

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612.832; 612.825; 612.816
DOI 10.23648/UMBJ.2017.25.5252

ПЛАСТИЧНОСТЬ МОТОРНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ЛОКАЛЬНОЙ ФИЗИЧЕСКОЙ НАГРУЗКИ*

А.М. Пухов, С.М. Иванов, Е.Н. Мачуева, Е.А. Михайлова, С.А. Моисеев

ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта»,
г. Великие Луки, Россия

e-mail: alexander-m-p@yandex.ru

Ранее показано, что в системе управления движением под воздействием внутренних и внешних факторов наблюдается перестроение взаимодействия нейронных сетей. Это явление принято называть пластичностью. Нами было установлено, что стимуляция различных уровней моторной системы позволяет вызывать произвольные одиночные мышечные сокращения и целостные локомоции, при этом значительную роль играет обратная афферентация.

Цель исследования состояла в изучении пластичности структур моторной системы человека на разных уровнях при локальной двигательной деятельности силовой направленности.

*Материалы и методы. В исследовании приняли участие 5 добровольцев, которые в течение 7 дней выполняли локальную силовую нагрузку. До и после 7-дневной тренировки регистрировали вызванные моторные ответы с мышц правой руки при транскраниальной магнитной стимуляции, электрической и электромагнитной стимуляции спинного мозга, электрической стимуляции п. *musculocutaneus*. Также изучались электромиографические и динамометрические характеристики максимального произвольного сокращения.*

*Результаты. После 7-дневной тренировки силовой направленности мышц-сгибателей плеча произошли изменения в величине максимальной произвольной силы п. *biceps brachii* и параметрах вызванных моторных ответов мышц верхней конечности при стимуляции трех уровней – коркового, спинального и периферического. На корковом уровне произошло увеличение площади моторной коры, с которой вызываются ответы мышц верхних конечностей. На спинальном уровне увеличилась возбудимость афферентного входа. На периферическом уровне также произошли изменения. Исследование моторного ответа п. *biceps brachii* выявило тенденцию повышения возбудимости п. *musculocutaneus* в первый день после эксперимента и ее снижение на седьмой день по сравнению с фоном. Вышесказанное свидетельствует о значительной пластичности структур всех уровней моторной системы, осуществляющих управление движением, под воздействием нагрузки силовой направленности.*

Ключевые слова: пластичность моторной системы, электромиография, транскраниальная магнитная стимуляция, электромагнитная стимуляция спинного мозга, чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга, М-ответ.

Введение. В построении произвольного движения прослеживается четкая иерархия моторной системы, где главенствующая роль отводится коре головного мозга, которая в свою очередь управляется через афферент-

ные входы от исполнительных структур. Взаимодействия между этими структурами сопровождаются функциональными перестройками нейронных сетей, которые принято называть пластичностью [1].

В современных представлениях об управлении произвольными движениями человека существенная роль отводится афферент-

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-34-01250.

ным системам [2, 3], значение которых первоначально было изложено в теориях Н.А. Бернштейна [4] и П.К. Анохина [5]. При стимуляции различных уровней моторной системы возможен вызов произвольных одиночных мышечных сокращений и целостных локомоций [6]. Механические воздействия на опорные зоны стопы, электрическая и электромагнитная стимуляция мышц нижних конечностей через афферентные входы могут влиять на управление произвольными движениями человека [7, 8].

При занятиях специфической трудовой или спортивной деятельностью у человека наблюдаются определенные изменения морфологического состояния организма [9]. Многолетняя физическая активность сопровождается специфическими изменениями моторной системы человека. Спортсмены, выполняющие работу на выносливость, имеют высокий уровень возбудимости кортикоспинального тракта и периферических нервов, а при занятиях силовыми или скоростно-силовыми видами спорта наблюдается увеличение проводящей способности моторной системы [10].

Таким образом, накопленный к настоящему времени теоретический и практический материал позволяет заключить, что пластичность кортикальных и спинальных систем человека отражает его функциональное состояние под длительным влиянием экзо- и эндогенных факторов.

Цель исследования. Изучение пластичности структур моторной системы человека на различных уровнях при локальной двигательной деятельности силовой направленности.

Материалы и методы. Исследование проводилось на базе Научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры Великолукской государственной академии физической культуры и спорта. В исследовании приняли участие 5 взрослых здоровых испытуемых мужского пола в возрасте 20–25 лет. В соответствии с принципами Хельсинкской декларации было получено письменное информированное согласие испытуемых на участие в экспериментах и разрешение комитета по этике названного вуза на проведение исследований.

В процессе каждого тренировочного занятия испытуемые выполняли сгибание правой руки в локтевом суставе на угол 45° и 90° с усилием в 50, 70 и 90 % от максимального произвольного сокращения (МПС) на динамометрическом комплексе Biodex System 3. Тренировочная программа включала 7 занятий по 40–50 мин каждое. Количество подходов и повторений было стандартизировано для каждого тренировочного дня. Регистрация исследуемых параметров вызванных моторных ответов (ВМО) проводилась за 7 дней и непосредственно перед тренировочной неделей. После завершения тренировочной программы ВМО записывали через 1 и 7 дней. Изучали ВМО с мышц правой руки при транскраниальной магнитной стимуляции (ТМС) моторной коры, электромагнитной (ЭМС) и чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) на уровне С7–Т1 позвонков и моторный ответ (М-ответ) *m. biceps brachii* при электростимуляции *n. musculocutaneus*. При регистрации ВМО испытуемые располагались на кушетке в положении лежа на спине. Участникам исследования давались устные стандартные инструкции, призывающие испытуемых лежать спокойно, не проявляя мышечной активности.

ТМС и ЭМС спинного мозга осуществлялись посредством стимулятора Magstim Rapid 2 (Magstim Co. Ltd, Wales, UK). Для стимуляции моторной коры использовалась L-катушка диаметром 2×100 мм. Центр катушки размещался по анатомическим ориентирам в области моторной коры левого полушария (контралатерально). За точку стимуляции принималось место, при стимуляции которого регистрировался стабильный ВМО *m. biceps brachii* с амплитудой 30–50 мкВ при минимальной силе стимула. Для минимизации скольжения катушки по поверхности головы и разметки зоны стимуляции испытуемому надевали резиновую шапочку, плотно облегающую голову. При повторных исследованиях точка стимуляции определялась по нанесенной на шапочке разметке. ЭМС шейного отдела спинного мозга осуществлялась плоской кольцевой катушкой диаметром 70 мм. Катушка располагалась вплотную к поверхности кожи над остистыми отростками на уровне позвонков С7–Т1.

Для ЧЭССМ использовался электрический стимулятор «Нейрософт» (ООО «Нейрософт», Россия, г. Иваново). Стимулирующий дисковый электрод (катод) диаметром 30 мм, изготовленный из самоклеющейся токопроводящей резины (FIAB, Florence, Italy), располагался по средней линии позвоночника на коже на уровне позвонков С7–Т1 между остистыми отростками. Индифферентные накожные электроды (анод) – пластины прямоугольной формы (45×80 мм) – располагались билатерально на ключицах. Стимулирующий импульс имел прямоугольную форму, длительность 1 мс, интенсивность от 1 до 100 мА. Пауза между импульсами составляла не менее 15 с.

Для вызова моторного ответа использовался электрический стимулятор «Нейрософт». Активный электрод диаметром 1 см с серебряным покрытием располагался на коже на проекции п. musculocutaneus в подмышечной впадине. Индифферентный электрод размещался на коже в области акромиона на сухожилии m. deltoideus.

Регистрация мышечных ответов осуществлялась электронейромиографом «Нейро МВП-8» (ООО «Нейрософт», Россия, г. Иваново). Вызванные ответы записывались с мышц правой руки: m. biceps brachii, m. triceps brachii, m. flexor carpi radialis, m. abductor pollicis brevis. Отводящие электроды диаметром 0,8 см располагались биполярно в области двигательных точек указанных мышц с межэлектродным расстоянием 2,5 см. Для точного наложения стимулирующих и отводящих электродов при повторных измерениях места их расположения маркировались.

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью специализированной программы Statistica 10. Рассчитывали среднее арифметическое (M), ошибку среднего арифметического (m). Достоверность различий параметров мышечных ответов при различных видах стимуляции определялась с помощью однофакторного анализа для повторных измерений (ANOVA). При $p < 0,05$ различия считали статистически значимыми.

Результаты. Существенных различий между регистрируемыми параметрами за 7 и 1 день до эксперимента выявлено не было.

В связи с этим последующие сравнения проводились с данными, полученными за 1 день до эксперимента, которые принимались за фоновые. На первый день после семидневной тренировки было зарегистрировано увеличение МПС при сгибании руки в локтевом суставе на 17 %, через 7 дней после завершения тренировочного цикла – на 19 %.

В первый день после тренировочной серии параметры ЭМГ m. biceps brachii при выполнении МПС не отличались от фоновых значений, а у m. triceps brachii было выявлено увеличение частоты биопотенциалов с меньшей амплитудой ЭМГ. Амплитуда электроактивности m. biceps brachii достоверно снизилась через 7 дней после завершения тренировок по сравнению с предыдущими регистрациями на 32 % ($p < 0,05$). Изменения параметров ЭМГ m. triceps brachii на 7-й день после эксперимента были недостоверны.

Некоторые изменения моторной системы под воздействием локальной силовой нагрузки были выявлены на корковом уровне. Пороги рефлекторных ответов при ТМС в первый день после 7-дневной тренировки достоверно снизились у всех исследуемых мышц (m. biceps brachii – на 12 %, m. triceps brachii – на 7 %, m. flexor carpi radialis – на 17 %, m. abductor pollicis brevis – на 16 %). Через 7 дней после прекращения физической нагрузки пороговые значения ВМО вернулись к первоначальному уровню.

Латентность пороговых ВМО при ТМС после эксперимента увеличилась по сравнению с фоном у m. biceps brachii на 10 %, m. flexor carpi radialis на 0,5 % и вернулась к фоновым значениям на 7-й день. Латентность ВМО m. triceps brachii изменялась незначительно. Амплитуда ВМО m. biceps brachii при ТМС сразу после тренировочной серии снизилась ниже пороговых значений ($0,27 \pm 0,04$ мВ) по сравнению с фоном ($0,66 \pm 0,07$ мВ) и достоверно увеличилась через 7 дней после тренировки ($1,42 \pm 0,29$ мВ) по сравнению с предыдущими регистрациями ($p < 0,05$). В течение 7 дней после завершения силовых нагрузок была обнаружена тенденция к увеличению амплитуды ВМО m. triceps brachii и m. flexor carpi radialis.

Необходимо отметить, что, несмотря на уменьшение амплитуды ВМО на первый день после 7-дневной тренировки, у всех испытуемых увеличилась зона, при ТМС которой регистрировались моторные ответы *m. biceps brachii*. У одного из испытуемых ВМО *m. biceps brachii* были зарегистрированы только на

первый день после эксперимента, в остальные дни контрольных тестов ответы наблюдались только в дистальных мышцах. На рис. 1 представлены оригинальные записи ВМО мышц руки при ТМС испытуемого К.В. до и после цикла тренировочных занятий.

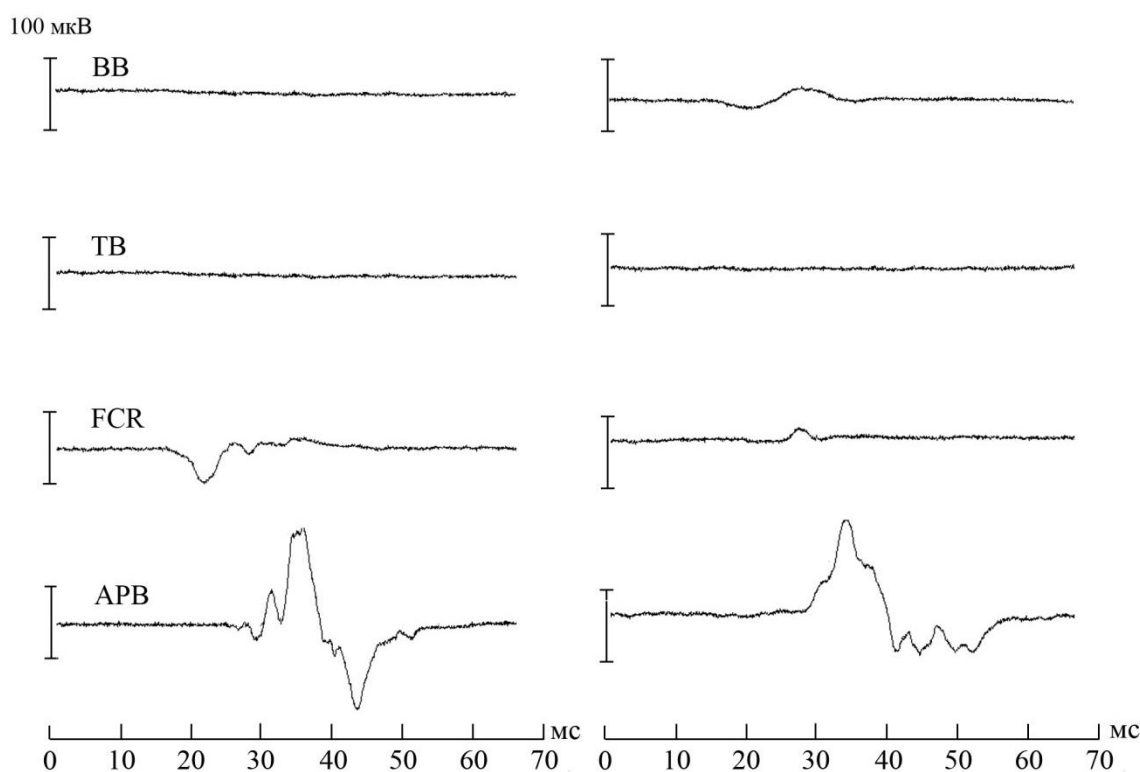


Рис. 1. Моторные ответы мышц правой руки у испытуемого К.В. при ТМС до (слева) и после (справа) цикла тренировочных занятий.
BB – *m. biceps brachii*, TB – *m. triceps brachii*, FCR – *m. flexor carpi radialis*, APB – *m. abductor pollicis brevis*

Пороги ВМО при ЭМС на спинальном уровне (С7–Т1 позвонки) незначительно повышались на 1-й и 7-й день после прекращения физической нагрузки. Латентность ВМО мышц флексоров при этом достоверно снизилась в первый день после 7-дневной тренировки: *m. biceps brachii* и *m. flexor carpi radialis* – на 11 % ($p < 0,05$). При ЭМС шейного отдела спинного мозга амплитуда максимальных ВМО всех исследуемых мышц увеличилась в первый день после прекращения тренировки. Минимальный прирост амплитуды был зарегистрирован у мышц флексоров *m. biceps brachii* и *m. flexor carpi radialis* – на 13 и 38 % соответственно ($p > 0,05$). Досто-

верное увеличение амплитуды ВМО наблюдалось у *m. triceps brachii* на 67 % и *m. abductor pollicis brevis* на 99 % ($p < 0,05$).

Если при ЭМС наблюдалось некоторое увеличение порогов ВМО, то при ЧЭССМ после эксперимента была зарегистрирована тенденция к их снижению. Латентность ответов всех мышц при ЧЭССМ была меньше после тренировки как через 1, так и через 7 дней. Амплитуда ВМО при ЧЭССМ всех мышц достоверно снизилась на 7-й день после эксперимента по сравнению с фоновыми значениями (*m. biceps brachii* – на 25 %, *m. triceps brachii* – на 49 %, *m. abductor pollicis brevis* – на 40 %), за исключением

m. flexor carpi radialis, амплитуда которого увеличилась на 60 % ($p < 0,05$).

Сила стимула для вызова максимального М-ответа *m. biceps brachii* уменьшилась в первый день после тренировки ($36,63 \pm 5,12$ мА) и увеличилась на 7-й день

($52,13 \pm 5,95$ мА) по сравнению с фоновыми значениями ($49,25 \pm 6,24$ мА). Амплитуда М-ответа на первый и седьмой дни после эксперимента была меньше по сравнению со значениями до эксперимента, но различия были не достоверны (рис. 2).

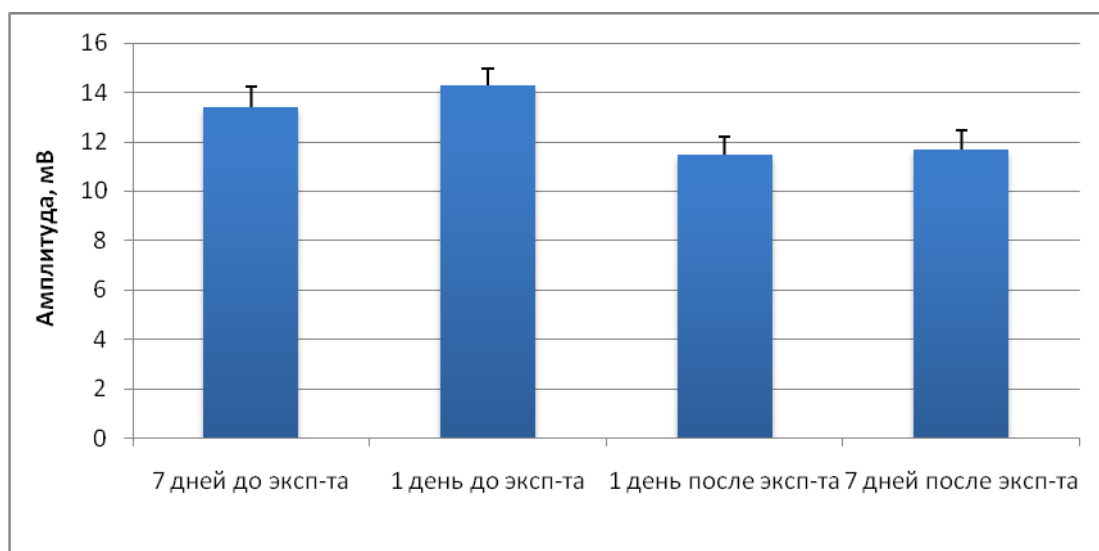


Рис. 2. Амплитуда М-ответа *m. biceps brachii*

Также на фоне снижения амплитуды ответов была выявлена тенденция увеличения латентного периода появления М-ответа на 1-й и 7-й дни после прекращения нагрузки: на 11 и 22 % соответственно ($p > 0,05$).

Обсуждение. Известно, что увеличение силы сокращения мышц может происходить за счет увеличения числа активных двигательных единиц (ДЕ), повышения частоты разрядов ДЕ и синхронизации активности ДЕ [11]. Выполнение двигательного действия, требующее значительных мышечных усилий, сопровождается более интенсивной эфферентной импульсацией, которая приводит к увеличению числа активных ДЕ и рекрутированию крупных по размеру ДЕ [12]. В нашем исследовании пластичность моторной системы проявилась в приросте силовых возможностей испытуемых почти на 20 % и их сохранении в течение недели после тренировок. При индивидуальном анализе параметров ЭМГ *m. biceps brachii* у 60 % испытуемых на седьмой день после завершения тренировочного периода было зафиксировано появление высокоамплитудных потенциалов действия с

низкой частотой, что может говорить о синхронизации активности ДЕ либо о возбуждении быстрых высокопороговых ДЕ. У остальных 40 % испытуемых на ЭМГ были выявлены низкоамплитудные биопотенциалы с большей частотой, отражающие вовлечение в работу большего количества ДЕ.

Исходя из представлений об иерархической организации моторной системы, мозг является управляющей системой по отношению к исполнительным структурам и управляемой через афферентные входы [4]. Под воздействием локальной физической нагрузки, направленной преимущественно на развитие силы *m. biceps brachii*, выявлено расширение зоны возбуждения моторной коры этой мышцы. О повышении возбудимости моторной коры также свидетельствует снижение порогов ВМО всех исследуемых мышц.

В исследованиях возбудимости коры при подъеме или удержании груза было показано, что наибольшая возбудимость проявляется непосредственно перед выполнением поставленной задачи [13]. Авторы объясняют это тем, что моторная кора принимает участие

только в формировании правильной двигательной программы и последующее управление мышечной активностью передается в подкорковые структуры. Значительное снижение амплитуды ответов *m. biceps brachii* при ТМС на первый день после 7-дневной тренировки может также характеризоваться переходом управления этой мышцей с коркового уровня на подкорковый [14], что свидетельствует о начале автоматизации двигательного действия. Полученные нами результаты подтверждают, что целенаправленная двигательная деятельность сопровождается изменениями нейрональных сетей и расширением представительства задействованных мышц в коре головного мозга [15].

Если программирование целенаправленных двигательных действий осуществляется в головном мозге, то непосредственное управление скелетной мышцей осуществляется мотонейронным пулом – группой α -мотонейронов, локализованных в сегментах спинного мозга, аксоны которых заканчиваются на мышечных волокнах [10, 12]. В регуляции локомоторной активности большое значение имеют нейрональные сети интернейронов спинного мозга, располагающиеся в шейном и поясничном утолщениях [6, 16]. Электромагнитная и электрическая стимуляции спинного мозга наносились на плечевое сплетение спинномозговых нервов между седьмым шейным и первым грудным позвонками. Есть сведения, что при стимуляции вышележащих сегментов ВМО в большей степени появляются в дистальных мышцах, а на уровне С7–Т1 – в проксимальных. Механизмы появления рефлекторных ответов при стимуляции спинного мозга электромагнитным и электрическим стимулом различны. При ЧЭССМ распространение тока происходит перпендикулярно позвоночному столбу, активируются в основном нейроны афферентных дорсальных корешков спинного мозга [17]. В генезе появления ответов при ЭМС лежит активация интернейронов спинного мозга и эфферентных вентральных корешков [18], т.е. она способна проникать более глубоко по сравнению с ЧЭССМ. По нашему мнению, именно с этим связана более высокая латентность ВМО при ЧЭССМ по

сравнению с ЭМС до начала 7-дневной тренировки. После выполнения предложенных нагрузок повысилась афферентная проводимость задействованных мышц, и латентный период ВМО мышц при ЧЭССМ приблизился ко времени появления ответов при ЭМС. Также о пластичности чувствительных волокон дорсальных корешков спинного мозга может свидетельствовать увеличение амплитуды ВМО при ЧЭССМ мышц флексоров и снижение ответов экстензоров.

Амплитуда моторного ответа мышцы в значительной степени зависит от соотношения в ней быстрых и медленных ДЕ. При выполнении движений с проявлением МПС активируются быстрые ДЕ, которые крупнее медленных ДЕ, имеют высокий порог возбуждения и большую амплитуду ответов [12]. Тренировочная программа была построена таким образом, что упражнение выполнялось преимущественно с весом 50 и 70 % от МПС, в этом случае не могли рекрутироваться все быстрые ДЕ. Исследование моторного ответа *m. biceps brachii* выявило тенденцию повышения возбудимости *p. musculocutaneus* на 1-й день после эксперимента и снижение на 7-й день по сравнению с фоном. Снижение амплитуды М-ответов и увеличение латентного периода после эксперимента может свидетельствовать о преимущественном возбуждении медленных ДЕ. У испытуемого Л.К. была зарегистрирована прямопропорциональная зависимость увеличения МПС, амплитуды ЭМГ и М-ответа *m. biceps brachii*. Можно предположить, что выполняемая силовая нагрузка привела у данного испытуемого к активности быстрых ДЕ.

Заключение. Результаты исследований показали, что моторная система реагирует на непродолжительную физическую нагрузку изменениями на всех уровнях построения движения: кортикальном, спинальном и периферическом. Наибольшая пластичность проявляется на корковом уровне: 7-дневная тренировка привела к увеличению в моторной коре зоны возбуждения исследуемых мышц, автоматизации двигательной программы и управлению движением на подкорковом уровне. Прекращение тренировочных нагрузок сопровождалось возвращением воз-

будимости моторной коры на исходный уровень. Наименьшая пластичность моторной системы человека была выявлена на спинальном уровне. Изменения параметров ВМО наблюдались только в снижении латентности при ЧЭССМ в 1-й и 7-й дни после прекращения нагрузок, что может свидетельствовать

об увеличении чувствительности афферентных входов спинного мозга. На периферическом уровне моторной системы наблюдалось рекрутирование новых мышечных волокон исследуемых мышц и изменение параметров их биоэлектрoактивности.

Литература

1. *Minassian K., Hofstoetter U.S.* Spinal Cord Stimulation and Augmentative Control Strategies for Leg Movement after Spinal Paralysis in Humans. *CNS Neuroscience & Therapeutics*. 2016; 22 (4): 262–270.
2. *Томиловская Е.С., Мошонкина Т.Р., Городничев Р.М., Шигуева Т.А., Закирова А.З., Пивоварова Е.А., Савохин А.А., Селионов В.А., Семенов Ю.С., Бревнов В.В., Китов В.В., Герасименко Ю.П., Козловская И.Б.* Механическая стимуляция опорных зон стоп: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека. *Физиология человека*. 2013; 39 (5): 34–41.
3. *Щербакoва Н.А., Мошонкина Т.Р., Савохин А.А., Селионов В.А., Городничев Р.М., Герасименко Ю.П.* Неинвазивный метод управления спинальными локомоторными сетями человека. *Физиология человека*. 2016; 42 (1): 73.
4. *Бернштейн Н.А.* О построении движений. М.: Медгиз; 1947. 255.
5. *Анохин П.К.* Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина; 1975. 448.
6. *Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Puhov A., Moshonkina T., Savochin A., Selionov V., Roy R.R., Lu D.C., Edgerton V.R.* Initiation and modulation of locomotor circuitry output with multi-site transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord in non-injured humans. *Neurophysiol.* 2015; 113 (3): 834–842.
7. *Bogacheva I.N., Musienko P.E., Shcherbakova N.A., Moshonkina T.R., Savochin A.A., Gerasimenko Yu.P.* Analysis of locomotor activity in decerebrate cats using electromagnetic and epidural electrical stimulation of the spinal cord. *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2014; 44 (5): 552–559.
8. *Городничев Р.М., Беляев А.Г., Шляхтов В.Н.* Магнитная стимуляция мышц как новый метод повышения их силовых возможностей. *Теория и практика физической культуры*. 2015; 6: 8–11.
9. *Хакимуллина Д.Р., Кашиеваров Г.С., Хафизова Г.Н., Габдрахманова Л.Д., Ахметов И.И.* Модельные антропометрические и морфологические характеристики бегунов на различные дистанции. *Наука и спорт: современные тенденции*. 2015; 6 (1): 92–96.
10. *Ланская Е.В., Ланская О.В., Андриянова Е.Ю.* Механизмы нейропластичности кортикоспинального тракта при занятиях спортом. *Ульяновский медико-биологический журнал*. 2016; 1: 127–136.
11. *Мак-Комас А.Дж.* Скелетные мышцы. Киев: Олимпийская литература; 2001. 408.
12. *Персон Р.С.* Спинальные механизмы управления мышечным сокращением. М.: Наука; 1985. 184.
13. *Казенников О.В., Левик Ю.С.* Исследование возбудимости моторной коры в задаче удержания груза. *Физиология человека*. 2009; 35 (5): 71–78.
14. *Lemon R.N., Johansson R.S., Westling G.* Corticospinal control during reach, grasp, and precision lift in man. *Neuroscience*. 1995; 15: 6145.
15. *Иоффе М.Е.* Пластичность двигательных структур мозга и двигательное обучение. *Физиология мышц и мышечной деятельности: материалы III Всероссийской школы-конференции*. 1–4 февраля 2005 г. М.; 2005: 48.
16. *Городничев Р.М., Пивоварова Е.А., Пухов А., Моисеев С.А., Савохин А.А., Мошонкин Т.Р., Щербакoва Н.А., Килимник В.А., Селионов В.А., Козловская И.Б., Эджертон Р., Герасименко Ю.П.* Чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека. *Физиология человека*. 2012; 38 (2): 46–56.
17. *Troni W., Bianco C., Moja M.C., Dotta M.* Improved methodology for lumbosacral nerve root stimulation. *Muscle & Nerve*. 1996; 19 (5): 595.
18. *Rossini P.M., F. Pauri.* Neuromagnetic integrated methods tracking human brain mechanisms of sensorimotor areas ‘plastic’ reorganization. *Brain Res. Rev.* 2000; 33: 131–154.

HUMAN MOTOR SYSTEM PLASTICITY UNDER LOCAL PHYSICAL LOAD

A.M. Pukhov, S.M. Ivanov, E.N. Machueva, E.A. Mikhaylova, S.A. Moiseev

Velikiye Luki State Academy of Physical Education and Sport, Velikiye Luki, Russia

e-mail: alexander-m-p@yandex.ru

The rearrangement of neuronal network interaction is observed in the motion control system under the influence of internal and external factors. This phenomenon is called plasticity. We found out that the stimulation of different levels of motor system could cause single involuntary muscle contractions and continued locomotion. Herein, reafference played a significant role.

The objective of the study was to investigate different levels of the human motor system plasticity under local load-bearing motor activity.

Materials and Methods. The study enrolled 5 volunteers, who conducted local-bearing motor activity for 7 days. Before and after the 7-day training, the authors registered motor responses of the right upper limb under transcranial magnetic stimulation, transcutaneous electric and electromagnetic spinal cord stimulation, and *n.musculocutaneus* electrical stimulation. Electromyographic and dynamometric characteristics of maximum voluntary contraction were also studied.

Results. After a 7-day load-bearing training of the shoulder flexor muscles there were some changes in maximum voluntary contraction power of *m. biceps brachii* and the muscles motor responses parameters of the upper limb under the cortical, spinal and peripheral stimulations. At the cortical level there was observed an increase in motor cortex area, which caused the upper limbs muscles responses. At the spinal level there was an increase in excitability of afferent input. There were also some changes at a peripheral level. The study of *m.biceps brachii* motor responses revealed insignificant increase in the excitability of *n.musculocutaneus* on the first day of the experiment and its decrease on the seventh day as compared with the background. The results proved significant structural plasticity of all motor system levels, which control motion under the influence of load-bearing training.

Keywords: motor system plasticity, electromyography, transcranial magnetic stimulation, electromagnetic spinal cord stimulation, transcutaneous electric spinal cord stimulation, M-response.

References

1. Minassian K., Hofstoetter U.S. Spinal Cord Stimulation and Augmentative Control Strategies for Leg Movement after Spinal Paralysis in Humans. *CNS Neuroscience & Therapeutics*. 2016; 22 (4): 262–270.
2. Tomilovskaya E.S., Moshonkina T.R., Gorodnichev R.M., Shigueva T.A., Zakirova A.Z., Pivovarova E.A., Savokhin A.A., Selionov V.A., Semenov Yu.S., Brevnov V.V., Kitov V.V., Gerasimenko Yu.P., Kozlovskaya I.B. Mekhanicheskaya stimulyatsiya opornykh zon stop: neinvazivnyy sposob aktivatsii generatorov shagatel'nykh dvizheniy u cheloveka [Mechanical stimulation of feet step zones: noninvasive activation method of stepping generators in humans]. *Fiziologiya cheloveka*. 2013; 39 (5): 34–41 (in Russian).
3. Shcherbakova N.A., Moshonkina T.R., Savokhin A.A., Selionov V.A., Gorodnichev R.M., Gerasimenko Yu.P. Neinvazivnyy metod upravleniya spinal'nymi lokomotornymi setyami cheloveka [Non-invasive method of human spinal locomotor systems control]. *Fiziologiya cheloveka*. 2016; 42 (1): 73 (in Russian).
4. Bernshteyn N.A. *O postroenii dvizheniy* [Generation of movements]. Moscow: Medgiz; 1947. 255 (in Russian).
5. Anokhin P.K. *Ocherki po fiziologii funktsional'nykh sistem* [Essays on the physiology of functional systems]. Moscow: Meditsina; 1975. 448 (in Russian).
6. Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Puhov A., Moshonkina T., Savochin A., Selionov V., Roy R.R., Lu D.C., Edgerton V.R. Initiation and modulation of locomotor circuitry output with multi-site transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord in non-injured humans. *Neurophysiol*. 2015; 113 (3): 834–842.
7. Bogacheva I.N., Musienko P.E., Shcherbakova N.A., Moshonkina T.R., Savokhin A.A., Gerasimenko Yu.P. Analysis of locomotor activity in decerebrate cats using electromagnetic and epidural electrical stimulation of the spinal cord. *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2014; 44 (5): 552–559.

8. Gorodnichev R.M., Belyaev A.G., Shlyakhtov V.N. Magnitnaya stimulyatsiya myshts kak novyy metod povysheniya ikh silovykh vozmozhnostey [Magnetic stimulation of muscles as a new method to enhance their strength abilities]. *Teoriya i praktika fizicheskoy kul'tury*. 2015; 6: 8–11 (in Russian).
9. Khakimullina D.R., Kashevarov G.S., Khafizova G.N., Gabdrakhmanova L.D., Akhmetov I.I. Model'nye antropometricheskie i morfologicheskie kharakteristiki begunov na razlichnye distantsii [Model anthropometric and morphological characteristics of distance runners]. *Nauka i sport: sovremennye tendentsii*. 2015; 6 (1): 92–96 (in Russian).
10. Lanskaya E.V., Lanskaya O.V., Andriyanova E.Yu. Mekhanizmy neyroplastichnosti kortikospinal'nogo trakta pri zanyatiyakh sportom [Mechanisms of corticospinal fiber neuroplasticity under physical activity]. *Ul'yanovskiy mediko-biologicheskyy zhurnal*. 2016; 1: 127–136 (in Russian).
11. McComas A. *Skeletnye myshtsy* [Skeletal muscle]. Kiev: Olimpiyskaya literatura; 2001. 408 (in Russian).
12. Person R.S. *Spinal'nye mekhanizmy upravleniya myshechnym sokrashcheniem* [Spinal mechanisms of muscle contraction control]. Moscow: Nauka; 1985. 184 (in Russian).
13. Kazennikov O.V., Levik Yu.S. Issledovanie vozbudimosti motornoy kory v zadache uderzhaniya gruzha [Study of motor cortex excitability in the load holding task]. *Fiziologiya cheloveka*. 2009; 35 (5): 71–78 (in Russian).
14. Lemon R.N., Johansson R.S., Westling G. Corticospinal control during reach, grasp, and precision lift in man. *Neuroscience*. 1995; 15: 6145.
15. Ioffe M.E. Plastichnost' dvigatel'nykh struktur mozga i dvigatel'noe obuchenie [Brain motor structures plasticity and motor learning]. *Fiziologiya myshts i myshechnoy deyatel'nosti: materialy III Vserossiyskoy shkoly konferentsii* [Muscle and muscle activity physiology: Proceedings of the 3rd All-Russian conference]. 2005 February, 1–4. Moscow; 2005: 48 (in Russian).
16. Gorodnichev R.M., Pivovarova E.A., Pukhov A., Moiseev S.A., Savokhin A.A., Moshonkin T.R., Shcherbakova N.A., Kilimnik V.A., Selionov V.A., Kozlovskaya I.B., Edzherton R., Gerasimenko Yu.P. Chreskozhnaya elektricheskaya stimulyatsiya spinnogo mozga: neinvazivnyy sposob aktivatsii generatorov shagatel'nykh dvizheniy u cheloveka [Transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord: a noninvasive tool to activate stepping pattern generators in humans]. *Fiziologiya cheloveka*. 2012; 38 (2): 46–56 (in Russian).
17. Troni W., Bianco C., Moja M., Dotta M. Improved methodology for lumbosacral nerve root stimulation. *Muscle & Nerve*. 1996; 19 (5): 595.
18. Rossini P., Pauri F. Neuromagnetic integrated methods tracking human brain mechanisms of sensorimotor areas plastic reorganization. *Brain Research Reviews*. 2000; 33: 131–154.