

КЛИНИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ. НАУЧНАЯ СТАТЬЯ
CLINICAL PHYSIOLOGY. RESEARCH ARTICLE

DOI: 10.22363/2313-0245-2020-24-4-338-344
УДК 612.816

Эффект супраспинальных влияний на проявление пресинаптического торможения Ia афферентов при разных типах мышечного сокращения у человека

С.М. Богданов, Д.А. Гладченко, Л.В. Рощина, А.А. Челноков

Великолукская государственная академия физической культуры и спорта, г. Великие Луки, Российская Федерация

Аннотация. *Актуальность.* Биологическая роль пресинаптического торможения заключается в регуляции чрезмерного возбуждения скелетных мышц, препятствующего реализации произвольного мышечного сокращения. В современной литературе имеются сведения, посвященные в основном изучению различных видов спинального торможения при изометрическом типе сокращения. *Цель исследования:* определение роли супраспинальных влияний от стволовых структур головного мозга на активность пресинаптического торможения при выполнении различных по типу и величине мышечных сокращений у человека. *Материалы и методы:* в исследовании участвовали 6 добровольцев мужского пола в возрасте 20–22 лет. Регистрация пресинаптического торможения осуществлялась в состоянии покоя; при выполнении приема Ендрассика в покое; при выполнении концентрического, эксцентрического, изометрического сокращений в 50 % и 100 % от индивидуального максимума на фоне приема Ендрассика и без него. *Результаты:* во время выполнения различных по типу и величине мышечных сокращений выраженность пресинаптического торможения ослабевала по сравнению с покоем как без приема Ендрассика, так и на фоне его выполнения. С увеличением силы концентрических, эксцентрических и изометрических сокращений от 50 % до 100 % индивидуального максимума выраженность пресинаптического торможения прогрессивно уменьшалась в тех же экспериментальных условиях. Без приема Ендрассика самый большой эффект пресинаптического торможения регистрировался при концентрических и изометрических сокращениях в 50 % и 100 % от МПС, а на фоне выполнения приема Ендрассика – при изометрическом типе сокращения в 50 % и 100 % от МПС. Таким образом, супраспинальные нисходящие влияния, вызываемые приемом Ендрассика, модулируют состояние пресинаптического торможения первичных афферентов в зависимости от типа и силы мышечного сокращения.

Ключевые слова: пресинаптическое торможение, Н-рефлекс, концентрическое сокращение, эксцентрическое сокращение, изометрическое сокращение, прием Ендрассика, максимальное произвольное сокращение (МПС)

Вклад авторов. Все авторы – разработка, проведение исследования; С.М. Богданов и Д.А. Гладченко – сбор и обработка материалов; все авторы – анализ полученных данных, написание текста.

Заявление о конфликте интересов. Авторы заявляют, что исследование проводилось при отсутствии какого-либо конфликта интересов.

© Богданов С.М., Гладченко Д.А., Рощина Л.В., Челноков А.А., 2020



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License
<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Поступила 13.07.2020. Принята 04.09.2020.

Для цитирования: Богданов С.М., Gladchenko Д.А., Рощина Л.В., Челноков А.А. Эффект супраспинальных влияний на проявление пресинаптического торможения Ia афферентов при разных типах мышечного сокращения у человека // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Медицина. 2020. Т. 24. № 4. С. 338–344. DOI: 10.22363/2313-0245-2020-24-4-338-344

Effect of supraspinal influences on the manifestation of presynaptic inhibition Ia afferents in different types of muscle contraction in humans

S. Bogdanov, D. Gladchenko, L. Roshchina, A. Chelnokov

Velikie Luki State Academy of Physical Education and Sports, Velikie Luki, Russian Federation

Annotation. Relevance. The biological role of presynaptic inhibition is to regulate excessive skeletal muscle tone, which prevents the execution of arbitrary muscle contractions. In the modern literature, there is information devoted mainly to the study of various types of spinal inhibition in the isometric type of contraction. *The aim:* determining the role of supraspinal influences from brain stem structures on the activity of presynaptic inhibition when performing various types and sizes of muscle contractions in humans. *Materials and methods:* 20–22 year-old healthy men (n=6) took part in the research. Presynaptic inhibition was registered at rest; at rest in combination with the performance of Jendrassik maneuver; when performing concentric, eccentric, isometric contractions of 50% and 100% of the individual maximum without and against the background of Jendrassik maneuver. *Results:* During the execution of concentric, eccentric and isometric contractions of different sizes, the severity of presynaptic inhibition decreases in comparison with rest, both without taking Jendrassik maneuver, and against the background of its execution. With an increase in the strength of concentric, eccentric, and isometric contractions from 50% to 100% of the individual maximum, the severity of presynaptic inhibition progressively decreased under the same experimental conditions. Without taking Jendrassik maneuver, the greatest severity of presynaptic inhibition was observed with concentric and isometric contractions of 50% and 100% of the MVC, and against the background of taking Jendrassik maneuver – with an isometric type of reduction of 50% and 100% of the MVC. *Conclusion.* Supraspinal descending effects caused by the Jendrassik maneuver modulate the state of presynaptic inhibition Ia of the afferents of the flexor muscle of the foot, depending on the type and strength of muscle contraction.

Key words: presynaptic inhibition, H-reflex, concentric contraction, eccentric contraction, isometric contraction, Jendrassik maneuver, maximum voluntary contraction (MVC)

Author contributions. All authors – development and research; S.M. Bogdanov and D.A. Gladchenko – collection and processing of materials; all authors – analysis of the data received, writing the text.

Conflict of interest statement. The authors declare no conflict of interest.

Received 13.07. 2020. Accepted 04.09.2020

For citation: Bogdanov S., Gladchenko D., Roshchina L., Chelnokov A. Effect of supraspinal influences on the manifestation of presynaptic inhibition Ia afferents in different types of muscle contraction in humans. *RUDN Journal of Medicine*. 2020;24(4): 338–344. DOI: 10.22363/2313-0245-2020-24-4-338-344

Основными нейрональными механизмами координационной и интегративной деятельности являются процессы торможения в спинном мозге, которые имеют важную функциональную значимость в регуляции двигательной активности и локомоторных движений [1–4]. Биологическая роль пресинаптического торможения заключается в регуляции чрезмерного возбуждения скелетных мышц, препятствующего реализации произвольного мышечного сокращения [5–8].

Известно, что для активации стволовых структур головного мозга и вызова неспецифических изменений в активности спинальных мотонейронов, а также процессов торможения используют кондиционирующие раздражения, например, аудиостимуляцию, произвольное мышечное сокращение мышц верхних и нижних конечностей или жевательных мышц (прием Ендрассика), ментальные (математические) задачи [9–14].

Вместе с тем в современной литературе имеются сведения, посвященные в основном изучению различных видов спинального торможения при изометрическом типе сокращения мышц [15, 16]. Авторами установлено, что в процессе выполнения изометрического сокращения пресинаптическое торможение первичных афферентов камбаловидной мышцы более усилено по сравнению с постсинаптическими тормозными механизмами (реципрокного и нерестипрокного торможения). Поэтому в нашей работе изучена роль нисходящих влияний в проявлении пресинаптического торможения при разных типах и силе мышечного сокращения у человека.

Материалы и методы

Участники исследования. В исследовании приняли участие 6 мужчин в возрасте 20–22 лет, физически активных, без каких-либо отклонений в состоянии здоровья; все относились к основной медицинской группе. Исследование проводилось в соответствии с Хельсинкской декларацией Всемирной медицинской ассоциации (WMA Declaration of Helsinki – Ethical Principles for Medical Research Involving Human Subjects, 2013). Участники исследования дали письменное разрешение на обработку персональных данных.

Методика регистрации пресинаптического торможения гомонимных Ia афферентов. Каждому участнику исследования наносились кондиционирующие (n. peroneus profundus) и тестирующие стимулы (n. tibialis) с межстимульным интервалом 100 мс. Кондиционирующий стимул подавляет тестирующий Н-ответ m. soleus, вызывая на спинальном уровне изменения в активности пресинаптического торможения [17] (рис. 1А). Контрольный Н-рефлекс использовался для определения выраженности пресинаптического торможения, которая вычислялась по формуле: Амплитуда тестирующего Н-ответа / Амплитуда контрольного Н-ответа × 100. Выраженность пресинаптического торможения оценивалась по наибольшей величине подавления тестирующего Н-рефлекса, в%.

Сила контрольного и тестирующего стимулов на n. tibialis составляла 15–25 % от максимального Н-ответа m. soleus, а кондиционирующего раздражения на n. peroneus profundus – 5–15 % максимального М-ответа той же мышцы. На миниэлектромиографе с программным обеспечением Myo разработчиков АНО ИМП «Возвращение» (Санкт-Петербург, 2003) регистрировали амплитуды Н-рефлексов и М-ответов, осуществляли кондиционирующую стимуляцию и тестирующее раздражение афферентов Ia, проводили запись ЭМГ-активности мышц-антагонистов (m. soleus, m. tibialis anterior) [2].

Регистрация концентрического, эксцентрического, изометрического сокращений. Во всех исследованиях участники находились в положении сидя на комплексе «Biodex Multi-Joint System Pro-3», на подголовнике кресла располагалась голова, кисти рук произвольно лежали на поверхности брюшной полости; жестко фиксировали коленный сустав при угле 110° и голеностопный сустав, который сохранялся подвижным, а стопа опиралась на педаль. Всем участникам исследования предлагалось выполнить сокращения в 100 % и 50 % от МПС (рис. 1Б).

Преодолевающее (концентрическое) сокращение в голеностопном суставе выполнялось от угла в –30°, а заканчивалось при угле +30°, а уступающее (эксцентрическое) сокращение – от угла +30°,

а завершалось при угле -30° . Диапазон движения в голеностопном суставе при обоих МПС составлял 60° , которое участник исследования совершал за 2 секунды. При суставных углах в -30° , 90° , $+30^\circ$ участник исследования выполняли изометрический тип сокращения (рис. 1Б).

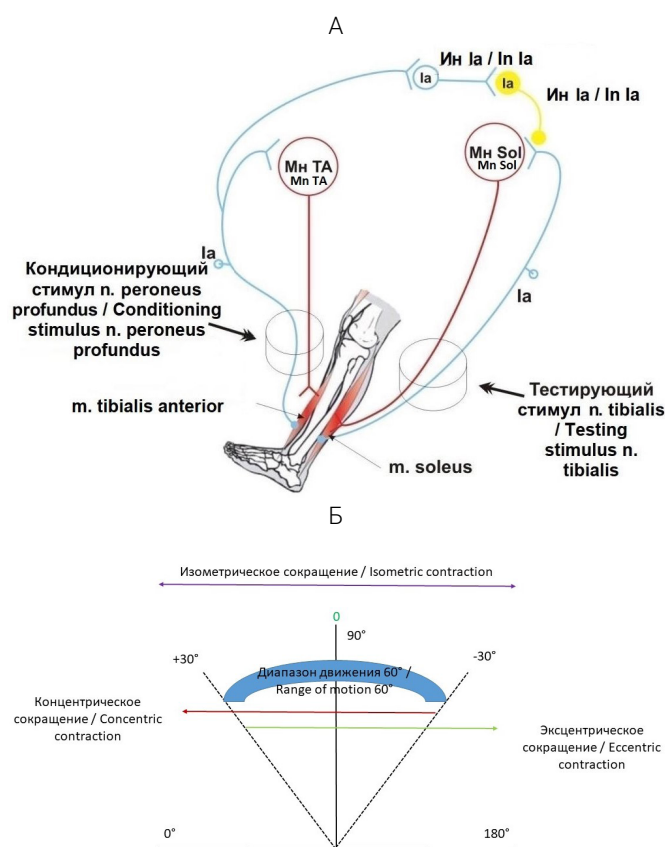


Рис. 1. А: Методика регистрации пресинаптического торможения первичных афферентов m. soleus (схема); Б: Схема выполнения концентрического, эксцентрического и изометрического сокращения мышц голени

Fig. 1. A: Schematic description of the method for evaluating presynaptic inhibition of afferents Ia m. soleus; B: Scheme for performing concentric, eccentric and isometric contractions of the lower leg muscles

Прием Ендрассика (ПЕ). Для активации стволовых структур головного мозга и вызова неспецифических изменений в активности пресинаптического торможения в спинном мозге применялся прием Ендрассика [9, 18], который подразумевает произвольное изометрическое сокращение сцепленных рук.

Регистрацию пресинаптического торможения осуществляли в следующих условиях: 1) в состоянии покоя (ПОКОЙ); 2) в состоянии покоя в сочетании с выполнением приема Ендрассика (ПОКОЙ+ПЕ); 3) при выполнении концентрического, эксцентрического, изометрического сокращений в 50 % и 100 % от индивидуального максимума без приема Ендрассика (50 % от МПС; 100 % от МПС); 4) при выполнении концентрического, эксцентрического, изометрического сокращений 50 % и 100 % от индивидуального максимума на фоне приема Ендрассика (50 % от МПС+ПЕ; 100 % от МПС+ПЕ).

Для оценки достоверных различий между показателями при соблюдении разных условий использовался дисперсионный анализ Kruskal-Wallis test (Statistica 12.5, USA). Статистическая значимость была установлена на уровне $P < 0,05$.

Результаты и обсуждение

В результате исследования установлено, что во время осуществления приема Ендрассика в покое пресинаптическое торможение ослабевало, что выражалось в достоверном повышении амплитуды тестирующего Н-ответа m. soleus от контрольного рефлекса (рис. 2А, Б; $P < 0,05^\#$). Во время выполнения концентрических, эксцентрических и изометрических сокращений, разных по величине, выраженность пресинаптического торможения снижалась по сравнению с относительным мышечным покоем, как без приема Ендрассика (рис. 2А; $P < 0,05^*$, ** , ***), так и на фоне его выполнения (рис. 2Б; $P < 0,05^*$, ** , ***). Следует отметить, что с увеличением силы концентрических, эксцентрических и изометрических сокращений от 50 % до 100 % индивидуального максимума активность пресинаптического торможения прогрессивно уменьшалась в тех же экспериментальных условиях (рис. 2А, Б; $P < 0,05^\#$).

На фоне выполнения приема Ендрассика в сочетании с концентрическим сокращением в 50 % от МПС, эксцентрическим сокращением в 50 % и 100 % от МПС, изометрическим сокращением в 50 % и 100 % от МПС выраженность пресинаптического торможения ослабевала по сравнению с показателями без приема Ендрассика (рис. 2Б; $P < 0,05^+$).

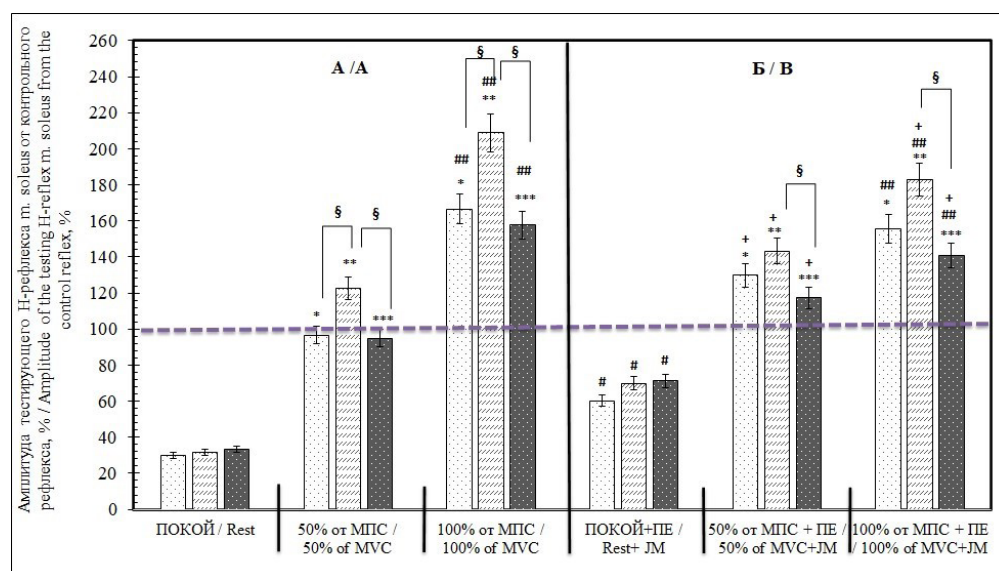


Рис. 2. Амплитуда тестирующего Н-рефлекса m. soleus от контрольного рефлекса в разных экспериментальных условиях, %.

Примечание: # – достоверность различий в показателях между приемом Эндрассика (Б) и состоянием относительного мышечного покоя (А); *, **, *** – достоверность различий в показателях при разных типах сокращений в 50 % от МПС и 100 % от МПС без (А) и с приемом Эндрассика (Б) по отношению к состоянию относительного мышечного покоя (А); ## – достоверность различий в показателях разных типов сокращения в 50 % от МПС по отношению к 100 % от МПС без (А) и с приемом Эндрассика (Б); + – достоверность различий в показателях при разных типах сокращений в 50 % от МПС и 100 % от МПС без (А) и с приемом Эндрассика (Б); § – достоверность различий в выраженности пресинаптического торможения при экспериментальных условиях (А, Б) (Kruskal-Wallis Anova).

Fig. 2. Amplitude of the testing H-reflex soleus muscle from the control reflex in different experimental conditions, %

Notes: # – reliability of differences in performance between Jendrassik maneuver (B) and the state of relative muscular rest (A); *, **, *** – the significance of differences in performance when different types of contractions in 50 % of the MVC and 100 % of the MVC without (A) and the Jendrassik maneuver (B) in relation to the state of relative muscular rest (A); ## – reliability of differences in performance of different types of reducing 50 % of the MVC in relation to 100 % of the MVC without (A) and with the Jendrassik maneuver (B); + – reliability of differences in performance when different types of contractions in 50 % of the MVC and 100 % of the MVC without (A) and the Jendrassik maneuver (B); § – reliability of differences in the severity of presynaptic inhibition under different experimental conditions (A, B) (Kruskal-Wallis Anova).

Сопоставительный анализ проявления пресинаптического торможения при разных типах сокращения показал, что без приема Эндрассика наибольшее его проявление наблюдалось при выполнении концентрических и изометрических сокращений в 50 % и 100 % от МПС (рис. 2А; $P < 0,05^{\S}$) по сравнению с эксцентрическим сокращением, а на фоне выполнения приема Эндрассика – только при изометрическом типе сокращения в 50 % и 100 % от МПС (рис. 2Б; $P < 0,05^{\S}$).

Результаты исследования влияния супраспинальных нисходящих путей на пресинаптическое

торможение первичных афферентов m. soleus показали, что с увеличением силы концентрических, эксцентрических и изометрических сокращений от 50 % до 100 % индивидуального максимума на фоне приема Эндрассика пресинаптическое торможение прогрессивно уменьшается. П. Зер и Р.Б. Штейн также показали, что при умеренном подошвенном сгибании в 10 % от индивидуального максимума совместно с приемом Эндрассика активность пресинаптического торможения первичных афферентов m. soleus снижается [19]. Авторы предполагают, что на снижение пресинаптического торможения при выполнении

подошвенного сгибания стопы оказывают влияния нисходящих супраспинальных путей ретикулярной формации продолговатого мозга, активируемые приемом Ендрассика [20, 21]. Также о снижении активности пресинаптического торможения первичных афферентов *m. gastrocnemius med.*, вызываемого вибростимуляцией *tendo calcaneus*, в условиях реализации разного по силе и величине изометрического сокращения изложены нами ранее [22].

Наряду с этим выполнение концентрических, эксцентрических и изометрических сокращений, разных по силе, сопровождалось прогрессивным ослаблением пресинаптического торможения по сравнению с относительным мышечным покоем, как без приема Ендрассика, так и на фоне его выполнения. Возможно, это связано с тем, что в процессе выполнения произвольного движения вносят вклад не только восходящие афферентные влияния с периферии, но и нисходящие кортико- и ретикулоспинальные влияния на интернейроны Ia пресинаптического торможения.

В свою очередь, сравнительный анализ проявления пресинаптического торможения Ia афферентов *m. soleus* при разных типах сокращения в 50% и 100% от индивидуального максимума позволил установить различия в активности супраспинальных нисходящих структур, активируемых приемом Ендрассика. Показано, что на фоне выполнения приема Ендрассика наибольшая выраженность пресинаптического торможения отмечается при выполнении изометрического сокращения в 50% и 100% от МПС, а без приема Ендрассика – при концентрических и изометрических сокращениях в 50% и 100% от МПС. Однако мы не наблюдали различий в проявлении пресинаптического торможения на фоне приема Ендрассика в сочетании с концентрическим и изометрическим сокращениями в 50% и 100% от индивидуального максимума. Данный факт указывает, что при концентрическом и изометрическом сокращениях на фоне приема Ендрассика вовлекаются одни и те же центральные механизмы регуляции пресинаптической тормозной системы.

Таким образом, можно сделать заключение, что супраспинальные нисходящие влияния, вызываемые приемом Ендрассика, модулируют состояние пресинаптического торможения первичных афферентов в зависимости от типа и силы мышечного сокращения.

Библиографический список

1. Бикмуллина Р.Х., Розенталь А.Н., Плецинский И.Н. Тормозные системы спинного мозга в контроле взаимодействий функционально сопряженных мышц. *Физиология человека*. 2007. Том 33. № 1. С. 119–130.
2. Челноков А.А., Гладченко Д.А., Федоров С.А., Городничев Р.М. Возрастные особенности спинального торможения скелетных мышц у лиц мужского пола в регуляции произвольных движений. *Физиология человека*. 2017. Т. 43. № 1. С. 35–44.
3. Pierrot-Deseilligny E., Burke D. *The Circuitry of the Human Spinal Cord: Spinal and Corticospinal Mechanisms of Movement*. – United States: Cambridge University Press. 2012. 606 p.
4. Moreno-López Y., Olivares-Moreno R., Cordero-Erausquin M., Rojas-Piloni G. Sensorimotor Integration by Corticospinal System. *Front Neuroanat*. 2016. V. 9. P. 10–24.
5. Rudomin P., Schmidt R.F. Presynaptic inhibition in the vertebrate spinal cord revisited. *Exp. Brain Res*. 1999. V. 129. P. 1–37.
6. Rudomin P. In search of lost presynaptic inhibition. *Exp. Brain Res*. 2009. V. 196(1). P. 139–151.
7. Попова И.Е., Сысоев А.В. Функциональные особенности Н-рефлекса спортсменов ав. различных специализаций в годичном цикле тренировок. *Ученые записки университета имени П.Ф. Лесгафта*. 2015. № 4(122). С. 156–159.
8. Earles D.R., Dierking J.T., Robertson C.T., Koceja D.M. Pre- and post-synaptic control of motoneuron excitability in athletes. *Journal of Med. Sci. Sports Exerc*. 2002. V. 34. P. 66–72.
9. Гурфинкель В.С. Прием Ендрассика создает условия для запуска произвольных шагательных движений. *Физиология человека*. 2000. Т. 26. № 2. С. 73–79.
10. Яфарова Г.Г., Балтина Т.В., Плецинский И.Н. Функциональное состояние двигательных центров спинного мозга в условиях его травматического повреждения. *Нижекамск: Изд-во НФ МГЭИ*. 2008. 74 с.
11. Knikou M. The H-reflex as a probe: Pathways and pitfalls. *Journal of Neuroscience Methods*. 2008. V. 171. P. 1–12.
12. Selionov V.A. Tonic central and sensory stimuli facilitate involuntary air-stepping in humans. *J. Neurophysiol*. 2009. V. 101. № 6. P. 2847–2858.
13. Selionov V.A. Lack of non-voluntary stepping responses in Parkinson's disease. *Neuroscience*. 2013. V. 235. P. 96–108.
14. Sylos-Labini F. Locomotor-like leg movements evoked by rhythmic arm movements in humans. *PLoS One*. 2014. V. 9. № 3. e90775.
15. Челноков А.А., Бучацкая И.Н. Функциональные особенности спинального торможения человека при произвольной двигательной активности. *Теория и практика физической культуры*. 2015. № 6. С. 11–13.
16. Челноков А.А., Кошкарев Л.Т., Челнокова М.И. Особенности спинального торможения при произвольной двигательной активности мышц голени у лиц, занимающихся физической культурой и спортом. *Спортивная медицина: наука и практика*. 2017. Т. 7. № 1. С. 5–13.
17. Mizuno Y., Tanaka R., Yanagisawa N. Reciprocal group I inhibition of triceps surae motoneurons in man. *Journal of Neurophysiology*. 1971. V.34. P. 1010–1017.
18. Jendrassik E. Beiträge zur Lehre von den Sehnenreflexen. *Deutsche Archiv für Klinische Medizin*. 1883. V. 33. P. 177–199.
19. Zehr E.P., Stein R.B. Interaction of the Jendrassik maneuver with segmental presynaptic inhibition *Exp Brain Res*. 1999. V. 124. P. 474–480
20. Dowman R., Wolpaw J.R. Jendrassik maneuver facilitates soleus H-reflex without change in average soleus motoneuron pool membrane potential. *Exp Neurol*. 1988. V. 101(2). P. 288–302.

21. Gregory J.E., Wood S.A., Proske U. An investigation into mechanisms of reflex reinforcement by the Jendrassik manoeuvre. *Exp Brain Res*. 2001. V. 138. P. 366–374.
22. Гладченко Д.А., Челноков А.А., Дробыш А.С. Влияние неспецифической активации ствольных структур головного мозга на выраженность пресинаптического торможения при произвольных движениях // Материалы XXIII съезда Физиологического общества имени И.П. Павлова. Воронеж: Изд-во «ИСТОКИ». 2017. С. 2025–2026.
23. Selionov V.A. Lack of non-voluntary stepping responses in Parkinson's disease. *Neuroscience*. 2013;235:96–108.
24. Sylos-Labini F. Locomotor-like leg movements evoked by rhythmic arm movements in humans. *PLoS One*. 2014;9(3): e90775.
25. Chelnokov A.A., Buchackaya I.N. Funkcional'nye osobennosti spinal'nogo tormozheniya cheloveka pri proizvol'noj dvigatel'noj aktivnosti. *Teoriya i praktika fizicheskoy kul'tury*. 2015;6:11–13. (In Russ).
26. Chelnokov A.A., Koshkarev L.T., Chelnokova M.I. Osobennosti spinal'nogo tormozheniya pri proizvol'noj dvigatel'noj aktivnosti myshc goleni u lic, zanimayushchihsya fizicheskoy kul'turoj i sportom. *Sportivnaya medicina: nauka i praktika*. 2017;7(1):5–13. (In Russ).
27. Mizuno Y., Tanaka R., Yanagisawa N. Reciprocal group I inhibition of triceps surae motoneurons in man. *Journal of Neurophysiology*. 1971;34:1010–1017.
28. Jendrassik E. Beiträge zur Lehre von den Sehnenreflexen. *Deutsche Archiv für Klinische Medizin*. 1883;33:177–199.
29. Zehr E.P., Stein R.B. Interaction of the Jendrassik maneuver with segmental presynaptic inhibition. *Exp Brain Res*. 1999;124:474–480.
30. Downman R., Wolpaw J.R. Jendrassik maneuver facilitates soleus H-reflex without change in average soleus motoneuron pool membrane potential. *Exp Neurol*. 1988;101(2):288–302.
31. Gregory J.E., Wood S.A., Proske U. An investigation into mechanisms of reflex reinforcement by the Jendrassik manoeuvre. *Exp Brain Res*. 2001;138:366–374.
32. Gladchenko D.A., Chelnokov A.A., Drobysch A.S. Vliyanie nespecificheskoj aktivacii stvolovyh struktur golovno mozga na vyrazhennost' presinapticheskogo tormozheniya pri proizvol'nyh dvizheniyah. *Materialy XXIII s'ezda Fiziologicheskogo obshchestva imeni I.P. Pavlova*. Voronezh: Izd-vo «ISTOKI». 2017. P. 2025–2026. (In Russ).

References

1. Bikmullina R.H., Rozental' A.N., Pleshchinskij I.N. Tormoznye sistemy spinno mozga v kontrole vzaimodejstvij funkcional'no sopryazhyonnyh myshc. *Fiziologiya cheloveka*. 2007;33(1):119–130. (In Russ).
2. Chelnokov A.A., Gladchenko D.A., Fedorov S.A., Gorodnichev R.M. Vozrastnye osobennosti spinal'nogo tormozheniya skeletnyh myshc u lic muzhskogo pola v regulyacii proizvol'nyh dvizhenij. *Fiziologiya cheloveka*. 2017;43(1):35–44. (In Russ).
3. Pierrot-Deseilligny E., Burke D. *The Circuitry of the Human Spinal Cord: Spinal and Corticospinal Mechanisms of Movement*. United States: Cambridge University Press. 2012. 606 p.
4. Moreno-López Y., Olivares-Moreno R., Cordero-Erausquin M., Rojas-Piloni G. Sensorimotor Integration by Corticospinal System. *Front Neuroanat*. 2016;9:10–24.
5. Rudomin P., Schmidt R.F. Presynaptic inhibition in the vertebrate spinal cord revisited. *Exp. Brain Res*. 1999;129:1–37.
6. Rudomin P. In search of lost presynaptic inhibition. *Exp. Brain Res*. 2009;196(1):139–151.
7. Popova I.E., Sysoev A.V. Funkcional'nye osobennosti N-refleksa sportsmenov razlichnyh specializacij v godichnom cikle trenirovok. *Uchenye zapiski universiteta imeni P.F. Lesgafta*. 2015;4(122):156–159. (In Russ).
8. Earles D.R., Dierking J.T., Robertson C.T., Koceja D.M. Pre- and post-synaptic control of motoneuron excitability in athletes. *Journal of Med. Sci. Sports Exerc*. 2002;34:66–72.
9. Gurfinkel' V.S. Priem Endrassika sozdaet usloviya dlya zapuska neproizvol'nyh shagatel'nyh dvizhenij. *Fiziologiya cheloveka*. 2000;26(2):73–79. (In Russ).
10. Yafarova G.G., Baltina T.V., Pleshchinskij I.N. Funkcional'no e sostoyanie dvigatel'nyh centrov spinno mozga v usloviyah ego travmaticheskogo povrezhdeniya. Nizhnekamsk: Izd-vo NF MGEI. 2008. 74 p. (In Russ).

Ответственный за переписку: Челноков Андрей Алексеевич – д. б. н., заведующий кафедрой естественно-научных дисциплин, профессор, ФГОУ ВО Великолукская государственная академия физической культуры и спорта; 182105, Россия, Псковская область, г. Великие Луки, пл. Юбилейная, д. 4. E-mail: and-chelnokov@yandex.ru

Челноков А.А. SPIN: 4706–8513, ORCID ID: 0000–0003–0502–5752

Гладченко Д.А. SPIN: 7541–0760, ORCID ID: 0000–0001–6041–3614

Рощина Л.В. SPIN-код: 6287–8630, ORCID ID: 0000–0002–7647–2106

Богданов С.М. SPIN-код: 2076–9689, ORCID ID: 0000–0003–2543–6890

Corresponding author: Chelnokov Andrei – professor, head of the department of natural sciences of Velikie Luki State Academy of Physical Education and Sports; 182105, Russia, Velikie Luki, Yubileynaya, 4, E-mail: and-chelnokov@yandex.ru

Chelnokov A. ORCID ID: 0000–0003–0502–5752

Gladchenko D. ORCID ID: 0000–0001–6041–3614

Roshchina L. ORCID ID: 0000–0002–7647–2106

Bogdanov S. ORCID ID: 0000–0003–2543–6890