.

Уява про резервні можливості організму пов'язана з фізіологічним вченням К.Бернара, П.Бера, У.Кеннона про збереження гомеостазу при дії на організм несприятливих факторів за рахунок посилення функцій життєво важливих органів і