

На правах рукописи

ШИЛОВ АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ

**ИЗМЕНЕНИЕ РЕФЛЕКТОРНОЙ ВОЗБУДИМОСТИ
МОТОНЕЙРОННОГО ПУЛА ЧЕЛОВЕКА ПОСЛЕ
ИНТЕРВАЛЬНЫХ ГИПОКСИЧЕСКИХ ВОЗДЕЙСТВИЙ**

03.03.01 – физиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Архангельск – 2011

Работа выполнена в лаборатории функционального биоуправления и оздоровительных технологий ГОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет» и Институте физической культуры и спорта ГОУ ВПО «Ухтинский государственный технический университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Бочаров Михаил Иванович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Данилова Раиса Игнатьевна

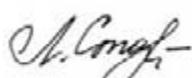
доктор биологических наук, профессор
Балыкин Михаил Васильевич

Ведущая организация: Учреждение Российской академии медицинских наук
Научно-исследовательский институт физиологии
Сибирского отделения РАМН (г. Новосибирск)

Защита диссертации состоится «27» мая 2011 года в 13 часов 30 мин. на заседании Совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д 212.191.01 при ГОУ ВПО «Поморский государственный университет имени М. В. Ломоносова» по адресу: 163045, г. Архангельск, пр. Бадигина, 3.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Поморского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

Автореферат разослан «25» апреля 2011 года.

Ученый секретарь Совета по защите докторских и кандидатских диссертаций,
кандидат биологических наук, доцент  Л. Ф. Старцева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Несмотря на большой опыт научного познания в области высокогорной и экспериментальной гипоксии, многие стороны проблемы адаптивных перестроек функций организма человека под влиянием гипоксических воздействий до сих пор не утрачивают своей научной значимости в экологической и прикладной физиологии и медицине. В этой связи представляет особый интерес изучение физиологических эффектов интервальных гипоксических воздействий (тренировок), способствующих расширению функциональных возможностей организма и коррекции состояния его физиологических систем.

Многочисленными исследованиями (Колчинская А. З. с соавт., 1993, 2003; Немировская Т. Л. с соавт., 1994; Волков Н. И. с соавт., 1998; Кривошеков С. Г. с соавт., 2004, 2005; Антипов И. В., 2006; Burtcher M. et al., 2004 и мн. др.) установлено, что интервальные гипоксические воздействия приводят к расширению функциональных резервов кардиореспираторной системы, активизации дыхательного компонента компенсаторных реакций на клеточном и тканевом уровнях. В литературе широко представлены сведения о результирующих эффектах гипоксических воздействий – повышение экономичности функций и физической работоспособности (Волков Н. И., Колчинская А. З., 1993), уменьшение латентных периодов простых и сложных сенсомоторных реакций (Горанчук В. В. с соавт., 2003), прирост стрессоустойчивости гипоталамо-гипофизарно-адренокортикальной системы (Рыбникова Е. А., 2007), облегчение течения или нормализация некоторых патологических состояний (Агаджанян Н. А. с соавт., 1997; Горанчук В. В. с соавт., 2003; Колчинская А. З. с соавт., 2003 и др.).

Вместе с этим, крайне мало работ посвящено изучению влияния гипоксических воздействий на двигательную систему человека. Имеются указания (Willer J. C. et al., 1987) на то, что прекондиционирование гипоксией приводит к уменьшению порогов Н- и М-ответов *m. soleus*, их амплитуд и нормированного показателя – $H_{max}/M_{max}\%$. При острой гипоксии обнаружена четкая зависимость изменений активности мотонейронного пула и прямого моторного ответа *m. gastrocnemius* от исходных порогов рекрутирования Н-рефлекса (Позняков И. А., Бочаров М. И., 2009). В условиях гипоксической гипоксии (6 суток – 2850 м и 7 суток – 5050 м над ур. моря) не выявлены изменения латентности, порогов вызова Н- и М-ответов, амплитуды моторных ответов *m. vastus lateralis* и *m. soleus*, но обнаружено повышение возбудимости мотонейронных пулов этих мышц (Kayser V. et al., 1993). Близкие результаты получены в других исследованиях (Delliaux S., Jammes Y., 2006), где увеличение амплитуды Н-рефлекса связывается с прямым действием недостатка кислорода на супраспинальные структуры ЦНС. Косвенным аргументом такого предположения являются данные С. И. Сороко и Г. С. Джунусовой (2003), свидетельствующие о начальной активации (судя по ЭЭГ), переходящей в постепенное понижение возбудимости структур головного мозга, особенно быстро на уровне ретикулярной формации при острой гипоксии у жи-

вотных. Как известно (Шеррингтон Ч. С., 1969; Сафронов В. А., 2009), ретикулярная формация оказывает специфические тормозные и диффузные облегчающие влияния на спинальную рефлекторную деятельность, в том числе на моносинаптические двигательные рефлексы. Следовательно, априори можно предполагать, что одним из механизмов, определяющих состояние рефлекторной возбудимости мотонейронного пула при гипоксии, является изменение активности центральных регуляторных структур. При этом возможно прямое действие гипоксии на в-адренергическую регуляцию мышечной деятельности, приводящее, по данным Ю. И. Баженова (1986), к понижению теплотворной функции и повышению КПД мышечного сокращения у крыс. Однако в исследованиях на человеке при длительной адаптации к гипобарической гипоксии был показан обратный эффект, т. е. увеличение теплотворной функции мышечной деятельности (Бочаров М. И., 1994).

Анализ имеющейся литературы указывает на значительные расхождения сведений об изменениях регуляции функции двигательной системы под влиянием гипоксии и практическое отсутствие данных о характере изменчивости рефлекторных ответов ее функциональной единицы – мотонейронного пула в отставленный период после интервальных гипоксических воздействий. Также неизученным остается вопрос об экзогенном влиянии гипоксии на возбудимость мотонейронных пулов разных по функциональным характеристикам мышц (Уфлянд Ю. М., 1965; Персон Р. С., 1965, 1969; Гидиков А. А., 1975; Коц Я. М., 1975; Granit R., Rompeiano O., 1979): фазической (*m. gastrocnemius*) – «быстрой», «высокопороговой», «гликолитической», менее устойчивой к ишемии (имитирующей гипоксию); и тонической (*m. soleus*) – «медленной», «низкопороговой», «окислительной», более устойчивой к ишемизации. Продолжение исследований по данной проблематике имеет важное научное значение для выявления модулирующего влияния гипоксических воздействий на разные звенья моносинаптических рефлекторных дуг и возбудимость двигательных единиц функционально отличающихся скелетных мышц человека, а также практическую ценность – как основу для последующей разработки рекомендаций по коррекции механизмов мышечного сокращения у индивидов с разной возбудимостью мотонейронного пула.

Целью настоящей работы послужило изучение отставленного влияния интервальных нормобарических гипоксических воздействий на функциональное состояние отдельных звеньев моносинаптической рефлекторной дуги и прямой ответ фазической (*m. gastrocnemius*) и тонической (*m. soleus*) мышц голени человека.

Задачи исследования.

1. Изучить влияние интервальных гипоксических воздействий на изменения порогов возбудимости афферентов Ia и амплитуды моносинаптического Н-ответа *m. gastrocnemius* и *m. soleus* на отдельных этапах (1, 7 и 16-е сутки) периода реадaptации.

2. Определить характер изменений порогов активации двигательных единиц *m. gastrocnemius* и *m. soleus*, их реактивность на усиление электро-

стимуляции в период 1-16 сутки после интервальных гипоксических воздействий.

3. Выявить особенности рекрутирования Н-рефлекса и прямого М-ответа *m. gastrocnemius* и *m. soleus* у лиц с исходно разной силой их вызова до и после интервальных гипоксических воздействий.

Научная новизна исследования. Впервые проведены исследования по изучению функционирования мотонейронного пула фазической (*m. gastrocnemius*) и тонической (*m. soleus*) мышц человека под влиянием курса интервальных нормобарических гипоксических воздействий. Установлено, что в отставленный период (до 16 суток) после интервальных гипоксических воздействий (12.3% O₂, 0.03% CO₂) на фоне повышения резистентности к гипоксии отмечается направленность к уменьшению пресинаптического торможения афферентов группы Ia рефлекторной дуги *m. gastrocnemius* и в меньшей степени для *m. soleus*, что подтверждается, с разной вероятностью уменьшением порогов, увеличением амплитуды рекрутирования минимального и максимального Н-ответов и изменениями их дисперсий. На протяжении 1-16 суток после курса интервальных гипоксических воздействий поддерживается повышенная функциональная мобильность двигательных единиц *m. gastrocnemius* в ответ на нарастающую электростимуляцию относительно контроля. Установленные стабильно меньшие значения нормированного показателя ($H_{max}/M_{max}\%$) для *m. gastrocnemius* и *m. soleus* после интервальных гипоксических воздействий свидетельствуют об усилении супраспинального влияния на рефлекторную возбудимость мотонейронов, иннервирующих данные мышцы.

Впервые показано, что пороги рекрутирования моносинаптического Н-рефлекса и прямого М-ответа *m. gastrocnemius* и *m. soleus* после интервальных гипоксических воздействий изменяются у индивидов в обратном направлении относительно начальных (контрольных) их значений.

Теоретическая и научно-практическая значимость работы. Полученные новые факты о модификации функционирования мотонейронных пулов разных по свойствам скелетных мышц человека в результате интервальных гипоксических воздействий расширяют современные представления о функциональной подвижности спинального моносинаптического рефлекса и прямого моторного ответа в системе управления движением под влиянием экзогенных факторов среды. Данные о направленности изменений порогов активации, амплитуды Н-рефлекса, прямого М-ответа *m. gastrocnemius* и *m. soleus* и их индивидуально-типологические особенности после гипоксических воздействий являются теоретической базой для разработки рекомендаций по направленной коррекции рефлекторных механизмов управления мышечным сокращением у человека при специальной деятельности, оздоровительных и спортивных тренировках.

Основные результаты диссертации используются при чтении лекций и проведении лабораторных практикумов по физиологии и спортивной медицине на специализированных кафедрах ГОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет» (акт о внедрении от 11.03.2008); ГОУ СПО «Сыктыв-

карский медицинский колледж им. И. П. Морозова» (акт о внедрении от 30.09.2008); ГОУ СПО «Сыктывкарский гуманитарно-педагогический колледж № 1 им. И. А. Куратова» (акт о внедрении от 06.10.2008), а также в работе кабинета функциональной диагностики госпиталя ФГУЗ Медицинская санитарная часть МВД по РК (акт о внедрении от 06.04.2011).

Положения, выносимые на защиту.

1. Интервальные гипоксические воздействия обуславливают в отставленный период понижение порогов и увеличение возбудимости мотонейронных пулов *m. gastrocnemius* и *m. soleus* на электростимуляцию.

2. Интервальные гипоксические воздействия вызывают в отставленный период понижение порога чувствительности двигательных единиц *m. gastrocnemius* и *m. soleus* к электростимуляции, расширение зоны их функциональной мобильности, более значимое повышение возбудимости ДЕ фазической мышцы на увеличение силы раздражения, чем тонической.

3. Интервальные гипоксические воздействия приводят к уменьшению доли рефлекторно возбуждаемых мотонейронов, иннервирующих *m. gastrocnemius* и *m. soleus*, а также к повышению зависимости рекрутирования двигательных единиц тонической мышцы от степени возбудимости ее мотонейронного пула.

4. Интервальные гипоксические воздействия вызывают модальные изменения порогов возбудимости мотонейронных пулов *m. gastrocnemius* и *m. soleus* у лиц с исходно разными их значениями, а также уменьшение доли рефлекторно возбуждаемых мотонейронов обеих мышц у лиц с высоким порогом рефлекторного ответа.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены и обсуждены: на сессиях Ученого совета Сыктывкарского госуниверситета – «Февральские чтения» (2005-2011); XVI-XXI Коми республиканских научных конференциях студентов и аспирантов «Человек и окружающая среда» (Сыктывкар, 2005-2011); XIII конференции по космической биологии и авиакосмической медицине (Москва, 2006); XX съезде Физиологического общества им. И. П. Павлова (Москва, 2007); VII-X Всероссийских научных конференциях молодых ученых Института физиологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, 2008-2011); научной конференции с международным участием «Высокогорная гипоксия и геном» (Терскол, 2008); симпозиуме с международным участием «Проблемы адаптации человека к экологическим и социальным условиям Севера» (Сыктывкар, 2008, 2010); Республиканской научно-практической конференции с международным участием «Мониторинг здоровья и физической подготовленности молодежи» (Новосибирск, 2009); III Всероссийской конференции с международным участием «Медико-физиологические проблемы экологии человека» (Ульяновск, 2009); XI Всероссийской школе-семинаре (доклад на круглом столе) «Экспериментальная и клиническая физиология дыхания» (Санкт-Петербург, 2010); Всероссийской конференции с международным участием «Механизмы регуляции физиологических систем организма в процессе адаптации к условиям среды» (Санкт-Петербург, 2010); конференции молодых ученых «Механизмы адапта-

ции физиологических систем организма к факторам среды», посвященной 85-летию со дня основания Института физиологии им. И. П. Павлова РАН (Санкт-Петербург, 2010).

Публикации. Основные положения диссертационной работы опубликованы в 16 печатных работах, включая 1 статью в журнале из списка, рекомендованного ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 147 страницах, состоит из введения и четырех глав (обзор литературы; организация и методы исследования; результаты собственных исследований; обсуждение), выводов, списка литературы (311 источников, из них 113 иностранных). Диссертация иллюстрирована 3 фотографиями, 15 рисунками и 11 таблицами.

Настоящая работа выполнена в рамках госбюджетной темы № г/р 01.2.00706766, как частный ее раздел «Модулирующее влияние холода и гипоксии на регуляцию висцеральных функций и сенсомоторной системы», а также при частичной поддержке НШ-2452.2008.4.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования выполнены на здоровых молодых мужчинах 18-24 лет ($n=31$). Изучались изменения спинального моносинаптического Н-рефлекса и прямого моторного М-ответа *m. gastrocnemius* и *m. soleus* под влиянием нормобарических интервальных гипоксических воздействий (ИГВ), проводимых по протоколу – перемежающееся дыхание воздухом 12.3% O_2 с атмосферным, от 30 до 50 мин. ежедневно в течение 16 суток. Обеднение воздуха кислородом осуществлялось дыхательным тренажером (разработчик НИИ физиологии СО РАМН).

С целью изучения эффекта ИГВ в отношении повышения специфической резистентности организма, обусловленной адаптивными преобразованиями системных механизмов регуляции функций (Колчинская А. З., 1994), на разных этапах исследования (контроль; 2, 8 и 17 сутки после ИГВ) проводилась проба с острой гипоксией (дыхание воздухом – 12.3% O_2 в течение 200 с) с регистрацией оксигенации крови ($SaO_2\%$) и ЧСС (на пульсоксиметре «NONIN 8500»).

Факт влияния гипоксии на изменение рефлекторной возбудимости мотонейронного пула (МП) скелетных мышц был подтвержден в зондирующем эксперименте, когда острая гипоксия (7.3% O_2 в течение 200 с) вызывала у исследуемых увеличение амплитуды Н-рефлекса, уменьшение силы его вызова и повышение интенсивности нарастания амплитуды М-ответа. Все это послужило базисной основой предположения о том, что гипоксическая тренировка способна изменять характер рекрутирования моносинаптических рефлексов.

До и после ИГВ (1, 7 и 16 сутки) по общепринятой методике (Коц Я. М., 1975; Персон Р. С., 1982; Гехт Б. М. с соавт., 1997 и др.) проводилась регистрация электронейромиограммы (ЭНМГ) *m. gastrocnemius* и *m. soleus* (на анализаторе НМА-4-01 «Нейромиан», Россия). Электростимуляция чувствительной и двигательной порции *n. tibialis* осуществлялась прямо-

угольными одиночными импульсами электрического тока длительностью 0.7 мс с частотой 0.1 Гц и интервалом 10 с, силой тока от 12 до 50 мА с дискретом 2 мА. Определялись следующие параметры: латентные периоды Н- и М-ответов (мс), силы тока вызова минимальных (I_{Hmin} , I_{Mmin} , мА) и максимальных (I_{Hmax} , I_{Mmax} , мА) Н- и М-ответов, их амплитуды (H_{min} , H_{max} , M_{min} , M_{max} , мВ), нормированный показатель (H_{max}/M_{max} , %) и другие расчетные характеристики.

Полученный материал обрабатывали с помощью методов вариационной статистики. Применялись корреляционный, регрессионный, факторный и таксономический анализы. Достоверность различий определялась методами сравнения средних и средней разности отклонений вариант по *t*-критерию Стьюдента, а также сравнения дисперсий – по *F*-критерию Фишера (Лакин Г. Ф., 1973). Различия принимались достоверно значимыми при $p < 0.05$. Поскольку ЭНМГ параметры могут описываться ненормальным распределением (Персон Р. С., 1976; Коц Я. М., 1975 и др.), то в работе для суждения о происходящих сдвигах использовалась (параллельно с параметрической) непараметрическая статистика – распределение вариационного ряда, его размах, значения экстремумов, дисперсия. Обработка полученных данных осуществлялась в электронных таблицах Microsoft Excel 2003 и с использованием пакета программ Statistica V. 6.0. (StatSoft, Inc., США).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Принципиально важным условием выполнения настоящей работы было установление вероятности формирования нового функционального статуса, обеспечивающего специфическую резистентность к гипоксии. Как показали исследования (рис. 1) при острой гипоксии (ОГ) уже на 1-е сутки после ИГВ меньше понижалась ($p < 0.05$) $SaO_2\%$, чем в контроле, в дальнейшем к 16-м суткам этот эффект усиливался ($p < 0.001$). При этом ЧСС всегда увеличивалась, но к 16 суткам после курса ИГВ она имела самый низкий прирост (на 5.7%) при ОГ относительно контроля ($p < 0.05$). Эти факты согласуются с данными А. З. Колчинской (2003), С. Г. Кривошекова с соавт. (2005) и мн. др., указывая на повышение специфической резистентности организма после ИГВ, за счет расширения возможностей дыхательной функции, а в последующем (к 16-м суткам реадaptации) – экономизации деятельности сердечно-сосудистого компонента реакции.

Таким образом, динамический характер адаптивных изменений системных механизмов регуляции функций после курса ИГВ может, априори, прямо или опосредованно приводить к модификации рефлекторных отправлений двигательного аппарата по механизму интероцептивных и висцеромоторных отношений на уровне кортикоспинальных систем управления (Черниговский В. Н., 1947; Хаяутин В. М., 1961; Могендович М. Р., 1963; Исaeв Г. Г., Герасименко Ю. П., 1995; Parmentier J. L. et al., 1985; Orizio C. et al., 1994 и др.).

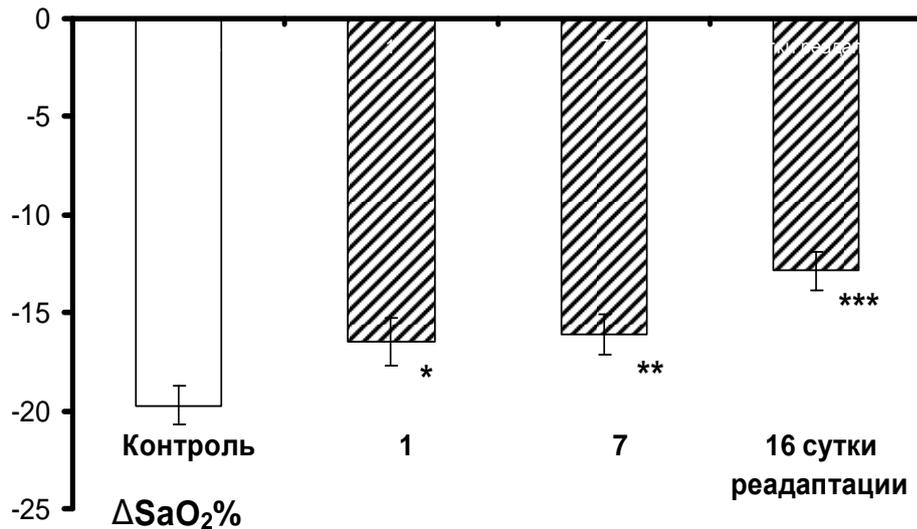


Рис. 1. Изменение оксигенации крови ($\Delta SaO_2\%$) к 20 мин. дыхания воздухом, обедненным кислородом (12.3% O_2) до (контроль) и на разных этапах (1, 7, 16 сутки) после ИГВ ($\bar{X} \pm m$)

Здесь и на других рисунках и в таблицах значимые отличия относительно контроля: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Как показали исследования, пороговые и, в большей степени, амплитудные численные значения параметров моносинаптического рефлекса характеризуются высокой вариабельностью, составляющей 27-51% и 38-106%, соответственно, а также ее изменчивостью в зависимости от этапа наблюдения. Кроме того, замечено, что даже в отсутствии значимых изменений средней арифметической величины, коэффициента вариации и дисперсии признаков в наблюдениях после ИГВ, обнаруживаются заметные смещения граничных значений (экстремумов) в одну либо в другую сторону вариационного ряда. Подобные случаи (изменения характера распределения вариант) были интерпретированы с позиции вероятности наблюдаемого события.

Установлено, что после курса ИГВ на 1, 7 и 16 сутки уменьшалась сила тока, вызывающая H_{\min} (на -21.8%, $p < 0.05$; -15.9% и -13.4%, соответственно) и H_{\max} -ответ *m. gastrocnemius* (на -19.8%, -13.1% и -8.7%) относительно контроля. Подобная закономерность была характерна и для *m. soleus*. При этом в период реадaptации с разной значимостью ($p < 0.05-0.01$) и вероятностью уменьшались дисперсии $I_{H_{\min}}$ и $I_{H_{\max}}$ преимущественно за счет «верхних» значений экстремумов (рис. 2). Показано, что на разных этапах после курса ИГВ количество лиц с понижением порогов $I_{H_{\min}}$ и $I_{H_{\max}}$ *m. gastrocnemius* доминирует (от 46.4 до 64.3%) над теми, у кого они не изменяются или несколько ($p > 0.05$) повышаются (от 10.7 до 39.3%). Доля лиц с понижением порогов рекрутирования H_{\min} - и H_{\max} -ответа *m. soleus* в среднем меньше на 17.9% и 4.8%, соответственно, по сравнению с *m. gastrocnemius*.

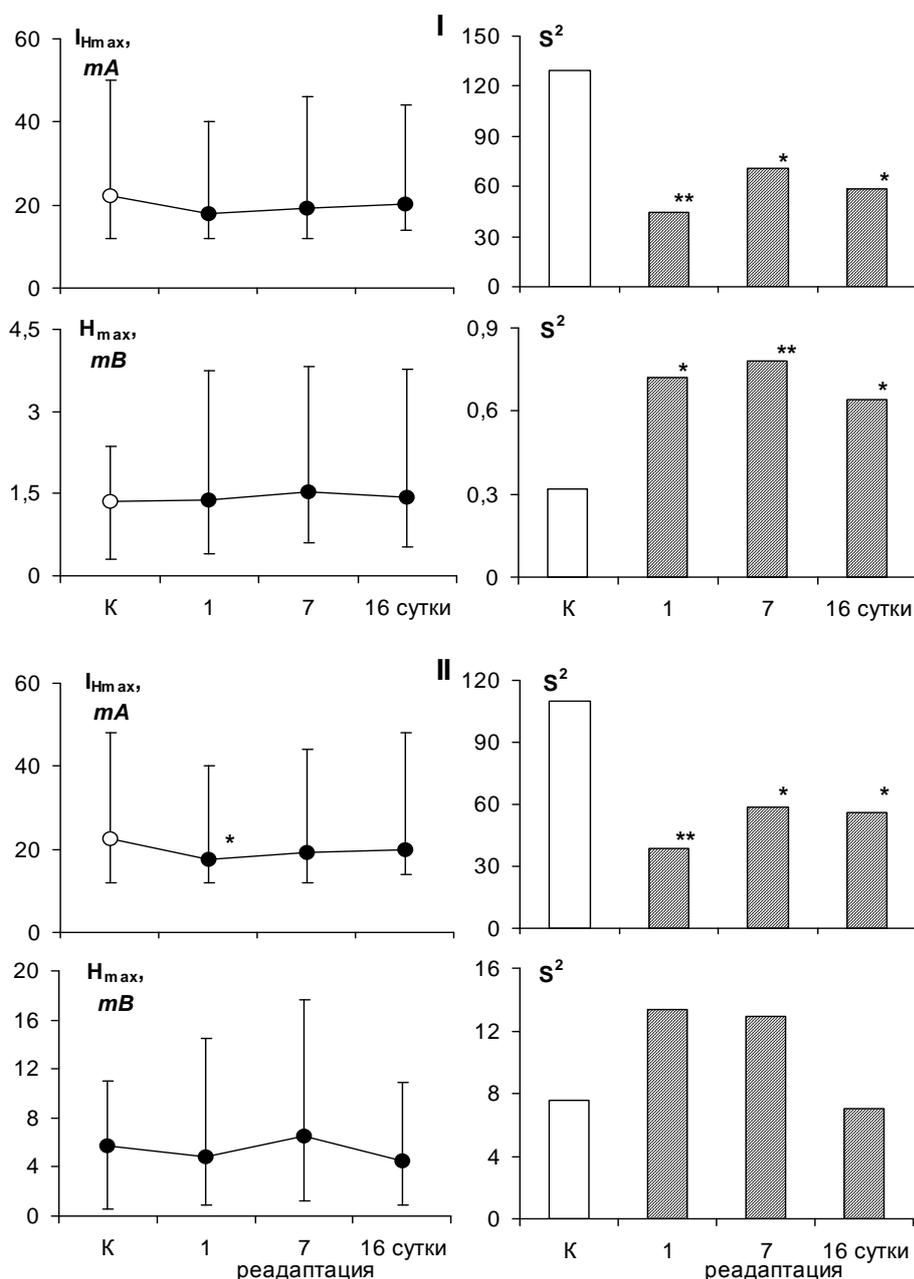


Рис. 2. Пороговая сила вызова (I_{Hmax}), амплитуда Н-рефлекса (H_{max}), их дисперсии (S^2) *m. gastrocnemius* (I) и *m. soleus* (II) до (К) и на разных этапах (1, 7, 16 сутки) после ИГВ. Вертикальные линии – диапазон распределения вариант относительно средней арифметической величины

По-видимому, интервальные гипоксические воздействия приводят в большинстве случаев к понижению порогов возбудимости афферентов Ia рефлекторной дуги фазической и тонической мышц голени, а также к существенному уменьшению индивидуальных различий этих реакций. В основе механизма понижения порога возбудимости мотонейронного пула после ИГВ лежит формирование «новых» интероцептивных нейрональных взаимодействий в центральных механизмах регуляции вегетативных и моторных функций (Черниговский В. Н., 1947, 2007; Хаютин В. М., 1961), обеспечивающих корректирующую роль структур мозга по отношению к спинальным рефлексам. Именно эти изменения при адаптации к гипоксии могут сопровождаться

ослаблением тормозных супраспинальных влияний на афферентные входы рефлекторной дуги, что в известной мере объясняется уменьшением латентных периодов сенсомоторных реакций у человека после курса гипоксических воздействий (Горанчук В. В. с соавт., 2003).

Судя по средним арифметическим величинам, амплитуды H_{\max} -рефлекса обеих мышц мало изменялись ($p > 0.05$) после ИГВ. Однако существенно увеличивалась ($p < 0.05-0.01$) дисперсия H_{\max} -рефлекса *m. gastrocnemius*, а ее значения для *m. soleus* были несколько больше ($p < 0.075$) только на 1 и 7 сутки реадaptации относительно контроля (рис. 2). Увеличение вариабельности было связано со значительным (в 1.5-2,5 раза) приростом амплитуды Н-рефлекса *m. gastrocnemius* примерно у 1/3 части исследуемых (28.6-39.3%); а для *m. soleus* – в 32.1-46.4% случаев в зависимости от периода реадaptации, что отчетливо видно по нарастанию «верхних» значений H_{\max} -ответа (рис. 2).

Установленная направленность изменения амплитуды и вариабельности Н-рефлекса фазической мышцы после курса ИГВ свидетельствует о вероятности уменьшения пресинаптического торможения афферентов группы Ia рефлекторной дуги, и в меньшей степени для тонической мышцы, что, очевидно, связано с ее меньшей кортикализацией (Коц Я. М., 1975; Персон Р. С., 1985 и др.) и меньшим ослаблением тормозных супраспинальных влияний на афферентные входы, по сравнению с *m. gastrocnemius*.

На 1-е сутки после курса ИГВ сила тока, индуцирующая M_{\min} -ответ *m. gastrocnemius* уменьшалась на 21.5% ($p < 0.05$), а для *m. soleus* на 25.2% ($p < 0.01$) относительно контроля, в последующем (до 16 суток) отмечалась лишь направленность к этому ($p < 0.075$). В период 1-16 сутки после ИГВ была значимо ($p < 0.05-0.01$) меньше дисперсия $I_{M_{\min}}$ для обеих мышц, свидетельствуя о повышении однородности чувствительности двигательных единиц (ДЕ) к электрическому стимулу у индивидов, и, в совокупности с изменениями средней арифметической величины, о вероятности уменьшения порога раздражения, вызывающего M_{\min} -ответ. Установлено также, что к 16-м суткам реадaptации диапазон нарастания силы раздражения до возникновения M_{\max} -ответа *m. gastrocnemius* увеличивался (на 24.3%, $p < 0.05$), а для *m. soleus* – на 1-е и 16-е сутки (на 26.0% и 25.3%, $p < 0.05$) после ИГВ. В наблюдаемом периоде реадaptации повышалась интенсивность прироста М-ответа *m. gastrocnemius* в диапазоне силы стимуляции 12-28 мА, а с ее увеличением (30-50 мА) амплитуда ответа достигала больших величин ($p < 0.05-0.01$), чем в контроле (рис. 3). Прирост М-ответа *m. soleus* относительно контроля ($p < 0.05$) замечен лишь на 7-е сутки после ИГВ в диапазоне стимуляции 38-44 мА. Очевидно, интервальные гипоксические воздействия обуславливают понижение порога чувствительности двигательных единиц фазической и тонической мышц голени к электростимуляции, расширение зоны их функциональной мобильности, более значимое повышение возбудимости ДЕ фазической мышцы на увеличение силы раздражения, чем тонической. Одним из механизмов наблюдаемых явлений может являться изменение фоновой активности тонической системы пирамидного тракта, что, по мнению Р. Грани-

та (1973), позволяет отдельным нейронам влиять на уровень возбудимости вставочных нейронов, при котором мышцы способны быстро и мощно приводиться в действие. Несмотря на относительно большую чувствительность «окислительной» *m. soleus* к недостатку кислорода (Гидиков А. А., 1975; Коц Я. М., 1975) после ИГВ она относительно быстро восстанавливает свои типологические свойства при максимальном сокращении (рис. 3).

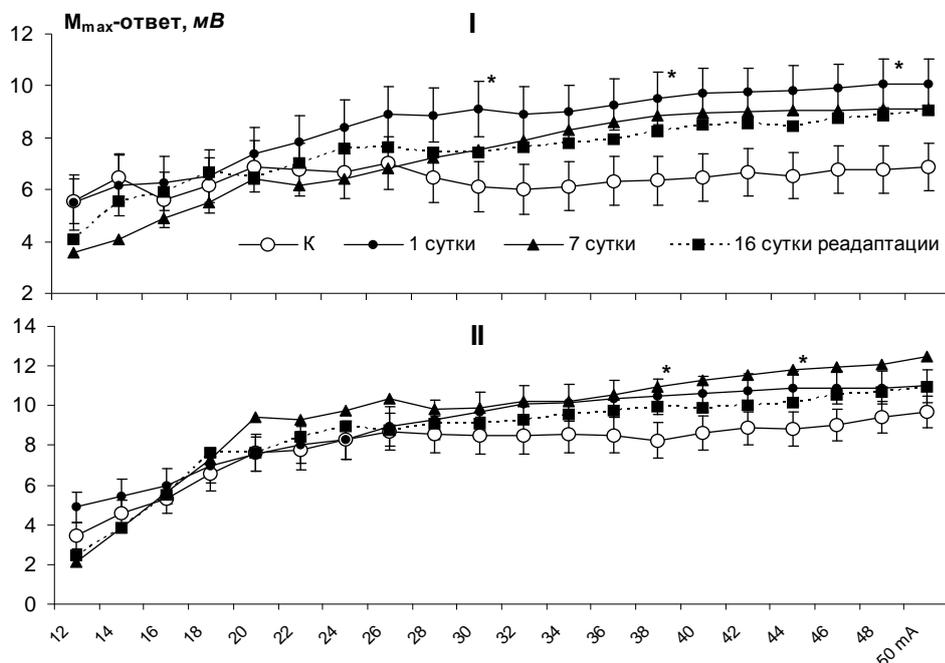


Рис. 3. Динамика амплитуды М-ответа *m. gastrocnemius* (I) и *m. soleus* (II) при нарастающей электростимуляции в контроле (К) и на разных этапах (1, 7, 16 сутки) после курса ИГВ ($\bar{x} \pm m$)

Установлено, что нормированный показатель Н-рефлекса ($H_{\max}/M_{\max}\%$) *m. gastrocnemius* в контроле составлял $26.9 \pm 3.5\%$, а для *m. soleus* $58.4 \pm 4.2\%$, подтверждая известный факт о большей доле рефлекторно возбуждаемых мотонейронов и, следовательно, меньшей кортикализации тонической мышцы, чем фазической в покое (Персон Р. С., 1985 и мн. др.). На 1, 7 и 16 сутки после ИГВ отношение $H_{\max}/M_{\max}\%$ для *m. gastrocnemius* уменьшалось на -39.8% ($p < 0.01$), -31.5% ($p < 0.05$) и -28.6% ($p < 0.075$), а для *m. soleus* – на -26.2% ($p < 0.05$), -8.1% ($p > 0.05$) и -24.1% ($p < 0.05$), соответственно.

По-видимому, интервальные гипоксические воздействия приводят к стойкому (до 7-ми суток) уменьшению доли рефлекторно возбуждаемых спинальных мотонейронов фазической мышцы, а тонической – в два периода (1 и 16 сутки) реадaptации, что указывает на функционально зависимый и нелинейный характер отставленных эффектов гипоксии в отношении деятельности разных рефлекторных дуг. Такая интерпретация согласуется с известными фактами о фазовом и индивидуальном характере изменения деятельности отдельных физиологических функций в период реадaptации после пребывания человека в условиях гипобарической гипоксии (Миррахимов М. М. с соавт., 1976; Туркменов М. Т. с соавт., 1981; Бочаров М. И., 1982 и др.). При этом наблюдаемое нами уменьшение доли рефлекторно возбуждае-

мых мотонейронов после ИГВ может быть связано с ослаблением пресинаптического торможения, главным образом, мотонейронов, иннервирующих медленные ДЕ обеих мышц, как наиболее чувствительных и низкоустойчивых к дефициту кислорода (Гранит Р., 1973; Коц Я. М., 1975; McComas A. J., 2001 и мн. др.).

Анализ зависимости M_{\max} от H_{\max} -ответа *m. gastrocnemius* показал, что относительно контроля на 1, 7 и 16 сутки после курса ИГВ увеличиваются коэффициенты корреляции – r (0.16; 0.29; 0.59, $p < 0.0009$; 0.27, соответственно) и регрессии – b (1.342, 1.457, 2.78, 1.771); а для *m. soleus* r имеют вид – 0.39 ($p < 0.036$), 0.55 ($p < 0.002$), 0.58 ($p < 0.001$), 0.4 ($p < 0.035$), а для b – 0.611, 0.691, 0.603, 0.640. Следовательно, в отставленный период (1-16 сутки) после ИГВ происходит усиление зависимости максимального рекрутирования ДЕ данных мышц от степени возбудимости их мотонейронов и, надо полагать, повышение функциональной мобильности фазической и тонической мышц, что подтверждается расширением диапазона прироста М-ответа на нарастающую электростимуляцию. В качестве парадигмы данных изменений можно рассматривать два механизма: «местный» – расширение функциональных возможностей мышц за счет увеличения количества миоглобина (Бузуева И. И., Шмерлинг М. Д., 1986) и васкуляризации мышечной ткани под влиянием гипоксии (Немировская Т. Л. с соавт., 1994); и «центральный» – уменьшение тормозных супраспинальных влияний, опосредованных замыканием интерцептивных стимулов на соматические рефлекторные дуги разных уровней ЦНС, где локализованы мотонейроны (Черниговский В. Н., 1947, 2007).

Для выяснения значимости отдельных характеристик Н-рефлекса и прямого М-ответа в общей структуре рефлекторной возбудимости мотонейронного пула был применен факторный анализ, результаты которого представлены в таблице 1. Оказалось, что по данным контрольных исследований для *m. gastrocnemius* характерна значимая связь с первым фактором (в порядке значимости) следующих параметров – $I_{H\max}$, $I_{H\min}$, $I_{M\min}$, H_{\min} (отрицательная), со вторым – значимых связей нет, с третьим – H_{\max} (отрицательная). Для *m. soleus* описанию подлежит только первый фактор, имеющий подобные связи, как и для *m. gastrocnemius*. Опуская частные объяснения, очевидно, что для рассматриваемых рефлекторных дуг в организации спинального моносинаптического и прямого мышечного ответа определяющую роль играют чувствительность афферентного и эффекторного звеньев к электрическому стимулу, а величина самой реакции выступает «второстепенным» фактором, о чем свидетельствуют уровни связи и расположения амплитудных параметров ЭНМГ в соответствующих факторах (табл. 1).

Обозначенное выше положение и выявленные особенности вариативности многих параметров ЭНМГ послужили основанием для рассмотрения индивидуально-типологических свойств возбудимости мотонейронных пулов фазической и тонической мышц в контроле и их изменений после ИГВ.

Факторные признаки параметров ЭНМГ в контрольном исследовании (n=28)

Параметры	Факторы для <i>m. gastrocnemius</i>			Факторы для <i>m. soleus</i>	
	1	2	3	1	2
I_{Hmin}	0.894	-0.258	0.069	0.849	-0.454
I_{Hmax}	0.922	-0.277	-0.073	0.884	-0.385
H_{min} -ответ	-0.763	-0.211	-0.306	-0.754	-0.500
H_{max} -ответ	-0.318	-0.244	-0.886	-0.507	-0.631
I_{Mmin}	0.875	-0.221	-0.298	0.829	-0.475
I_{Mmax}	0.363	-0.676	0.114	0.758	0.225
M_{min} -ответ	-0.610	-0.545	0.252	-0.555	-0.504
M_{max} -ответ	-0.599	-0.590	0.227	-0.598	0.046
Вклад в общ. y^2	3.965	1.401	1.107	4.261	1.538
% вклада	49.6	17.5	13.8	53.3	19.2

Примечание: полужирным шрифтом выделены значимые связи

Результаты автоматической таксономии, дополненные расчетными величинами (табл. 2), во-первых, подтвердили предположение о ведущей роли чувствительности афферентного и эффекторного звеньев в рефлекторном ответе мотонейронных пулов данных мышц, а во-вторых, эти параметры рефлекса, выступая как физиологические маркеры, обуславливают индивидуально-типологические особенности рефлекторных (моторных) реакций. Это подтверждается значимыми различиями отдельных параметров между таксонами в контроле.

Судя по феноменологии признаков, группа лиц, входящая в 1-й таксон (А), характеризуется, как «низкопороговая», а во 2-й таксон (В) – как «высокопороговая». Как видно из таблицы 2, в контроле группа А значимо отличалась от В низкими порогами рекрутирования Н-рефлекса (I_{Hmin} , I_{Hmax}) и М-ответа (I_{Mmin}) *m. gastrocnemius*, но большими амплитудами начальной активации моносинаптического рефлекса (H_{min}) и двигательных единиц (M_{min}), их максимальной возбудимости (M_{max}), а также большей функциональной мобильностью рефлекторных ответов мотонейронного пула на единицу электростимуляции (H_{max}/I_{Hmax} , M_{max}/I_{Mmax} , %) и меньшей долей рефлекторно возбуждаемых мотонейронов (H_{max}/M_{max} %) данной мышцы. В отношении *m. soleus* характерно большее представительство лиц с «низким» порогом (А) при аналогичных отличиях параметров моносинаптического рефлекса и, отчасти, прямого мышечного ответа, но в данном случае сглаживаются различия величины возбудимости ДЕ и доли рефлекторной активации мотонейронов с «высокопороговой» группой (В) (табл. 2).

Анализируя изменения параметров ЭНМГ *m. gastrocnemius* и *m. soleus* в этих же группах в период после курса ИГВ, установлено (табл. 2), что к 16-м суткам у лиц с исходно «низким» порогом увеличивалась сила раздражения, вызывающая рекрутирование Н-рефлекса и прямого М-ответа. Для этих же лиц характерно повышение максимальной возбудимости ДЕ

m. gastrocnemius, а в отношении *m. soleus* – уменьшение амплитуды H_{\min} -ответа и функциональной мобильности рефлекторных реакций мотонейронного пула на единицу электростимуляции ($H_{\max}/I_{H\max}$, $M_{\max}/I_{M\max}$), при существенном приросте минимального М-ответа только на 1-е сутки реадaptации. В «высокопороговой» группе (**В**) курс ИГВ приводил к стойкому понижению порогов рекрутирования моносинаптического рефлекса ($I_{H\min}$, $I_{H\max}$) и начального прямого ответа ($I_{M\min}$) обеих мышц (табл. 2). Значимое уменьшение силы тока, вызывающей максимальное возбуждение ДЕ, происходило только в отношении *m. soleus* на 16 сутки реадaptации. Функциональная мобильность рефлекторного ответа мотонейронного пула *m. soleus* ($H_{\max}/I_{H\max}$, $M_{\max}/I_{M\max}$) в период после ИГВ значимо не изменялась, а *m. gastrocnemius* – существенно ($p < 0.05-0.01$) повышалась, при выраженном росте возбуждения максимально рекрутируемых ДЕ (M_{\max}) относительно контроля.

Таблица 2

Параметры Н-рефлекса и М-ответа *m. gastrocnemius* и *m. soleus* у лиц (n=28) с разными порогами рефлекторной активации (**А**, **В**) в контроле ($\bar{x} \pm m$) и на разных этапах после курса ИГВ (Д%)

Параметры	Контроль		Реадaptация (отклонения в % от контроля)					
			1-е сутки		7-е сутки		16-е сутки	
	А (n=17)	В (n=11)	А	В	А	В	А	В
<i>m. gastrocnemius</i>								
$I_{H\min}, mA$	13.7±0.80	28.7±3.29***	-2.5	-36.0*	5.9	-32**	25.0	-42*
$I_{H\max}, mA$	14.8±0.84	33.8±3.0***	1.5	-34.4*	12.6	-30*	41*	-42**
H_{\min}, mB	1.12±0.10	0.61±0.09***	4.6	28.0	11.1	44	-13.0	19.2
H_{\max}, mB	1.39±0.13	1.32±0.19	2.2	-1.7	17.7	4.5	14.1	-9.3
$H_{\max}/I_{H\max}, \%$	9.8±1.03	4.3±0.75***	2.7	47.8*	8.6	52.2*	-14.6	46*
$I_{M\min}, mA$	13.6±0.53	27.0±1.68***	-5.2	-34.0*	12.0	-36**	24.1	-41**
$I_{M\max}, mA$	40.3±2.94	46.5±1.92	10.2	-11.0	10.0	-10.3	19.2*	-7.0
M_{\min}, mB	3.75±1.06	1.0±0.19**	7.3	115	-14.2	107	-32.0	160
M_{\max}, mB	8.82±1.29	4.43±0.83**	16.5	98**	5.4	120**	15.7*	87.7*
$M_{\max}/I_{M\max}, \%$	23.5±3.47	9.4±1.76***	21.2	134*	-7.1	172*	-8.6	125*
$H_{\max}/M_{\max}, \%$	20.3±2.84	37.0±7.07*	-19.6	-56.0*	1.8	-59*	-7.7	-46.0
<i>m. soleus</i>								
	А (n=19)	В (n=9)	А	В	А	В	А	В
$I_{H\min}, mA$	12.8±0.32	28.2±2.75***	-3.2	-36.0*	6.5	-39*	16.3	-46**
$I_{H\max}, mA$	16.2±0.75	35.5±2.80***	-3.8	-40.0*	7.1	-36*	22.1*	-44**
H_{\min}, mB	3.12±0.60	1.35±0.29*	-24.7	-2.4	-6.4	5.6	-46.2*	-12.6
H_{\max}, mB	5.81±0.67	5.46±0.95	-4.8	-36.0	18.8	1.9	-16.2	-34.0
$H_{\max}/I_{H\max}, \%$	38.5±5.18	16.4±3.17**	-5.4	14.6	-99**	71.9	-32.9*	18.4
$I_{M\min}, mA$	15.1±0.80	31.3±2.06***	-6.9	-44**	13.9	-42**	10.4	-42***
$I_{M\max}, mA$	38.2±2.43	49.3±0.35***	4.4	-4.5	9.9	-8.1	18.2*	-15.3*
M_{\min}, mB	1.70±0.53	0.83±0.14	124*	84.2	9.1	69.3	-8.9	19.3
M_{\max}, mB	11.3±0.99	8.53±1.41	5.4	18.8	13.3	32.9	-6.7	30.7
$M_{\max}/I_{M\max}, \%$	32.7±3.68	17.2±2.86**	-3.6	23.8	3.7	47.1	-26.1*	76.7
$H_{\max}/M_{\max}, \%$	54.8±5.95	66.0±6.19	-15.4	-45.0*	-4.2	-18.4	-11.5	-48.4*

Примечание: звездочками показаны – в контроле значимые отличия между группами (**А** и **В**); в период реадaptации – относительно таковых в контроле

Судя по нормированному показателю ($H_{\max}/M_{\max},\%$), у лиц из группы В значимо уменьшалась доля рефлекторно возбуждаемых мотонейронов *m. gastrocnemius* на 1-е и 7-е сутки, а для *m. soleus* – на 1-е и 16-е сутки после ИГВ.

Очевидно, что после курса интервальных гипоксических воздействий у лиц, характеризующихся как «низкопороговые», на 16 сутки понижается чувствительность афферентных входов моносинаптических рефлекторных дуг и ДЕ *m. gastrocnemius* и *m. soleus* на электростимуляцию, при понижении функциональной мобильности мотонейронного пула *m. soleus*. В свою очередь для «высокопороговых» лиц характерны более ранние и устойчивые сдвиги (1-16 сутки после ИГВ) исследуемых параметров: повышается чувствительность афферентных входов и уменьшается доля рефлекторно возбуждаемых мотонейронов *m. gastrocnemius* и *m. soleus*, при этом повышается возбудимость ДЕ и функциональная мобильность мотонейронного пула *m. gastrocnemius*.

Таким образом, результаты исследования указывают на то, что курс интервальных гипоксических воздействий вызывает в отставленный период (до 16-ти суток) у значительной части индивидов понижение порогов возбудимости рефлекторных и прямых ответов, повышение активации и функциональной подвижности мотонейронных пулов фазической и тонической мышц голени человека, с четко выраженными индивидуально-типологическими особенностями в зависимости от исходных значений чувствительности афферентных входов моносинаптических рефлекторных дуг *m. gastrocnemius* и *m. soleus*.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что на 1-е сутки после курса интервальных нормобарических гипоксических воздействий у человека острая гипоксия (12.3% O_2 , в течение 20 мин.) вызывает меньшее понижение оксигенации крови, к 16-м суткам этот эффект сохраняется, указывая на поддержание повышенной резистентности организма к гипоксии.

2. Предварительные интервальные гипоксические воздействия обуславливают в течение 1-16 суток стойкое уменьшение порогов минимального и максимального рефлекторных Н-ответов *m. gastrocnemius* (в 60.7 и 48.8% случаях, соответственно) и *m. soleus* (42.8 и 44.0%) на электростимуляцию, а также их дисперсий, что свидетельствует о повышении чувствительности афферентных входов данных моносинаптических рефлекторных дуг и однородности этих реакций у индивидов.

3. В период до 16-ти суток после курса ИГВ у 1/3 индивидов поддерживается существенно большая амплитуда Н-рефлекса *m. gastrocnemius* и ее дисперсия, чем в контроле, свидетельствуя о повышении возбудимости данного мотонейронного пула и ее индивидуальной вариабельности; рефлекторная активность *m. soleus* значимо не изменяется.

4. Предварительные гипоксические воздействия приводят на 1-16 сутки к понижению порога активации двигательных единиц *m. gastrocnemius*

и *m. soleus*, расширению зоны их функциональной мобильности, более значительному повышению возбудимости ДЕ *m. gastrocnemius* на увеличение силы электрического раздражения, по сравнению с *m. soleus*.

5. После интервальных гипоксических воздействий существенно уменьшается нормированный показатель (H_{\max}/M_{\max}): для *m. gastrocnemius* на 1-е и 7-е, а для *m. soleus* на 1-е и 16-е сутки, что свидетельствует о разной периодизации уменьшения доли рефлекторно возбуждаемых мотонейронов данных мышц под влиянием ИГВ.

6. В период 1-16 суток после интервальных гипоксических воздействий выявлены большие значения коэффициентов корреляции и линейной регрессии между амплитудой M_{\max} - и H_{\max} -ответов *m. gastrocnemius* и, особенно, для *m. soleus*, что указывает на повышение функциональной зависимости максимального рекрутирования двигательных единиц от возбудимости мотонейронного пула данных мышц.

7. Установлено, что после курса ИГВ у лиц с исходно (в контроле) «низкими» порогами рекрутирования Н- и М-ответа *m. gastrocnemius* и *m. soleus* к 16-м суткам пороги повышаются, но уменьшаются показатели функциональной мобильности мотонейронного пула ($H_{\max}/I_{H\max}$, $M_{\max}/I_{M\max}$) *m. soleus*; для лиц с «высокими» порогами в период 1-16 суток характерны – существенное понижение порогов и уменьшение доли рефлекторно возбуждаемых мотонейронов обеих мышц, повышение возбудимости ДЕ и функциональной мобильности мотонейронного пула *m. gastrocnemius*.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Шилов, А. С. О возможности влияния гипоксической и антиорто-статической тренировок на активность мотонейронного пула [Текст] / А. С. Шилов, М. И. Бочаров, И. А. Позняков, И. Л. Михайлов // XIII конф. по космич. биол. и авиакосмич. мед. : Мат. конф. – М. : Гос. науч. центр РФ – Институт медико-биологических проблем РАН, 2006. – С. 344-345.

2. Шилов, А. С. Изменение активности мотонейронного пула под влиянием интервальных гипоксических и антиорто-статических тренировок [Текст] / А. С. Шилов // XVI Коми респ. науч. конф. студ. и асп. «Человек и окружающая среда» : Тез. докл. – Сыктывкар : Изд-во СыктГУ, 2006. – С. 56-57.

3. Шилов, А. С. Изменения моносинаптического Н-рефлекса при интервальных гипоксических воздействиях [Текст] / А. С. Шилов // XVI Коми респ. науч. конф. студ. и асп. «Человек и окружающая среда» : Тез. докл. – Сыктывкар : Изд-во СыктГУ, 2007. – С. 221.

4. Шилов, А. С. Влияние гипоксической тренировки на мотонейронный пул [Текст] / А. С. Шилов, И. А. Позняков // XX Съезд Физиол. об-ва им. И. П. Павлова : Тез. докл. – М. : Изд. дом «Русский врач», 2007. – С. 490.

5. Шилов, А. С. Нейромиографические особенности двигательного аппарата юношей и девушек на Севере [Текст] / А. С. Шилов // Сб. мат. Всеросс. науч.-практ. конф. с междунар. уч. «Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития». – Киров, 2007. – С. 347-348.

6. Шилов, А. С. Влияние гипоксической гипоксии на активность мотонейронных пулов икроножной и камбаловидной мышц человека [Текст] / А. С. Шилов // XVI Коми респ. науч. конф. студ. и асп. «Человек и окружающая среда» : Тез. докл. – Сыктывкар : Изд-во СыктГУ, 2008. – С. 208.

7. Шилов, А. С. Влияние гипоксической гипоксии и антиорто-статической гипокинезии на активность мотонейронных пулов икроножной и камбаловидной мышц человека [Текст] / А. С. Шилов, М. И. Бочаров // Вестник Тверского государственного университета. Серия : Биология и экология. – 2008. – № 7 (67). – С. 37-42.

8. Шилов, А. С. Влияние гипоксии на мотонейронный пул икроножной и камбаловидной мышц [Текст] / А. С. Шилов, А. Г. Прохоров, И. А. Позняков и др. // IV Междунар. междисциплинар. конгресс «Нейронаука для медицины и психологии» : Тез. докл. / Под ред. Е. В. Лосевой. Судак (Украина). 10-20 июля 2008 г. – М. : МАКС Пресс, 2008. – С. 331-332.

9. Шилов, А. С. Влияние нормобарической гипоксической гипоксии на активность мотонейронных пулов икроножной и камбаловидной мышц человека [Текст] / А. С. Шилов, М. И. Бочаров // Фізіологічний журнал (НАН України). – 2008. – Т. 54, № 4. – С. 97-98.

10. Шилов, А. С. Рекрутирование Н-рефлекса и прямого М-ответа у человека под влиянием гипоксического прекондиционирования [Текст] / А. С. Шилов // IV Симп. с междунар. уч. «Проблемы адаптации человека к экологическим и социальным условиям Севера». – СПб. : Наука, 2008. – С. 26-32.

11. Бочаров, М. И. Качественные изменения Н-рефлекса и М-ответа мышц голени при острой гипоксии [Текст] / М. И. Бочаров, А. С. Шилов, И. А. Позняков // Мат. III Всеросс. конф. с междунар. уч. «Медико-физиологические проблемы экологии человека», 22-25 сентября 2009 г. – Ульяновск : УлГУ. 2009. – С. 50.

12. Бочаров, М. И. Активация Н-рефлекса *m. soleus* и *m. gastrocnemius* спортсменов с разной силой его вызова после курса интервальных гипоксических воздействий [Текст] / М. И. Бочаров, А. С. Шилов, И. А. Позняков // Тези доповідей Междунар. науковий конгрес «Олімпійський спорт і спорт для всіх», присвячується 8-річчю Національного університету фізичного виховання і спорту України, 5-8 жовтня 2010 р. – Київ, (Україна) : Видавництво «Олімпійська література», 2010. – С. 320.

13. Шилов, А. С. Изменения функциональных характеристик моносинаптического Н-рефлекса у спортсменов после курса интервальных гипоксических воздействий [Текст] / А. С. Шилов, М. И. Бочаров // Тези доповідей Междунар. науковий конгрес «Олімпійський спорт і спорт для всіх», присвячується 8-річчю Національного університету фізичного виховання і спорту України, 5-8 жовтня 2010 р. – Київ (Україна) : Видавництво «Олімпійська література», 2010. – С. 406.

14. Бочаров, М. И. Развивающаяся гипоксемия организма и рефлекторный нейромышечный ответ [Текст] / М. И. Бочаров, И. А. Позняков, А. С. Шилов // Мат. Всеросс. науч.-практ. конф. с междунар. уч., посвящ. па-

мяти В. С. Пирусского «Физическая культура, здравоохранение и образование», 9-10 ноября, 2010 года, Томск, 2010. – С. 185-188.

15. Шилов, А. С. Влияние интервальных гипоксических воздействий на спинальный моносинаптический Н-рефлекс [Текст] / А. С. Шилов, М. И. Бочаров // Всеросс. конф. с междунар. уч., посвящ. 85-летию со дня основ. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова РАН «Механизмы регуляции физиологических систем организма в процессе адаптации к условиям среды», 7-9 декабря, 2010 г. : Тез. докл. – СПб, 2010. – С. 313.

16. Шилов, А. С. Влияние гипоксических тренировок на активность мотонейронных пулов икроножной и камбаловидной мышц человека [Текст] / А. С. Шилов // Конф. мол. ученых, посвящ. 85-летию со дня основ. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова РАН «Механизмы адаптации физиологических систем организма к факторам среды», 21-22 декабря, 2010 г. : Тез. докл. – СПб, 2010. – С. 118-119.