

**В.С.Пикалюк
С.А.Кутя
Г.А.Мороз
И.А.Верченко
Т.С.Шимкус
Г.Р.Аджисалиев
А.Ю.Щербина**

Крымский государственный
медицинский университет
им. С.И. Георгиевского

Ключевые слова: возрастные особенности, гравитационные перегрузки, методы коррекции.

Надійшла: 07.09.2009

Прийнята: 29.09.2009

УДК: 599.323.4«46»:531.5:616-084

ВОЗРАСТНЫЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ И СИСТЕМ ОРГАНИЗМА ПОД ВЛИЯНИЕМ РАЗЛИЧНЫХ ГРАВИТАЦИОННЫХ ПЕРЕГРУЗОК И РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДАХ ИХ КОРРЕКЦИИ

Резюме. Изучены возрастные особенности строения и функции отдельных органов и систем организма при воздействии гравитационных перегрузок, а также эффективность способов защиты различной природы. Установлены возрастные особенности морфогенеза костной системы, легких, желудка, миокарда, тимуса, селезенки, надпочечника, клеточного и биохимического состава крови при воздействии гравитационных перегрузок в эксперименте. Получены морфологические доказательства эффективности применения использованных в работе способов повышения устойчивости к действию гравитационных перегрузок, а именно физического, фармакологического (применение отечественных препаратов глютаргин и липофлавонол) и их комбинации.

Морфологія. – 2009. – Т. III, № 3. – С. 84-89.

© В.С.Пикалюк, С.А.Кутя, Г.А.Мороз, И.А.Верченко, Т.С.Шимкус, Г.Р.Аджисалиев, А.Ю.Щербина, 2009

Pikalyk V.S., Kutya S.A., Moroz G.A., Verchenko I.A., Shumkus T.S., Adzhusaliev G.R., Sherbina A.Yu. Age morphofunctional features of organs and systems of organism under different gravitational overload influence and different methods of their correction.

Summary. Age features of a structure and function of separate organs and systems of an organism were investigated under effect of gravitational overloads, and also efficiency of protection methods of various nature. Age features of a morphogenesis of bone system, lungs, stomach, myocardium, thymus gland, spleen, suprarenal glands, cellular and biochemical composition of blood are established under effect of gravitational overloads in experiment. Morphological proofs of effectiveness of methods of stability augmentation to gravitational overloads, namely physical, pharmacological (application of domestic medicines Glutarginum and Lipoflavon) and their combinations are received.

Key words: age features, gravitational overloads, protection methods.

Введение

Современное развитие науки и техники выдвигает проблему изучения адаптации организма к различным факторам внешней среды. Особый интерес представляет изучение длительного влияния факторов высотного и космического полетов на организм животных и человека (ускорения, вибрация, невесомость и т. д.) и разработка мероприятий, повышающих его устойчивость к действию экстремальных условий. Важное место среди космических факторов занимают гравитационные перегрузки. Они возникают на различных участках полета и могут представить угрозу для жизни и деятельности космонавта. Для достижения господства в воздухе в XXI веке авиация приобретет новое качество — сверхманевренность, которая сопряжена с воздействием длительных динамических перегрузок с высоким градиентом нарастания и спада (Пономаренко

В.А., 2001).

В настоящее время одним из актуальных аспектов является изучение методов защиты от перегрузочных ускорений пилотов сверхзвуковой авиации, подвергающихся во время полетов действию больших по величине, продолжительности и скорости нарастания-спада гравитационных перегрузок порядка 9-12 g, т.к. методы, применяемые в современной авиации, не оказывают достаточного эффекта, о чём свидетельствует довольно высокие отрицательные показатели профессионального здоровья лётного состава (Вартбаронов Р.А. и соавт., 1996).

Цель

На протяжении 5 лет выполнялась научно-исследовательская работа, целью которой являлось комплексное изучение возрастных особенностей строения отдельных органов и систем организма в условиях действия гравитационных

перегрузок и установление степени эффективности фармакопрофилактики и способа физической защиты от гипергравитации.

Материалы и методы

Исследование проведено на 216 крысах линии Вистар. Проводили биометрические (в том числе, органо- и остеометрию) исследования.

Гистологическое исследование включало использование окрасок гематоксилином-эозином, Ван-Гизон, азури-П-эозином, суданом III, суданом черным Б. Гистохимическое исследование заключалось в постановке ШИК-реакции и использовании окраски альциановым синим.

Гистоморфометрическое исследование проводили с помощью цитоморфологического комплекса "Olympus" – CX 31 и цифровой видеокамеры "Olympus" – C 5050 ZOOM с объективами микроскопа Plan 4 x 0,10, 10 x /0,25 и Plan 40 x /0,65. С помощью компьютерной программы Image-Pro Plus Version 4.5 проводили морфометрию.

Химический состав костей определяли процентно-весовым методом по разнице в весе нативной, высушенной и озоленной в муфельной печи кости. Содержание кальция, магния, калия и натрия в золе определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре ААС-3 атомно-абсорбционным методом с атомизацией в пламени. Содержание фосфора определяли спектрофотометрическим методом в видимой области спектра на спектрофотометре СФ-26.

Биомеханические характеристики плечевых костей определяли при изгибе на универсальной нагрузочной машине Р-0.5 со скоростью нагружения 0,25 мм/мин вплоть до разрушения.

Определение микротвердости костей осуществляли по стандартной методике при помощи прибора ПМТ-3.

Рентгеноструктурное исследование костного порошка проводили на аппарате ДРОН-2,0 с гониометрической приставкой ГУР-5, использовали излучение меди с длиной волны 0,1542 нм; напряжение и сила анодного тока составляли соответственно 30 кВ и 20 А. Дифрагированные рентгеновские лучи регистрировали в угловом диапазоне от 2° до 37° со скоростью записи 1° в минуту. Получали дифрактограммы.

Исследование крови заключалось в приготовлении тонкого мазка, его окраски по Романовскому-Гимзе и последующем подсчете лейкоцитов.

Активность антиоксидантной системы оценивали по содержанию ТБК-активных продуктов в сыворотке крови. Определению их концентрации определяли в соответствии с инструкцией для стандартного набора реактивов «ТБК-АГАТ» на спектрофотометре типа КФК-3.

Электронно-микроскопическое исследование (трансмиссионная и растровая микроскопии)

проводили по стандартным методикам.

Статистическая обработка цифровых данных результатов исследования проводилась с использованием общепринятых методов вариационной статистики. Вычисления проводили на компьютере с процессором Intel Pentium 200 ММХ с использованием лицензионных программ статистического анализа.

Результаты и их обсуждение

Проведенное исследование позволило установить, что воздействие гипергравитации приводит к ускорению темпов роста трубчатых костей, что проявляется однотипными, характерными для всех возрастных групп структурными изменениями, максимально выраженными у неполовозрелых животных: увеличением ширины и толщины середины диафизов большеберцовых костей, расширением зоны наружных генеральных пластин и остеонного слоя диафиза, диаметра остеонов, а также расширением эпифизарного хряща большеберцовой кости за счёт превалирования зон пролиферативного и дефинитивного хрящей, с параллельным увеличением в этих зонах количества хондроцитов.

Гравитационные перегрузки длительностью 10 суток приводят к увеличению минеральной насыщенности трубчатых костей неполовозрелых животных, гипогидратации и снижению органического компонента, что сопровождается увеличением содержания кальция и фосфора. Эти же показатели у половозрелых животных практически соответствуют контролю на протяжении всего опыта.

Гравитационные перегрузки длительностью 10 дней вызывают снижение прочности и жёсткости плечевых костей животных всех возрастных групп. Воздействие перегрузок на протяжении 30-ти дней приводит у крыс неполовозрелого и старческого возраста к увеличению прочности и жёсткости исследуемых костей. Во всех возрастных группах отмечаются признаки нарушения строения кости как материала, проявляющиеся в изменении их микротвердости, нарушении симметрии и дестабилизации кристаллической решетки, однородности расположения кристаллов гидроксиапатита.

Использованные в эксперименте методы повышения устойчивости к действию гравитационных перегрузок (физический и фармакологический) оказывают позитивное влияние на ростовые процессы, структуру, минерализацию и биомеханические свойства костей, приближая, в большинстве случаев, исследуемые показатели к контрольным значениям.

Воздействие гравитационных перегрузок на протяжении всего опыта вызывает некоторое сокращение, относительно контроля, остеометрических показателей исследуемых позвонков у животных всех возрастных групп, что связано с активизацией процессов перестройки трабеку-

лярного аппарата позвонков, в результате воздействия гравитационных перегрузок.

Адаптационные процессы более активно развиваются у крыс репродуктивного возраста, о чём свидетельствует меньшее отклонение от контроля остеометрических показателей. В позвонках животных периода старческих изменений остеометрические показатели отклоняются от контроля минимально, что свидетельствует о наличии активно происходящих процессов, направленных на реструктуризацию кости как органа, продолжающего перестраиваться в связи с вновь возникшими условиями. Чётко определяемая "зональность" ростовой пластинки, а также нормальное строение хондроцитов свидетельствует об отсутствии явно выраженных изменений ее структуры у животных всех возрастных периодов. Расширение хрящевой пластинки роста связано с задержкой первичного остеогенеза, особенно проявляющегося у неполовозрелых и половозрелых животных при более длительном периоде воздействия гипергравитации. Кроме этого, воздействие гравитационных перегрузок приводит к увеличению содержания минеральных веществ в исследуемых позвонках, что также может быть объяснено увеличением костной массы позвонков в связи с усилением трабекулярной структуры. Макроэлементный состав позвонков животных периода старческих изменений под воздействием гравитационных перегрузок изменяется незначительно. Разницу в содержании макроэлементов в разные экспериментальные сроки, учитывая незначительность выявленных изменений, скорее всего можно рассматривать как характерную для данного возраста специфическую устойчивость биохимических процессов, регулирующих минеральный обмен. Повышение минеральной насыщенности позвонков у животных неполовозрелого и старческого возраста сопровождается увеличением их микротвердости (Верченко И.А., Пикалюк В.С., 2007; Кутя С.А. и соавт., 2008).

Выраженность изменений ростовых процессов, показателей гистоморфометрии, химического состава костей и их биомеханических характеристик находится в прямой зависимости от условий, в которых находились подопытные животные.

Более всего влиянию гипергравитации подвержены позвонки грудного отдела позвоночного столба, о чём, в первую очередь, свидетельствуют выявленные особенности динамики изменений показателей остеометрии и химического состава. Объяснением этому может служить положение "о единстве и взаимосвязи структуры и функции". У грызунов грудной отдел позвоночного столба имеют меньшую функциональную нагрузку, в связи с чем грудные позвонки, в отличие от поясничных, более нагружаемых, «тренированных», оказываются в менее выгодных

условиях и обладают пониженной устойчивостью к воздействию гравитационных перегрузок.

Таким образом, на протяжении всего опыта ростовые процессы, морфоструктура, химический состав и биомеханические свойства позвонков животных всех возрастных групп претерпевают существенные изменения, ориентированные, в первую очередь, на адаптацию позвоночного столба, к условиям измененной гравитации. Исползованный в эксперименте метод физической защиты нивелирует изменения, возникающие в позвонках животных всех возрастных групп под влиянием гравитационных перегрузок, что экспериментально подтверждается их меньшей выраженностью.

Воздействие гравитационных перегрузок на протяжении всего эксперимента вызывало значительные изменения в легких у животных всех возрастных групп. Адаптационные процессы более активно развивались в легких крыс неполовозрелого и репродуктивного возраста, о чем свидетельствуют изменения на органном, тканевом и ультраструктурном уровнях, имеющие меньшую выраженность к 30-му дню. В легких старых животных на 30 сутки эксперимента преобладали дистрофические и деструктивные процессы, что может свидетельствовать о развитии декомпенсации в ответ на длительное воздействие фактора на фоне иволютивных изменений в легочной ткани и срыве адаптационно-приспособительных механизмов.

Выраженность гистоморфометрических показателей, находится в прямой зависимости от условий, в которых находились подопытные животные. На фоне применения физической защиты, фармакологической коррекции и сочетания данных методов во всех возрастных группах наблюдается в различной степени выраженная положительная динамика. При применении физической защиты в течение 10 и 30 дней эксперимента наиболее выраженный корригирующий эффект метода был выявлен в группе половозрелых животных. При использовании фармакологической коррекции в большинстве случаев действие препарата оказывало статистически недостоверный эффект, однако изменения носили четко выраженную положительную динамику. Наиболее выражено действие фактора было в группе половозрелых животных после 30 дней эксперимента. При сочетанном использовании физической защиты и фармакологической коррекции как после 10, так и после 30 дней опыта наиболее значимая положительная динамика наблюдалась в группе животных репродуктивного возраста. При этом в легких неполовозрелых крыс данные изменения также были достаточно хорошо заметны, а в группе крыс старческого возраста наблюдалась тенденция к уменьшению положительной динамики с увеличением длительности эксперимента (Шимкус Т.С., Нечипоренко Г.В.,

2007).

В результате выполненных исследований установлено, что у крыс третьей возрастной группы, при действии гипергравитации на протяжении всего эксперимента, развивались нарушения структурной организации желудка. Выявленная нами диссоциация степени поражения клеток секреторных отделов главных желез, по-видимому, связана с их различным функциональным состоянием. Более чувствительными они оказались при длительном воздействии (30 дней). У животных других возрастных групп также наблюдались как количественные, так и качественные изменения клеточного состава слизистой оболочки желудка и на клеточном, и на субклеточном уровнях их структурной организации, особенно на десятидневном сроке наблюдения. Изменения исследовавшихся показателей менее выражены при комбинированном использовании физической защиты и парентерального введения глутаргина (Аджисалиев Г.Р., Пикалюк В.С., 2007).

Изменения в лейкоцитарной формуле половозрелых крыс при 10 дневном систематическом воздействии гипергравитации были незначительными и характеризовались лишь увеличением в 1,7 раза относительного количества моноцитов. При 30 дневном воздействии такие сдвиги в лейкограмме, как: увеличение, в сравнении, с контролем почти в 3 раза содержания молодых форм гранулоцитов, незначительный лимфоцитоз и выраженное (почти в 2 раза) увеличение относительного количества моноцитов, говорят о напряжении лейкопоза в красном костном мозге и активирования миграционных процессов иммунокомпетентных клеток в центральных и периферических лимфоидных органах и может трактоваться как период неустойчивой адаптации к стрессорному воздействию.

Выраженное увеличение, в 2,4 раза, относительного содержания нейтрофилов и уменьшение почти в 1,8 раза количества лимфоцитов в мазках крови половозрелых крыс при воздействии перегрузок в течение 10 дней, по нашему мнению, характеризует выраженную стрессорную реакцию организма, проявляющуюся нарушением лейкопоза и иммунодефицитом. Увеличение кратности гипергравитационных воздействий до 30 дней характеризовалось незначительным снижением относительного содержания в лейкограмме нейтрофилов и моноцитов, соответственно на 21,7% и 17,2%, на фоне увеличения на 25,7% количества лимфоцитов, что можно трактовать как стабилизацию реакций общего адаптационного синдрома при многократных гравитационных перегрузках.

Изменения лейкоцитарной формулы старых крыс при систематическом гипергравитационном воздействии в виде увеличения относительного количества нейтрофилов в 1,2 и 1,8 раза, соот-

ветственно, с выраженным, в 2,4 раза, преобладанием молодых форм (30 дней), снижением на 17,7% содержания лимфоцитов и увеличением на 30% моноцитов, свидетельствует, на наш взгляд, о хроническом стрессе и возможностью, при увеличении кратности воздействия более 30 дней, к переходу в дистресс.

Анализ изменений в лейкоцитарной формуле мазков крови экспериментальных крыс, подвергавшихся систематическому воздействию поперечных гравитационных перегрузок на фоне применения физического и медикаментозного методов защиты, не позволяют сделать однозначные выводы. Следует отметить, что у половозрелых крыс ни один из методов защиты (физический, глутаргин, липофлавон) не оказал достоверного стабилизирующего эффекта. Относительное протекторное действие с приближением показателей лейкограммы к контрольным данным мы наблюдали у животных первых возрастных групп при 10-ти дневном воздействии гипергравитации на фоне применения глутаргина и при 30-ти дневном воздействии на фоне использования липофлавона.

Можно предположить, что при 10-ти дневном гипергравитационном воздействии адаптационные системы организма крыс активированы и находятся на стадии напряжения стресс-реакции. При этом активизируется антиоксидантная система организма, что ведет к снижению содержания в крови продуктов перекисного окисления липидов. Причем резервные возможности антиоксидантной системы более высокие у половозрелых крыс в сравнении со старыми животными.

При многократном (30 дней) воздействии поперечно-направленных гравитационных перегрузок наблюдали увеличение содержания ТБК-АП в сыворотке крови крыс всех возрастных групп, что выявляло ослабление антиоксидантной защиты организма и активацию свободнорадикальных процессов перекисного окисления липидов, являясь проявлением неспецифической стресс-реакции организма на хронические перегрузки. Причем, усиленное (более чем на 30% в сравнении с контролем) радикалообразование было характерно для половозрелых и старых животных.

Использование физического способа защиты от гипергравитации при 10-ти дневном воздействии оказывало положительный эффект, проявляющийся снижением ТБК-АП в сыворотке крови крыс лишь у половозрелых крыс, у старых животных наблюдалась обратная реакция антиоксидантной системы – значительное (более чем на 50%) усиление радикалообразования в сравнении с контролем. При 30-ти дневном воздействии отмечали преобладание компенсаторно-адаптационных реакций, проявляющихся в активации антиоксидантной системы. Применение

глутаргина и липофлавона для стабилизации окислительного гомеостаза у крыс, испытывающих многократные (10 и 30 дней) поперечные гравитационные перегрузки, выявило высокую антиоксидантную эффективность этих препаратов во всех возрастных группах животных и обеспечивало снижение содержания ТБК-АП в сыворотке крови крыс даже ниже контрольных значений.

Выявленные в надпочечниках гемодинамические нарушения и признаки функционального напряжения со структурными преобразованиями, являются проявлениями компенсаторно-приспособительной реакции этого органа на гипергравитационный стресс.

При исследовании морфогенеза вилочковой железы выявлен фазовый характер долговременной структурной адаптации к систематическому воздействию перегрузок. Морфофункциональные сдвиги в тимусе начинали формироваться уже при 10-ти дневном воздействии гипергравитации, достигая максимального развития ко второму сроку эксперимента (30 суток). Наибольшие изменения в органе выявлены у неполовозрелых (2-х месячных) крыс, что позволяет говорить о том, что они менее адаптированы к длительному гипергравитационно-индуцированному стрессу. Наиболее стойкими в отношении сохранения клеточной популяции тимуса оказались шестимесячные животные. У двенадцатимесячных крыс признаки стресс-реакции накладываются на начальные проявления возрастной инволюции органа. Можно предположить, что дальнейшее увеличение кратности гипергравитационного воздействия, безусловно, приведет к истощению адаптационно-компенсаторных механизмов организма животных и развитию вторичного иммунодефицита.

Примененный в эксперименте способ физической защиты организма от стрессорного воздействия гипергравитации, по нашим данным, неэффективен в реализации повышения иммунного статуса организма. Относительная эффективность этого способа заключалась в некотором нивелировании лишь гемодинамических расстройств в органе. Применение же глутаргина и липофлавона при систематическом воздействии гравитационных перегрузок выявило определенную эффективность этих антиоксидантных препаратов в поддержании гомеостаза организма и, прежде всего его иммунной системы.

Основываясь на полученных результатах можно предположить, что с увеличением кратности воздействий гипергравитации, в селезенке крыс разных возрастных групп развиваются разной степени выраженности однотипные компен-

саторно-приспособительные реакции, направленные на нормализацию как гемоциркуляции в органе, так и его иммунокомпетентного статуса.

В структуре кардиомиоцитов неполовозрелых животных, подвергавшихся воздействию гравитационных перегрузок, преобладают дистрофически-адаптивные изменения, проявляющиеся появлением бухтообразных выпячиваний, конденсацией хроматина вблизи кариолеммы, появлением перинуклеарного отека. В то время как в кардиомиоцитах крыс старческого возраста превалировали дистрофически-деструктивные процессы, о чем свидетельствовали изменения в виде бухтообразных выпячиваний, конденсацией хроматина в виде глыбок, расположенных по всей кариоплазме, изменением формы и размеров митохондрий с просветлением матрикса и дезорганизацией крист. При применении физического метода защиты у неполовозрелых крыс, были более выражены проявления компенсаторных процессов. У крыс старческого возраста в кардиомиоцитах отмечали менее выраженные дистрофически-деструктивные изменения (Щербина А.Ю. и соавт., 2008).

Выводы

1. Установлены закономерности морфогенеза костной системы (длинных трубчатых костей и позвонков), легких, желудка, сердца, надпочечников, селезенки, тимуса, клеточного состава крови в условиях действия значительных по величине, градиенту нарастания-спада гравитационных перегрузок в различные возрастные периоды.

2. Выявлены возрастные особенности структуры костей, легких, желудка, сердца, надпочечников, селезенки, тимуса, клеточного состава крови крыс, подвергавшихся воздействию гравитационных перегрузок находясь в условиях физической защиты.

3. Установлены возрастные особенности строения надпочечников, селезенки, тимуса, легких, желудка, костей, клеточного состава крови крыс подвергавшихся воздействию гравитационных перегрузок на фоне парентерального применения фармакокорректоров (глутаргина и липофлавона), а также в комбинации с физической защитой.

Перспективы дальнейших разработок

Комплексное изучение возрастных особенностей строения отдельных органов и систем организма в условиях действия гравитационных перегрузок и установление степени эффективности фармакопрофилактики и способа физической защиты от гипергравитации.

Литературные источники

Аджисалиев Г. Р. Возрастные особенности морфометрических показателей эндокринных клеток желудка крыс при воздействии гравитационных перегрузок и при различных вариантах защиты от них / Аджисалиев Г. Р., Пикалюк В. С. // Таврический медико-биологический вестник. – 2007. – Т. 10, № 4. – С. 127–132.

Вартбаронов Р. А. Методологические проблемы влияния пилотажных перегрузок на функциональное состояние и профессиональное здоровье лётчика / Вартбаронов Р. А., Хоменко М. Н., Бондаренко Р. А. // Вестник Рос. АМН. – 1996. - № 7. – С. 19-25.

Верченко И. А. Возрастные особенности микротвердости позвонков различных отделов в процессе систематического воздействия гипергравитации и защите от нее. Корреляционная взаимосвязь микротвердости с показателями минеральной насыщенности и процентного содержания органических веществ / Верченко И.А., Пикалюк В.С. // Таврический медико-биологический вестник. – 2007. – Т. 10, № 4. – С. 150–155.

Кутя С. А. Микроэлементы и костная ткань / Кутя С. А., Пикалюк В. С., Верченко И. А. // Таврический медико-биологический вестник. – 2008. – Т. 11, № 3. – С. 168–173.

Пономаренко В. А. Лекции : медико-психологические проблемы деятельности лётчика в высокоманевренном полёте / Пономаренко В. А. // Авиакосмическая и экологическая медицина. — 2001. - Т. 35, № 2. - С. 22-26.

Шимкус Т. С. Макро-микроскопические изменения в легких под воздействием гипергравитации, нивелируемой методом физической защиты и фармакологической коррекцией / Шимкус Т. С., Нечипоренко Г. В. // Вісник морфології. – 2007. – Т. 13, № 2. – С. 293–300.

Щербина А. Ю. Ультраструктурные изменения кардиомиоцитов крыс линии Вистар разных возрастов под воздействием гравитационных перегрузок и их коррекции / Щербина А. Ю., Пикалюк В. С., Шаланин В. В. // Таврический медико-биологический вестник. – 2008. – Т. 11, № 3. – С. 155–158.

Пикалюк В.С., Кутя С.А., Мороз Г.А., Верченко И.А., Шимкус Т.С., Аджисалиев Г.Р., Щербина А.Ю. Вікові морфофункціональні особливості окремих органів та систем організму під впливом різноманітних гравітаційних перевантажень та різноманітних методах їх корекції.

Резюме. Вивчені вікові особливості будови і функції окремих органів і систем організму при дії гравітаційних перевантажень, а також ефективність способів захисту різної природи. Встановлені вікові особливості морфогенезу кісткової системи, легенів, шлунку, міокарду, тимусу, селезінки, надниркової залози, клітинного і біохімічного складу крові при дії гравітаційних перевантажень в експерименті. Отримані морфологічні докази ефективності вживання способів підвищення стійкості до дії гравітаційних перевантажень, що використовувалися в роботі, а саме фізичного фармакологічного (вживання вітчизняних препаратів глутаргін і ліпофлавіон) і їх комбінації.

Ключові слова: вікові особливості, гравітаційні перевантаження, методи корекції.