

## МЕХАНИЗМ ПРЕДВАРЯЮЩЕГО ОБЛЕГЧЕНИЯ Н-РЕФЛЕКСОВ МЫШЦ ГОЛЕНИ ЧЕЛОВЕКА ПРИ ПРОИЗВОЛЬНЫМ ДВИЖЕНИЯМ В КОНТРАЛАТЕРАЛЬНОМ ГОЛЕНОСТОПНОМ СУСТАВЕ

Поступила 20.03.13

У здоровых людей регистрировали Н-рефлексы камбаловидной и длинной малоберцовой мышц, отводя их активность, вызванную чрезкожной стимуляцией соответственно большеберцового и общего малоберцового нервов. Исследовали изменения величины Н-рефлексов и фоновую электрическую активность тестируемых мышц на протяжении премоторного периода произвольного подошвенного сгибания стопы контралатеральной конечности, которое выполнялось по световому сигналу; показателем начала кондиционирующего движения была ЭМГ-активность камбаловидной мышцы этой конечности. За 60–90 мс до инициации кондиционирующего контралатерального движения возникало предваряющее облегчение Н-рефлексов обеих тестируемых мышц. Величина этих рефлексов нарастала постепенно, достигая максимума на фоне выраженной ЭМГ-активности контралатеральной камбаловидной мышцы. Фоновые ЭМГ, отводимые от обеих тестируемых мышц, не обнаруживали существенных изменений на протяжении премоторного периода. Результаты тестов указывают на то, что предваряющее облегчение Н-рефлексов мышц голени в премоторный период произвольного движения контралатеральной нижней конечности обусловлено изменениями, происходящими в пресинаптической части дуг этих рефлексов. Предполагается, что такие изменения возникают в результате ослабления фонового пресинаптического торможения терминалей афферентов Ia тестируемых мышц под влиянием нисходящей активности супраспинальных структур. Ослабление пресинаптического торможения может способствовать облегчению поступления афферентных сигналов от проприорецепторов, обеспечивающему регуляцию изменений в нервной системе в пределах премоторного периода.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** Н-рефлекс, электромиография, произвольные движения, премоторный период, пресинаптическое торможение.

### ВВЕДЕНИЕ

Билатеральное взаимодействие конечностей играет важную роль в осуществлении различных видов движения. В основе такого взаимодействия лежит сопряженная двусторонняя активность спинальных нейронных сетей, как простейших (типа системы реципрокного торможения), так и более сложных (генераторов моторики). Паттерны этой активности запрограммированы генетически. В естественных условиях взаимодействие конечностей регу-

лируется также влияниями нисходящих систем и афферентных сигналов, поступающих от периферии. Координация движений правой и левой нижних конечностей человека исследовалась в ряде условий – при неподвижном положении туловища [1, 2], с использованием велоэргометрии [3, 4], во время ходьбы [5–8]. Известно, что координация движений происходит не только непосредственно в процессе их осуществления, но и в премоторный период, когда движение как таковое еще отсутствует. В это время наблюдаются ряд предваряющих изменений в ЦНС, направленных на оптимизацию предстоящего движения. Наиболее изученными из них являются предваряющие поструральные перестройки, описанные впервые группой Гурфинкеля [9]. Выяснению их характера и роли при движе-

<sup>1</sup>Запорожский государственный медицинский университет (Украина).  
Эл. почта: elena\_zenonovna@mail.ru (Е. З. Иванченко);  
slivko@zsmu.zp.ua (Э. И. Сливко).

ях нижних конечностей были посвящены ряд исследований, в которых использовались в основном биомеханические методики и регистрация ЭМГ [10–14].

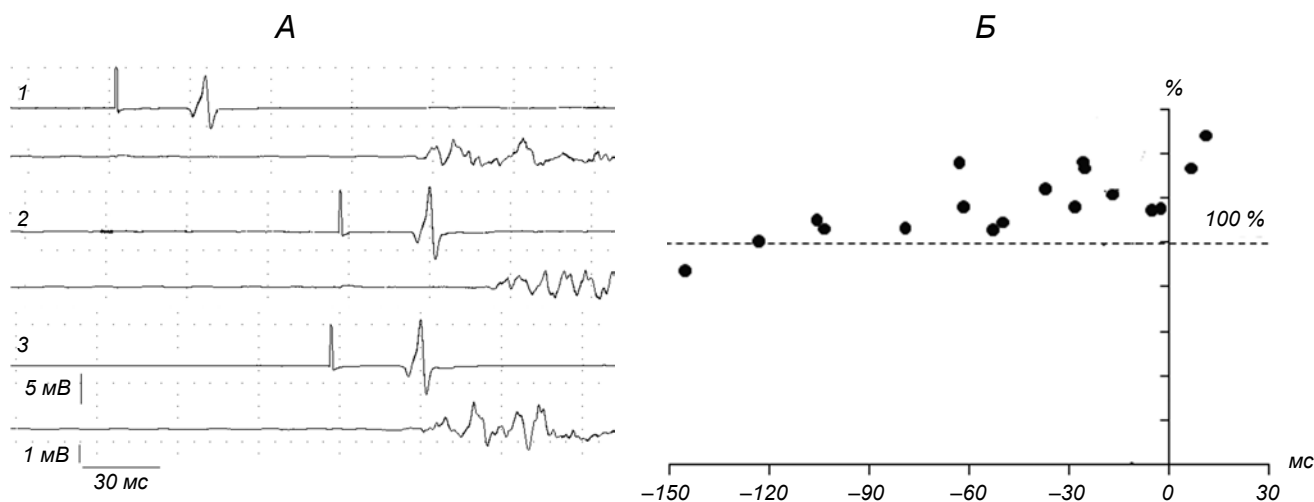
Н-рефлексометрия является одним из методов, которые позволяют исследовать передачу сигналов в спинальных нейронных цепях человека в ходе решения задач, связанных с движениями [15, 16]. Н-рефлекс представляет собой рефлекторную реакцию мышцы на электрическую стимуляцию ее собственных афферентных волокон Ia и реализуется в пределах двухнейронной рефлекторной дуги. Н-рефлексометрия нашла достаточно широкое применение и при изучении премоторных изменений в ЦНС. Так, было показано, что за несколько десятков миллисекунд до начала движений в контралатеральном голеностопном суставе Н-рефлекс камбаловидной мышцы облегчается [17–19]. Механизм данного феномена и его физиологическое значение пока остаются в ряде аспектов неясными. Исследованию этого вопроса была посвящена настоящая работа.

## МЕТОДИКА

Тесты были проведены на 26 здоровых людях – добровольцах обоего пола. Во время опыта испытуемые находились на кушетке, лежа на животе со свободно свисающими стопами. Были исследованы влияния кондиционирующего произвольного движения контралатеральной нижней конечности, производимого по типу простой зрительно-моторной реакции. В соответствии с предварительной инструкцией испытуемые по световому сигналу (вспышка светодиода) выполняли максимально быстро подошвенное сгибание стопы, контралатеральной стороне отведения Н-рефлекса, с немедленным последующим разгибанием. С целью определения момента начала движения регистрировали ЭМГ-активность упомянутой камбаловидной мышцы. Для отведения использовали биполярные накожные электроды диаметром 1 см с межэлектродным расстоянием 1.5 см. ЭМГ-сигналы усиливали и подавали на один из входов двухканального цифрового осциллографа Handiscope HS3 («Tie-Pie engineering», Нидерланды), соединенного с персональным компьютером. Показателем начала движения служило появление первых осцилляций ЭМГ, которые возникали после интервала, соответствующего латентному периоду сенсо-моторной реакции.

В первой серии опытов параллельно с произвольным кондиционирующим движением стопы контралатеральной конечности регистрировали Н-рефлекс камбаловидной мышцы на стороне тестирования. Большеберцовый нерв стимулировали чрезкожно в области подколенной ямки через монополярный электрод толчками тока длительностью 1 мс. ЭМГ-ответы камбаловидной мышцы, соответствующие Н-рефлексу, отводили с помощью биполярных электродов, аналогичных описанным выше. После усиления такие ответы подавали на второй из входов осциллографа и измеряли их полную амплитуду (от пика до пика). Тест-стимулы, вызывающие Н-рефлекс, были синхронизированы со световым сигналом. В ходе опыта раздражение большеберцового нерва производили через различные интервалы времени после подачи этого сигнала; промежутки между отдельными последовательными пробами составляли 50–60 с. Контрольную величину Н-рефлекса (в отсутствие светового сигнала и кондиционирующего контралатерального движения) определяли после каждого трех-четырёх проб. Рассчитывали нормированную величину Н-рефлексов, принимая их среднюю амплитуду в контроле за 100 %.

Во второй серии тестов таким же образом исследовали влияние произвольного движения контралатеральной нижней конечности на Н-рефлекс, отводимый от длинной малоберцовой мышцы. Рефлекс вызывали путем чрезкожной монополярной стимуляции общего малоберцового нерва в области подколенной ямки [20] и отводили с помощью биполярных электродов от брюшка указанной мышцы. Произвольное движение стопы контралатеральной нижней конечности было аналогичным таковому в первой серии тестов. Показателем возникновения данного кондиционирующего движения также служили первые осцилляции ЭМГ контралатеральной камбаловидной мышцы. При полном расслаблении мышцы нижней конечности на стороне тестирования какая-либо фоновая ЭМГ-активность камбаловидной и длинной малоберцовой мышц указанной конечности отсутствовала. Поэтому в ходе исследования названных мышц соответствующую ЭМГ-активность регистрировали в условиях легкого произвольного тонического подошвенного либо тыльного сгибания стопы, которое поддерживалось на протяжении премоторного периода и во время кондиционирующего движения контралатеральной конечности. ЭМГ усиливали и подавали на второй канал осциллографа. Обработку сигналов ЭМГ про-



**Р и с. 1.** Предваряющие изменения Н-рефлекса камбаловидной мышцы при произвольном подошвенном сгибании стопы контралатеральной конечности.

*А* – результаты трех проб (1–3) в одной из серий. Верхняя кривая – амплитуда тестируемого Н-рефлекса, отводимого от камбаловидной мышцы, нижняя – интенсивность ЭМГ, отводимой от контралатеральной камбаловидной мышцы при произвольном подошвенном сгибании стопы. Н-рефлекс вызывали за 123 (1), 63 (2) и 36 (3) мс до возникновения первых осцилляций ЭМГ. *Б* – результаты всех проб данного опыта. По оси абсцисс – интервал между нанесением тестирующих стимулов и возникновением ЭМГ-активности контралатеральной камбаловидной мышцы, мс; по оси ординат – нормированная величина тестируемого Н-рефлекса, % (за 100 % принята величина данного рефлекса в отсутствие сгибания стопы).

**Р и с. 1.** Випереджувачі зміни Н-рефлексу камбалоподібного м'яза при довільному підшовному згинанні стопи контралатеральної кінцівки.

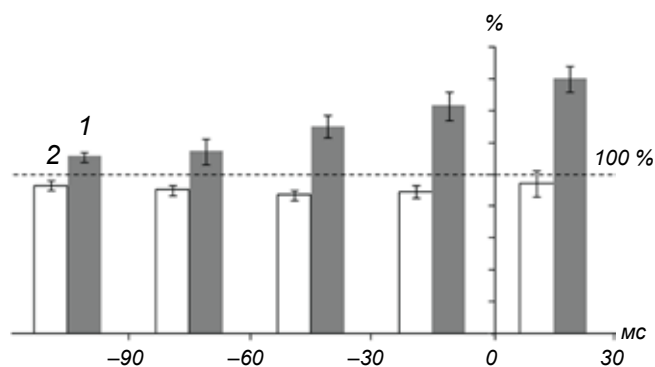
изводили с помощью программы «Origin 8.6», подвергая их двухполупериодному выпрямлению и низкочастотной фильтрации в режиме *off-line*. Показателем интенсивности ЭМГ исследуемых мышц служила площадь под огибающей интегральной кривой. Величину этого показателя определяли на протяжении отдельных отрезков премоторного периода. Вычисляли нормированную величину ЭМГ, принимая за 100 % ее интенсивность до подачи светового сигнала. В каждом из тестов обрабатывали результаты 10 проб. Вычисляли средние величины амплитуды Н-рефлексов и интенсивности ЭМГ в каждой серии и ошибки среднего.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно результатам описанных выше тестов, перед началом произвольного подошвенного сгибания контралатеральной конечности наблюдается заметное облегчение Н-рефлекса камбаловидной мышцы. Начиная примерно с 90-й мс до начала движения амплитуда рефлекса повышалась

по сравнению с контролем. На рис. 1 представлены результаты одного из репрезентативных тестов. Тестирующие раздражения наносили через различные промежутки времени после подачи светового сигнала с тем, чтобы перекрыть весь премоторный период. В каждой пробе измеряли интервал времени между тестирующим раздражением и возникновением первых осцилляций ЭМГ, отводимой от контралатеральной камбаловидной мышцы. Приведены результаты трех проб из этой группы реализаций (*А*). В первой из них величина тестируемого Н-рефлекса за 123 мс до начала произвольного движения контралатеральной конечности соответствовала 100 % контрольного значения (1), за 63 мс – 138 % (2), а за 36 мс – 142 % (3). На этом же рисунке (*Б*) представлены результаты всех проб данной группы. Из графика видно, что амплитуда Н-рефлекса постепенно увеличивалась на протяжении премоторного периода и достигала максимума в начале реализации кондиционирующего движения.

В нашей работе мы сравнивали динамику изменений Н-рефлекса и интенсивность фоновой ЭМГ



**Рис. 2.** Динамика величины Н-рефлекса камбаловидной мышцы и интенсивности ее фоновой ЭМГ в премоторный период произвольного движения контралатеральной конечности. По оси абсцисс – интервал (мс) относительно начала ЭМГ-активности, соответствующей произвольному сгибанию стопы контралатеральной конечности; по оси ординат – усредненная нормированная величина Н-рефлекса, отводимого от тестируемой камбаловидной мышцы (%; 12 испытуемых) – 1 и усредненная нормированная интенсивность фоновой ЭМГ этой камбаловидной мышцы (%; пять испытуемых) – 2.

**Рис. 2.** Динаміка величини Н-рефлексу камбалоподібного м'яза та інтенсивності його фонові ЕМГ у премоторний період довільного руху контралатеральної кінцівки.

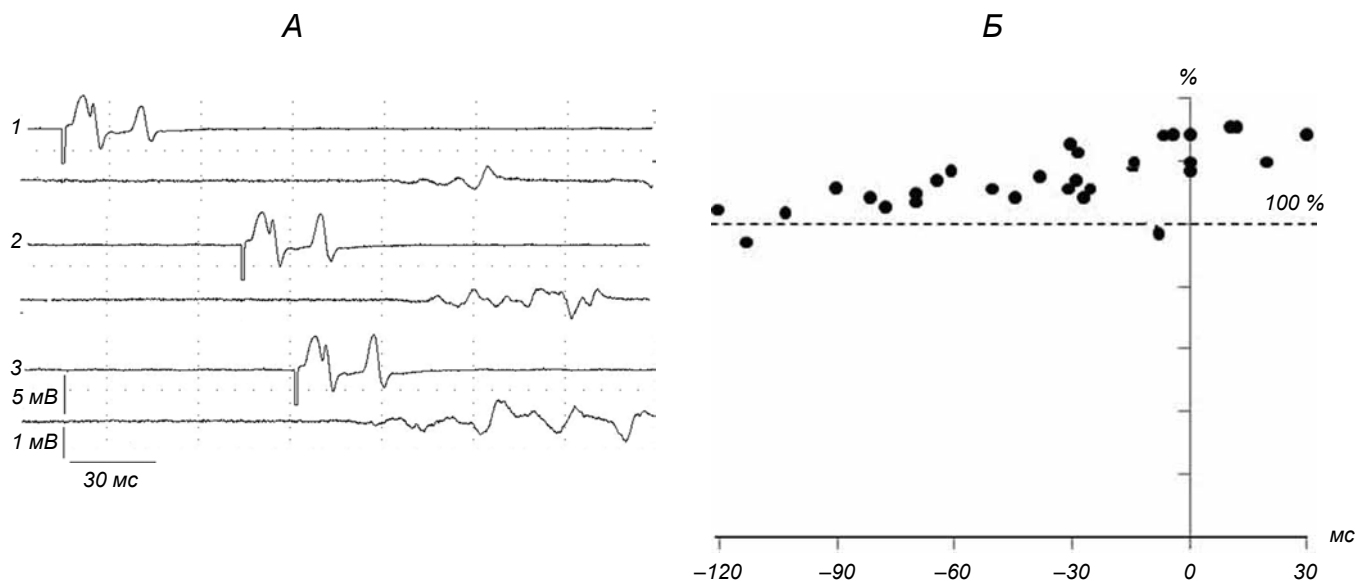
тестируемой мышцы на протяжении премоторного периода в те же отрезки времени до начала кондиционирующего движения, во время которых наблюдалось предваряющее облегчение Н-рефлекса.

На рис. 2 представлены усредненные результаты двух серий, в которых тестируемой была камбаловидная мышца. Изменения Н-рефлекса, отводимого от этой мышцы в премоторный период, продемонстрировали наличие предваряющего облегчения указанного рефлекса. Результаты одного из тестов данной серии приведены на рис. 1. Нормированная величина Н-рефлекса камбаловидной мышцы, вызванного более чем за 90 мс до начала движения, составляла  $111 \pm 3$ , за 90–60 мс –  $114 \pm 8$ , за 60–30 мс –  $130 \pm 7$ , менее чем за 30 мс –  $143 \pm 9$ , а на фоне самого движения –  $160 \pm 8$  %. В другой серии исследовали интенсивность фоновой ЭМГ этой же камбаловидной мышцы на протяжении премоторного периода. Данный показатель в интервале 90–60 мс до начала движения контралатеральной конечности оказался равным  $90 \pm 3$  % контрольного значения, в пределах 60–30 мс –  $87 \pm 3$ , менее 30 мс –  $90 \pm 3$ , а на фоне движения –  $94 \pm 8$  %. Иными словами, интенсивность фоновой ЭМГ камбаловидной мышцы в отличие от величины Н-рефлекса, отводимого от этой же мышцы, не обнаруживала

никакого увеличения и на всем протяжении премоторного периода, и в начале произвольного движения контралатеральной конечности.

Таким же образом были исследованы предваряющие изменения величины Н-рефлекса и фоновой ЭМГ длинной малоберцовой мышцы при кондиционирующем произвольном движении – подошвенном сгибании стопы контралатеральной конечности. Результаты тестов показали, что изменения величины Н-рефлексов обеих тестируемых мышц голени в премоторный период носят сходный характер. На рис. 3, А приведены результаты трех проб (1–3) одного из опытов, характеризующие динамику величины тестируемого Н-рефлекса длинной малоберцовой мышцы. В отличие от Н-рефлексов камбаловидной мышцы, аналогичные рефлексы длинной малоберцовой мышцы возникали после ее М-ответов. В проведенных пробах тестируемый Н-рефлекс вызывали за 120 (1), 67 (2) и 25 (3) мс перед возникновением первых осцилляций ЭМГ контралатеральной камбаловидной мышцы. Величина ответов в данных пробах была равна соответственно 101, 136 и 147 % контрольной величины. На этом же рисунке (Б) приведены результаты всех проб указанного опыта, которые отражают явное увеличение амплитуды тестируемого Н-рефлекса в пределах премоторного периода.

На рис. 4 представлены усредненные данные, полученные при исследовании изменений Н-рефлекса длинной малоберцовой мышцы и ее фоновой ЭМГ в премоторный период. Как видно из рисунка, Н-рефлекс этой мышцы, подобно Н-рефлексу камбаловидной мышцы, демонстрировал отчетливое предваряющее облегчение. При интервалах более 90 мс до начала движения величина такого рефлекса составляла  $108 \pm 4$  % контроля, при 90–60 мс –  $126 \pm 5$ , 60–30 мс –  $130 \pm 10$ , менее 30 мс –  $136 \pm 7$ , а на фоне движения –  $149 \pm 12$  %. Интенсивность ЭМГ длинной малоберцовой мышцы в данном случае аналогично тому, что наблюдалось у камбаловидной мышцы, не обнаруживала существенных изменений как во время премоторного периода, так и на фоне кондиционирующего движения. В пределах интервала более 90 мс до начала кондиционирующего движения этот показатель составлял  $96 \pm 2$  % контроля, 90–60 мс –  $95 \pm 4$ , 60–30 мс –  $95 \pm 10$ , менее 30 мс –  $90 \pm 3$ , а на фоне движения –  $93 \pm 3$  %. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о существенных различиях между относительно стабильной фоновой ЭМГ-активностью тестируемых мышц и явной положительной дина-



**Р и с. 3.** Предваряющие изменения Н-рефлекса длинной малоберцовой мышцы при произвольном подошвенном сгибании стопы контралатеральной конечности.

*А* – результаты трех проб (1–3) в одной из серий. Верхняя кривая – амплитуда тестируемого Н-рефлекса, отводимого от длинной малоберцовой мышцы, нижняя – интенсивность ЭМГ, отводимой от контралатеральной камбаловидной мышцы при произвольном подошвенном сгибании стопы. Н-рефлекс вызывали за 120 (1), 67 (2) и 25 (3) мс до возникновения первых осцилляций ЭМГ. *Б* – результаты всех проб данного опыта. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

**Р и с. 3.** Випереджуючі зміни Н-рефлексу довгого малогомілкового м'яза при довільному підшовному згинанні стопи контралатеральної кінцівки.

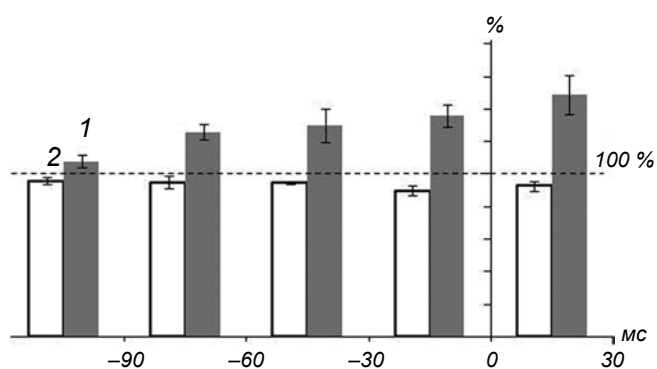
микой их Н-рефлексов в пределах премоторного периода произвольного движения контралатеральной нижней конечности.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе наших опытов были исследованы амплитудные показатели Н-рефлексов и фоновой ЭМГ мышц голени человека в премоторный период кондиционирующих произвольных движений контралатеральной нижней конечности. По световому сигналу испытуемые осуществляли подошвенное сгибание контралатеральной стопы (по типу простой сенсомоторной реакции). Следует учитывать, что тесты проводились при положении испытуемых лежа, когда нижние конечности не выполняли опорной функции. Очевидно, что кондиционирующие движения не могли в этом случае вызывать какого-либо заметного изменения положения тела в пространстве. За 90–60 мс до начала данного движения возникало отчетливое облегчение тестируемых

Н-рефлексов обеих мышц – и камбаловидной, и малоберцовой. Амплитуда таких реакций постепенно увеличивалась на протяжении премоторного периода кондиционирующего произвольного движения и достигала максимума в начальной стадии его реализации. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что изменения величины Н-рефлексов как камбаловидной, так и длинной малоберцовой мышц, являющихся функциональными антагонистами, были однонаправленными. Из этого следует, что предваряющее облегчение Н-рефлексов носит неспецифический характер по отношению к реципрокному взаимодействию мышц голени и происходит в рефлекторных дугах как разгибателей, так и сгибателей голеностопного сустава.

Относительно простая структура дуги Н-рефлекса (его моносинаптичность) облегчает анализ физиологических механизмов предваряющего облегчения данной реакции. Очевидно, что в таком случае возможны лишь два альтернативных объяснения. Первое из них – повышение возбудимости пула мотонейронов тестируемой мыш-



**Рис. 4.** Динамика величины Н-рефлекса длинной малоберцовой мышцы и интенсивности ее фоновой ЭМГ в премоторный период произвольного движения контралатеральной конечности.

По оси абсцисс – интервал (мс) относительно начала ЭМГ-активности, соответствующей произвольному сгибанию стопы контралатеральной конечности; по оси ординат – усредненная нормированная величина Н-рефлекса, отводимого от длинной малоберцовой мышцы (%), пять испытуемых) – 1 и усредненная нормированная интенсивность фоновой ЭМГ длинной малоберцовой мышцы (%), четыре испытуемых) – 2. Остальные обозначения те же, что и на рис.2.

**Рис. 4.** Динаміка величини Н-рефлексу довгого маломілкового м'яза та інтенсивності його фоновой ЕМГ у премоторний період довільного руху контралатеральної кінцівки.

цы. Такой сдвиг мог быть вызван центральными моторными командами, которые приближали бы мембранный потенциал мотонейронов к критическому уровню деполяризации. Другое объяснение заключается в модуляции возбуждающего влияния на мотонейроны со стороны афферентных волокон Ia, входящих в состав дуги Н-рефлекса. Результаты проведенных опытов свидетельствуют в пользу именно второй интерпретации. Интенсивность фоновой ЭМГ тестируемых мышц на протяжении премоторного периода контралатерального движения не увеличивалась, чего следовало бы ожидать при повышении возбудимости соответствующих мотонейронов. Таким образом, результаты наших тестов позволяют заключить, что предваряющее облегчение Н-рефлекса в условиях произвольных движений контралатеральной конечности объясняется процессами, происходящими не в постсинаптической, а в пресинаптической части рефлекторной дуги. Можно полагать, что оно возникает в результате ослабления фонового пресинаптического торможения терминалей афферентных волокон Ia,

входящих в состав дуг Н-рефлекса, и это ослабление происходит под действием центральных команд. Подобный вывод был сделан ранее при исследовании облегчения Н-рефлекса камбаловидной мышцы, которое предшествует произвольному движению ипсилатеральной нижней конечности [21]. Результаты наших опытов свидетельствуют также о том, что ослабление пресинаптического торможения носит генерализованный характер. Оно возникает при движениях и ипсилатеральной (см. выше), и контралатеральной нижней конечности, охватывая рефлекторные дуги как сгибателей, так и разгибателей голеностопного сустава.

Ослабление пресинаптического торможения, очевидно, индуцируется в результате активации супраспинальных структур. Ослабление деполяризации первичных афферентов Ia было продемонстрировано в опытах на животных при электрической стимуляции красного ядра [22, 23], ретикулярной формации ствола мозга и пирамидного тракта [23]. Как показали результаты раздражения моторной и сенсорной областей коры головного мозга, в этих зонах имеются участки, стимуляция которых подавляет деполяризацию терминалей сегментарных первичных афферентов Ia [24]. Указанные участки рассеяны среди других, стимуляция которых не дает такого эффекта. Все эти данные позволяют предположить, что центральные влияния, определяющие изменения Н-рефлексов в премоторный период, могут обуславливать ослабление пресинаптического торможения афферентных волокон Ia.

Несмотря на облегчение Н-рефлекса камбаловидной мышцы, наблюдавшееся в наших опытах на протяжении премоторного периода, ее тонус в указанное время не обнаруживал признаков повышения, о чем свидетельствует отсутствие увеличения интенсивности фоновой ЭМГ данной мышцы. В связи с этим возникает вопрос о физиологическом значении предваряющего ослабления фонового пресинаптического торможения афферентов Ia дуги Н-рефлекса. Можно предположить, что оно, не приводя к повышению мышечного тонуса, отражает изменения в сенсорной сфере. В результате ослабления пресинаптического торможения могут улучшаться условия для поступления афферентных сигналов от проприорецепторов. Как было показано недавно, информация, которая поступает от данных рецепторов в премоторный период, весьма важна для процессов, происходящих в это время в ЦНС [25, 26]. Как было установлено в цитируемых работах, афферентация от мышечных веретен

іграє суттєву роль в *on-line*-регуляції тех моторних команд, які визначають характер поструральних перестроек, передшляхуючих произвольному движению.

Сответственно положенням Комитета по этике научных исследований Запорожского государственного медицинского университета, а также принципам, изложенным в Хельсинкской декларации 1975 г., все участники исследований были предварительно информированы о содержании и процедуре экспериментов и дали согласие на участие в них.

Автори статті – Е. З. Іванченко і Э. И. Сливко – підтверджують, що у них відсутній конфлікт інтересів.

О. З. Іванченко<sup>1</sup>, Е. І. Сливко<sup>1</sup>

#### МЕХАНІЗМ ВИПЕРЕДЖУЮЧОГО ПОЛЕГШЕННЯ Н-РЕФЛЕКСІВ М'ЯЗІВ ГОМІЛКИ ЛЮДИНИ ПРИ ДОВІЛЬНИХ РУХАХ У КОНТРАЛАТЕРАЛЬНОМУ ГОМІЛКОВОСТОПНОМУ СУГЛОБІ

<sup>1</sup>Запорізький державний медичний університет (Україна).

#### Резюме

У здорових людей реєстрували Н-рефлекси камбалоподібного та довгого м'язу гомілки людини, відводячи їх активність, викликану черезшкірною стимуляцією відповідно великогомілкового і загального м'язу гомілки людини. Досліджували зміни величин Н-рефлексів і фонову електричну активність тестованих м'язів протягом премоторного періоду довільного підшовного згинання стопи контралатеральної кінцівки, котре виконувалося за світловим сигналом; показником початку кондиціонування руху була ЕМГ-активність камбалоподібного м'язу цієї кінцівки. За 60–90 мс до ініціації кондиціонування контралатерального руху виникало випереджуваче полегшення Н-рефлексів обох тестованих м'язів. Величина цих рефлексів наростала поступово, досягаючи максимуму на тлі вираженої ЕМГ-активності контралатерального камбалоподібного м'язу. Фонові ЕМГ, відведені від обох тестованих м'язів, не виявляли істотних змін протягом премоторного періоду. Результати тестів вказують на те, що випереджуваче полегшення Н-рефлексів м'язів гомілки в премоторний період довільного руху контралатеральної нижньої кінцівки зумовлено змінами в пресинаптичній частині дуг цих рефлексів. Робиться припущення, що такі зміни виникають внаслідок послаблення фонового пресинаптичного гальмування терміналей аферентів Ia тестованих м'язів під впливом низхідної активності супраспінальних структур. Послаблення пресинаптичного гальмування може сприяти надходженню аферентних сигналів від пропріорецепторів, що забезпечує регуляцію змін у нервовій системі в межах премоторного періоду.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. D. Burke, H. G. Dickson, and N. F. Skuse, "Task-dependent changes in the responses to low-threshold cutaneous afferent volleys in the human lower limb," *J. Physiol.*, **432**, 445-458 (1991).
2. J. M. Jakobi and P. D. Chilibeck, "Bilateral and unilateral contractions: possible differences in maximal voluntary force," *Can. J. Appl. Physiol.*, **26**, No. 1, 12-33 (2001).
3. L. H. Ting, S. A. Kautz, D. A. Brown, and F. E. Zajac, "Contralateral movement and extensor force generation alter flexion phase muscle coordination in pedaling," *J. Neurophysiol.*, **83**, No. 6, 3351-3365 (2000).
4. S. A. Kautz, D. A. Brown, H. F. Van der Loos, and F. E. Zajac, "Mutability of bifunctional thigh muscle activity in pedaling due to contralateral leg force generation," *J. Neurophysiol.*, **83**, No. 3, 1308-1317 (2002).
5. D. S. Reisman, H. J. Block, and A. J. Bastian, "Interlimb coordination during locomotion: what can be adapted and stored?" *J. Neurophysiol.*, **94**, No. 4, 2403-2415 (2005).
6. D. S. Reisman, R. Wityk, K. Silver, and A. J. Bastian, "Locomotor adaptation on a split-belt treadmill can improve walking symmetry post-stroke," *Brain*, **130**, Part 7, 1861-1872 (2007).
7. D. S. Reisman, A. J. Bastian, and S. M. Morton, "Neurophysiologic and rehabilitation insights from the split-belt and other locomotor adaptation paradigms," *Phys. Ther.*, **90**, No. 2, 187-195 (2010).
8. D. N. Savin, S. C. Tseng, and S. M. Morton, "Bilateral adaptation during locomotion following a unilaterally applied resistance to swing in nondisabled adults," *J. Neurophysiol.*, **104**, No. 6, 3600-3611 (2010).
9. В. Е. Беленький, В. С. Гурфинкель, Е. И. Пальцев, "Об элементах управления произвольными движениями", *Биофизика*, **12**, № 1, 135-141 (1967).
10. A. Delval, P. Krystkowiak, J. L. Blatt, et al., "Differences in anticipatory postural adjustments between self-generated and triggered gait initiation in 20 healthy subjects," *Neurophysiol. Clin.*, **35**, Nos. 5/6, 180-190 (2005).
11. T. Azuma, T. Ito, and N. Yamashita, "Effects of changing the initial horizontal location of the center of mass on the anticipatory postural adjustments and task performance associated with step initiation," *Gait Posture*, **26**, No. 4, 526-531 (2007).
12. M. M. Rigoberto, T. Toshiyo, and S. Masaki, "Smart phone as a tool for measuring anticipatory postural adjustments in healthy subjects, a step toward more personalized healthcare," in: *Annu. Int. Conf., Engin. Med. Biol. Soc. (EMBC)* (2010), pp. 82-85.
13. A. J. Strang, W. P. Berg, and M. Hieronymus, "Fatigue-induced early onset of anticipatory postural adjustments in non-fatigued muscles: support for a centrally mediated adaptation," *Exp. Brain Res.*, **197**, No. 3, 245-254 (2009).
14. L. M. Hall, S. Brauer, and F. Horak, "Adaptive changes in anticipatory postural adjustments with novel and familiar postural supports," *J. Neurophysiol.*, **103**, No. 2, 968-976 (2010).
15. E. Pierrot-Deseilligny and D. Mazevet, "The monosynaptic reflex: a tool to investigate motor control in humans. Interest and limits," *Neurophysiol. Clin.*, **30**, No. 2, 67-80 (2000).
16. Y. S. Chen and S. Zhou, "Soleus H-reflex and its relation

- to static postural control,” *Gait Posture*, **33**, No. 2, 169-178 (2011).
17. Б. Н. Сметанин, “Контралатеральные спинальные эффекты, сопровождающие произвольные движения в голеностопном суставе”, *Физиол. журн. им. И. М. Сеченова*, **60**, № 3, 334-340 (1974).
  18. A. Eichenberger and D. G. Rüegg, “Relation between the specific H reflex facilitation preceding a voluntary movement and movement parameters in man,” *J. Physiol.*, **347**, 545-559 (1984).
  19. Е. З. Иванченко, Э. И. Сливко, “Изменения Н-рефлекса камбаловидной мышцы, предшествующие произвольным движениям контралатеральной нижней конечности”, *Нейрофизиология/Neurophysiology*, **43**, № 2, 146-152 (2011).
  20. R. M. Palmieri, C. D. Ingersoll, and M. A. Hoffman, “The Hoffmann reflex: methodologic considerations and applications for use in sports medicine and athletic training research,” *J. Athletic Train.*, **39**, No. 3, 268-277 (2004).
  21. R. Riedo and D. G. Ruegg, “Origin of the specific H reflex facilitation preceding a voluntary movement in man,” *J. Physiol.*, **397**, 371-388 (1988).
  22. T. Hongo, E. Jankovska, and A. Lundberg, “The rubrospinal tract. III. Effect on primary afferent terminals,” *Exp. Brain Res.*, **15**, No. 1, 39-53 (1972).
  23. P. Rudomin, I. Jimenez, M. Solodkin, and S. Duenas, “Sites of action of segmental and descending control of transmission on pathways mediating PAD of Ia- and Ib-fibers in cat spinal cord,” *J. Neurophysiol.*, **50**, No. 4, 743-769 (1983).
  24. J. R. Equibar, J. Quevedo, and P. Rudomin, “Selective cortical and segmental control of primary afferent depolarization of single muscle afferents in the cat spinal cord,” *Exp. Brain Res.*, **113**, No. 3, 411-430 (1997).
  25. L. Mouchnino, G. Robert, H. Ruget, et al., “Online control of anticipated postural adjustments in step initiation: evidence from behavioral and computational approaches,” *Gait Posture*, **35**, No. 4, 616-620 (2012).
  26. H. Ruget, J. Blouin, N. Teasdale, and L. Mouchnino, “Can prepared anticipatory postural adjustments be updated by proprioception?” *Neuroscience*, **155**, No. 3, 640-648 (2008).