
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

**ОСОБЕННОСТИ АФФЕРЕНТНОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ МЫШЦ-
АНТАГОНИСТОВ ГОЛЕНИ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПРИ
СКОРОСТНЫХ ЛОКОМОТОРНЫХ ДВИЖЕНИЯХ**

© 2025 г. А. А. Челноков^{1,*}, М. Г. Барканов¹, Д. А. Гладченко¹, Р. М. Городничев¹

¹*Великолукская государственная академия физической культуры и спорта,*

Великие Луки, Россия

**E-mail: and-chelnokov@yandex.ru*

Поступила в редакцию 29.03.2025 г.

После доработки 28.05.2025 г.

Принята к публикации 29.05.2025 г.

В статье представлена специфика внутри-, межмышечных и перекрестных проявлений импульсной активности различных групп афферентов (Ia, Ib и II) мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей при выполнении скоростных локомоторных движений. В исследовании приняли участие 9 мужчин-спортсменов, специализирующихся в беге на короткие дистанции, которые выполняли локомоторный тест – проталкивание пассивной ленты тредбана в течение 10 с с максимально возможной скоростью. Во время бега регистрировали электромиограммы мышц-антагонистов голени (*m. tibialis anterior*, *m. gastrocnemius med.*) с последующей их обработкой в программе MatLab и расчетом импульсной активности первичных и вторичных афферентов с помощью математической модели, основанной на прогнозировании срабатывания мышечных веретен. Установлено, что скоростной бег представляет собой перекрестный внутри-мышечный ЭМГ-паттерн напряжения мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей с переходом к их расслаблению, который зависит от фазы движения. Такая работа мышц в отдельные фазы скоростного бегового шага проявлялась эффективной межмышечной координацией флексора и экстензора в фазах опоры и переноса правой конечности, выраженными реципрокными отношениями гомонимных мышц-антагонистов голени в фазу переноса правой и опорный период левой конечностей. Внутри-мышечная проприоцептивная афферентация мышц-антагонистов голени скоростного движения характеризуется проявлением сильной импульсной активности афферентов Ib, умеренной – афферентов II и слабой – Ia афферентов флексоров и экстензоров голени симметричных конечностей. Показана фазозависимая модуляция межмышечной афферентации первичных и вторичных волокон флексоров и экстензоров голени билатеральных конечностей в фазы опоры и переноса скоростного бегового шага. Установлены характерные для скоростного бегового шага перекрестные взаимодействия афферентной активности гомологичных мышц голени билатеральных конечностей в разные фазы движения. Выявленные особенности внутри-, межмышечной и перекрестной афферентной активности во время бега отражают их ключевую роль в регуляции тормозной интернейрональной сети спинного мозга, обеспечивающей поддержание заданного мышечного сокращения и изменение параметров моторного выхода в целом. Обсуждаются полагаемые рефлекторные механизмы регуляции скоростных локомоторных движений на основе известных феноменов, связанных с взаимодействием различных афферентных входов на нейрональный аппарат спинного мозга в системе мышц-антагонистов голени.

Ключевые слова: афференты, интернейроны, спинальное торможение, мышцы, центральный генератор паттернов, скоростные локомоторные движения

DOI: 10.31857/S0869813925070095, EDN: MVSCOP

ВВЕДЕНИЕ

Локомоция животных и человека представляет собой сложное чередование мышечных сокращений, постоянно модифицирующихся для адаптации к окружающей среде. Во время локомоции необходима точная координация мышц-флексоров и экстензоров не только в пределах одной конечности, но также между гомологичными мышцами билатеральных конечностей. Экспериментальные данные, полученные на животных и людях, свидетельствуют о том, что различные модели локомоции могут быть обусловлены главным образом периферическими факторами, такими как мышечная активность или проприоцептивная обратная связь, а также взаимодействием корковых, подкорковых и спинальных нейрональных сетей [1–6].

Афферентные сигналы, поступающие на пре- и мотонейронный уровни спинного мозга, имеют ключевое значение для корректировки локомоторного ритма под конкретные двигательные задачи и условия внешней среды [3, 7]. Конвергенция различных афферентных входов на спинальном уровне осуществляется посредством возбуждающих и тормозных интернейронов, опосредуя реципрокные модуляции восходящих афферентных и нисходящих потоков, предотвращая передачу аберрантных сенсорных сигналов [8, 9]. Предыдущие исследования на людях были сосредоточены в основном на изучении афферентных взаимодействий мышц-антагонистов и синергистов в пределах одной конечности [4]. В отдельных исследованиях была показана роль первичных (Ia и Ib) и вторичных (II) афферентов скелетных мышц одной конечности, реализующих моно-, поли- и олигосинаптические рефлексy на спинальном уровне, во время ходьбы и бега в различные фазы движения [10–16]. Фазозависимая модуляция рефлексa на растяжение, сухожильных и кожных рефлексов во время ходьбы человека приводит к облегчению и/или подавлению возбудимости α -мотонейронов и контролируется центральным генератором автоматизированных движений (или центральный генератор паттернов – ЦГП) [6, 17, 18].

Лишь в немногих исследованиях рассматривались перекрестные афферентные влияния от мышечных рецепторов одной конечности к мотонейронам противоположной конечности [19–23]. В недавних исследованиях с помощью математической модели, основанной на прогнозировании срабатывания мышечных веретен, Gervasio с соавт. [24] установили, что произвольная ходьба человека характеризуется наличием перекрестных коротколатентных рефлексов с наибольшей внутримышечной импульсной активностью афферентов II группы экстензора контралатеральной конечности, в отличие от афферентов I (Ia и Ib). В последующем с применением той же модели нами [9] были установлены особенности внутри- и межмышечных проявлений импульсной активности первичных и вторичных афферентных волокон мышц-антагонистов голени правой конечности при ходьбе, причем также была показана эффективность чрескожной электрической стимуляции дорсальных корешков нижнегрудного отдела спинного мозга при ходьбе в повышении импульсной активности отдельных афферентных волокон мышц-антагонистов голени.

В связи с этим цель исследования состояла в изучении специфики внутри-, межмышечных и перекрестных проявлений импульсной активности различных групп афферентов (Ia, Ib и II) мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей при выполнении скоростных локомоторных движений, характеризующихся сложной координацией и большими мышечными усилиями.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследовании приняли участие 9 спортсменов-легкоатлетов мужского пола в возрасте 18–27 лет (21.86 ± 1.18 лет; кандидаты в мастера спорта, I и II разряды, специализация – бег на короткие дистанции). Для уменьшения влияния эффекта тренировок

на результаты исследований эксперименты проводились в переходный период, когда интенсивность тренировочного воздействия на спортсменов снижена. Испытуемым в ходе исследования предлагалось выполнить локомоторный тест на беговой дорожке Venus Saturn (HP Cosmos, Германия), который включал проталкивание пассивной ленты тредбана в течение 10 с с максимально возможной скоростью, держась за поручни беговой дорожки. Для анализа беговой шаг был разделен на фазу переноса – с момента отрыва нижней конечности от места опоры до момента постановки конечности на опору – и фазу опоры – с момента постановки конечности на место опоры до момента отрыва конечности от опоры [25]. За 10 с испытуемые выполняли от 16 до 20 беговых циклов.

Биоэлектрическую активность *m. tibialis anterior* (ТА), *m. gastrocnemius medialis* (ГМ) билатеральных конечностей регистрировали биполярными поверхностными электродами посредством телеметрического 16-канального электронейромиографа ME-6000 (Mega Electronics Ltd, Куопио, Финляндия) с полосой пропускания частот от 10 до 100 кГц и дискретизацией с частотой 2000 Гц. Активный накожный электрод ($\varnothing = 9$ мм) фиксировался в проекции двигательной точки мышцы, референтный электрод – по ходу ее волокон на расстоянии 2.0–2.5 см к сухожилию. Записи ЭМГ мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей проводили в программе MegaWin (Mega Electronics Ltd, Куопио, Финляндия), а их анализ (нормализация, выпрямление, усреднение) осуществляли при помощи интерактивного пакета программы MatLab 2018b (MathWorks, США). У всех испытуемых в обработку ЭМГ-записей брали 16 беговых циклов.

Для оценки реципрокных координационных отношений мышц билатеральных конечностей рассчитывали коэффициент реципрокности (1) [9]:

$$КР = ЭМГ_{АН} / ЭМГ_{АГ} \quad (1)$$

где КР – коэффициент реципрокности (усл. ед.); $ЭМГ_{АН}$ – показатель амплитуды ЭМГ-антагониста; $ЭМГ_{АГ}$ – показатель амплитуды ЭМГ-агониста. Постулируется, чем меньше показатель КР, тем больше выражены координационные отношения мышц.

Для характеристики афферентного обеспечения скоростных локомоторных движений рассчитывалась импульсная активность первичных (Ia и Ib) и вторичных (II) афферентов мышц-антагонистов голени с помощью математической модели, основанной на прогнозировании срабатывания мышечных веретен [9, 24, 26–31]. В основе представленных математических моделей находятся физиологические процессы, связанные с изменением длины интрафузальных мышечных волокон с ядерной цепочкой и ядерной сумкой, силы, развиваемой исследуемой мышцей, и активности мотонейронных пулов, выраженной через ЭМГ-сигналы, обработанные в программе MatLab 2018b (MathWorks, США). Импульсную активность Ia афферентов вычисляли по следующей модели (2, 3):

$$Ia = 4.3 \times v^{0.6} + 2 \times l + b + f(ЭМГ), \quad (2)$$

$$f = ЭМГ \times 120 \times (s + 1) / (s + 20), \quad (3)$$

где v – скорость изменения длины мышечных пучков (46.6); l – изменения длины мышечных пучков (4); b – значения смещения (для Ia афферентов – 285); $f(ЭМГ)$ – сигнал, представляющий связанное фузимоторное действие; ЭМГ – выпрямленный, усредненный и нормализованный сигналы исследуемой мышцы; s – оператор Лапласа.

Активность волокон Ib рассчитывалась на основе мышечной силы (F_m) с использованием математической модели (4, 5):

$$Ib = 10^{0.4939 \times \log_{10}(F) + 3.2154}, \quad (4)$$

$$F_m = S_m \times \sigma_m, \quad (5)$$

где S_m – поперечное сечение мышцы (для ТА – 9.9 см^2 , GM – 32.4 см^2); σ_m – напряжение мышцы (30 Н/см^2).

Импульсная активность афферентов II группы вычислялась по формуле (6):

$$\Pi = 13.5 \times l + b + 20 \times \text{ЭМГ}, \quad (6)$$

где l – изменения длины мышечных волокон (4); b – значения смещения (для II афферентов – 190); ЭМГ – выпрямленный, усредненный и нормализованный сигналы исследуемой мышцы.

Средние значения показателей активности первичных и вторичных групп афферентов выражались как импульсы в секунду (для афферентов Ia и II в $\text{имп/с} \times 10^3$, афферентов Ib – $\text{имп/с} \times 10^4$).

Анализ полученных данных осуществлялся в современном программном обеспечении Statistica 10 (StatSoft Inc., США), GraphPad Prism 8.0.1. (GraphPad Software, США). Проверку нормальности распределения переменных проводили с помощью критериев Shapiro-Wilk W и Levene's test. Результаты графических данных на рис. 1 представлены как медианы, межквартильные размахи 25–75% процентилей, минимальные и максимальные значения, на рис. 3 – средняя арифметическая (M) и стандартная (SEM) ошибки средней. Статистическую значимость различий между ЭМГ-параметрами определяли с помощью Wilcoxon Matched Pairs Test. Внутримышечная координация дистальных мышц ($TA_{\text{правая}} \times TA_{\text{левая}}$, $GM_{\text{правая}} \times GM_{\text{левая}}$) и межмышечная координация экстензоров/флексоров ($TA_{\text{правая}} \times GM_{\text{правая}}$, $TA_{\text{левая}} \times GM_{\text{левая}}$) нижних конечностей в различные фазы движения оценивались с помощью множественного регрессионного линейного анализа (Multiple linear regression, рис. 2). С помощью множественного анализа (Friedman ANOVA) оценивались различия во внутри-, межмышечной и перекрестной афферентной активности мышц-антагонистов билатеральных конечностей в различные фазы движения. Достоверными считали отличия при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ ЭМГ-активности мышц-антагонистов голени, зарегистрированной при проталкивании пассивной ленты тредбана во время скоростного локомоторного движения, выявил, что в фазе опоры правой конечности активность ТА ($266.39 \pm 10.38 \text{ мкВ}$) больше, чем GM ($135.17 \pm 7.54 \text{ мкВ}$), а при ее переносе, наоборот, больше GM ($279.65 \pm 8.00 \text{ мкВ}$) в сравнении с ТА ($203.09 \pm 5.93 \text{ мкВ}$) (рис. 1а). В опорную фазу левой конечности возрастала амплитуда ЭМГ GM ($309.65 \pm 12.23 \text{ мкВ}$) по сравнению с ТА ($135.17 \pm 7.54 \text{ мкВ}$), а во время ее переноса наоборот повышалась ТА ($254.31 \pm 7.70 \text{ мкВ}$), чем GM ($154.74 \pm 6.06 \text{ мкВ}$).

Оценка выраженности реципрокных координационных отношений гомонимных мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей на основе расчета коэффициента реципрокности выявила повышение их реципрокности в фазе опоры левой и переносе правой конечности во время выполнения скоростного бегового шага (рис. 1б). Так, коэффициент реципрокности в фазе опоры левой конечности составил 0.85 ± 0.08 усл. ед. и был достоверно ниже на 1.04 усл. ед. ($p < 0.001$), чем в фазе ее переноса (1.89 ± 0.10 усл. ед.), а в фазе переноса правой конечности равен 0.81 ± 0.04 усл. ед. и был достоверно меньше на 2.05 усл. ед. ($p < 0.001$) в сравнении с опорной фазой (2.86 ± 0.25 усл. ед.).

Из данных регрессионного анализа, представленного на рис. 2а, видно, что эффективная внутримышечная координация флексоров и экстензоров голени при выполнении бега с максимальной скоростью наблюдалась только в фазах опоры ($p < 0.001$) и переноса ($p < 0.001$) правой конечности, чем при опоре и переносе левой конечности ($p > 0.05$). При скоростном беговом шаге у спортсменов выявлена эффективная

межмышечная координация дистальных мышц билатеральных конечностей, которая выражалась в фазе опоры увеличением ЭМГ-активности флексора (TA) правой конечности на 71.07 мкВ ($p < 0.001$), чем левой, и его экстензора (GM) левой конечности – на 174.47 мкВ ($p < 0.001$) в сравнении с правой конечностью, а в фазе переноса, наоборот, повышением активности флексора левой конечности на 51.22 мкВ ($p < 0.001$) и его экстензора правой конечности – на 124.91 мкВ ($p < 0.05$, рис. 2b).

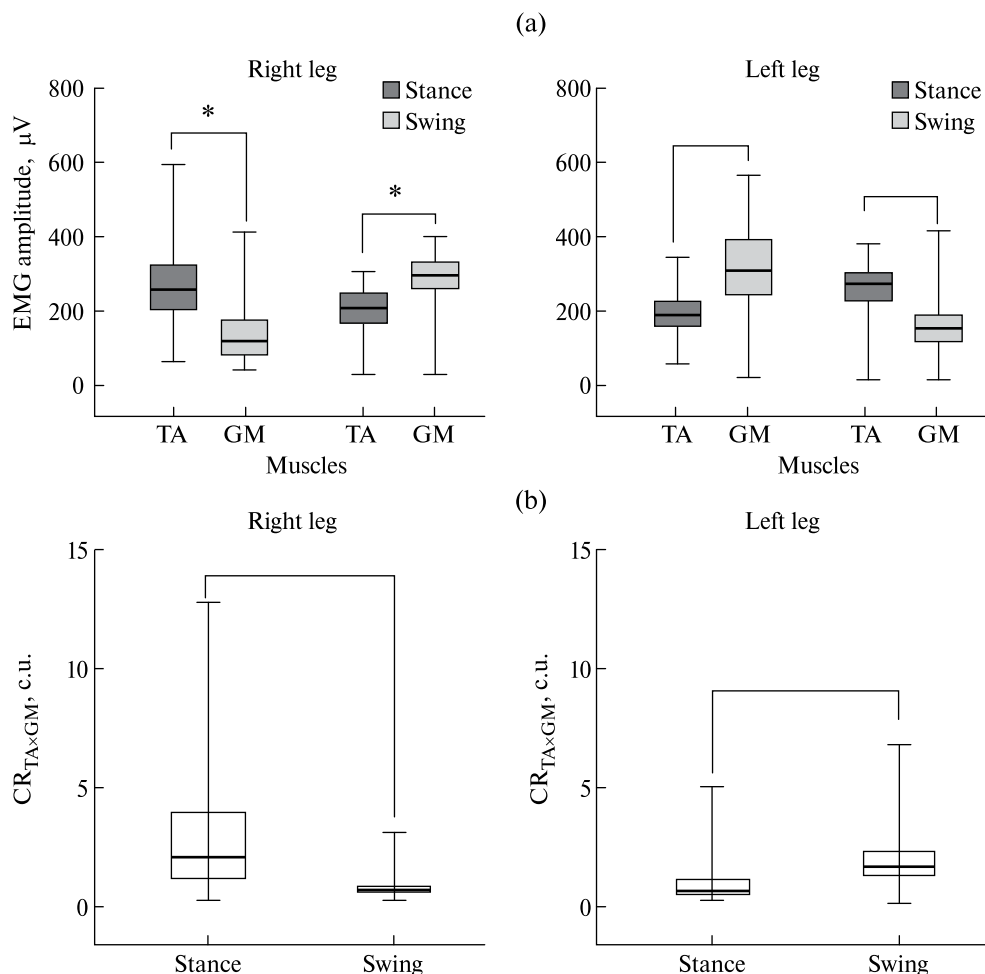


Рис. 1. Амплитуда ЭМГ-активности мышц билатеральных нижних конечностей (а) и коэффициенты реципрокности (б) в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки. * – Достоверные отличия при уровне значимости $p < 0.001$, Wilcoxon Matched Pairs Test.

Данные рис. 3 свидетельствуют, что при скоростном движении по пассивной беговой дорожке внутримышечная афферентация билатеральных мышц-антагонистов голени вне зависимости от фазы бегового шага характеризуется сильной импульсной активностью афферентов Ib флексоров и экстензоров голени, умеренной – афферентов II ($p < 0.001^*$) и слабой – Ia афферентов ($p < 0.001^*$). Однако в разные фазы бегового шага отмечаются изменения в межмышечной афферентации мышц-антагонистов голени,

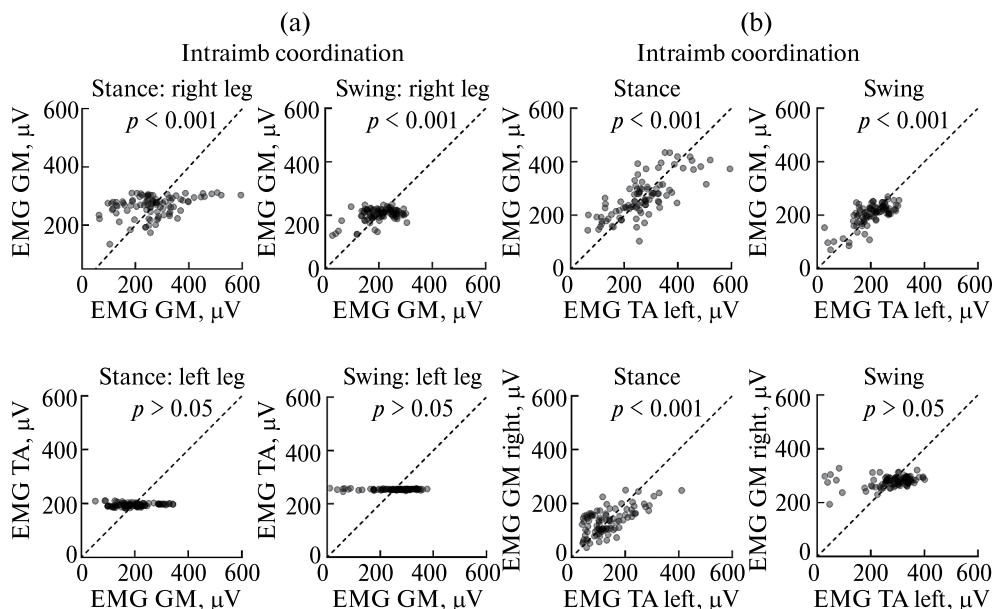


Рис. 2. Внутри- (а) и межмышечные (б) координации мышц голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки. $p < 0.05$, $p < 0.001$ – достоверные отличия, Multiple linear regression.

сопровождающиеся в фазе опоры правой конечности повышением импульсной активности афферентных волокон Ia и II TA на 0.78 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) и 2.62 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) соответственно, чем GM, но все же более выраженной активностью Ib афферентов GM на 2.09 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) в сравнении с активностью аналогичных афферентов TA. В фазе переноса правой конечности активность первичных (Ia и Ib) и вторичных афферентов GM, в сравнении с афферентами TA, больше на 0.46 имп/с ($p < 0.001^{\#}$), 7.62 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) и 1.53 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) соответственно. Импульсная активность афферентов Ia, Ib и II афферентов GM в фазе опоры левой конечности проявлялась аналогичным образом, как и при переносе правой конечности: их активность больше на 0.68 имп/с ($p < 0.001^{\#}$), 8.36 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) и 2.29 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) соответственно, по сравнению с афферентами TA. При переносе левой конечности импульсная активность афферентов Ia и II TA проявлялась аналогичным образом, как и при опоре правой конечности: их активность выше на 0.60 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) и на 1.99 имп/с ($p < 0.001^{\#}$) соответственно, по сравнению с афферентами GM, но для афферентов группы Ib GM активность была больше на 3.10 имп/с ($p < 0.001^{\#}$), чем у сенсорных волокон Ib TA.

Сравнительный анализ афферентной активности билатеральных мышц голени в зависимости от фазы бегового шага, представленный на рис. 3, выявил, что в фазе опоры правой конечности во время бега наиболее выражена активность афферентов Ia, Ib, II TA ($p < 0.001^{+}$), а в фазе переноса – аналогичных афферентов GM ($p < 0.001^{+}$). В фазе опоры левой конечности, наоборот, наиболее выражена активность афферентов Ia, Ib, II GM ($p < 0.001^{+}$), а при переносе левой конечности – соответствующих афферентов TA ($p < 0.001^{+}$).

Наши данные указывают также о перекрестных эффектах афферентной активности гомологичных мышц голени билатеральных конечностей в разные фазы скоростного движения. Так, при беге в фазу опоры правой конечности импульсная активность Ia, Ib, II афферентов TA больше на 0.42, 1.08, 1.42 имп/с ($p < 0.001^{**}$, рис. 3) соответственно,

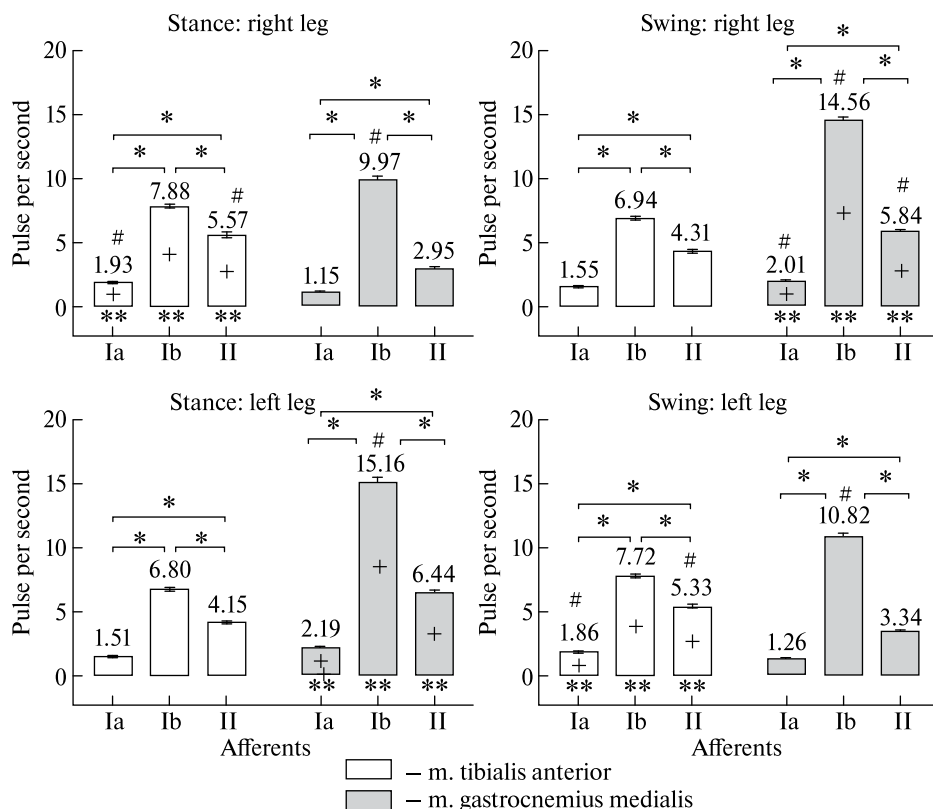


Рис. 3. Импульсная активность афферентов Ia, Ib и II групп мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки, имп/с.

* – Достоверные отличия во внутримышечной афферентной активности различных афферентов флексора и экстензора голени; # – достоверные отличия в межмышечной афферентной активности различных афферентов в системе мышц-антагонистов; ** – достоверные отличия в перекрестных эффектах афферентной активности гомологичных мышц билатеральных конечностей; + – достоверные отличия в импульсной активности афферентов мышц-антагонистов между фазами опоры и переноса (Friedman ANOVA); активность афферентов Ia и II представлена на графиках в имп/с $\times 10^3$, афферентов Ib – имп/с $\times 10^4$.

чем афферентов ТА левой конечности, а Ia, Ib, II афферентов ГМ левой конечности больше на 1.04, 5.19, 3.49 имп/с ($p < 0.001^{**}$) в сравнении с правой конечностью. В фазу переноса левой конечности импульсная активность Ia, Ib, II афферентов ТА выше на 0.31, 0.78, 1.02 имп/с ($p < 0.001^{**}$) по сравнению с афферентами ТА правой конечности, а Ia, Ib, II афферентов ГМ правой конечности больше на 0.75, 3.74, 2.50 имп/с ($p < 0.001^{**}$) в сравнении с левой конечностью.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Нами показано, что скоростной бег представляет собой перекрестный внутримышечный паттерн напряжения мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей с переходом к их расслаблению, который зависит от фазы движения. Такая работа мышц в отдельные фазы скоростного бегового шага проявляется согласованной межмышечной координацией флексоров и экстензоров в фазах опоры и переноса

правой конечности, выраженной реципрокными отношениями гомонимных мышц-антагонистов голени в фазу переноса правой конечности и опорный период левой конечности. На основании полученных данных можно предположить, что всю совокупность количественных сдвигов в ЭМГ-активности мышц голени билатеральных конечностей при скоростных локомоторных движениях в фазы опоры и переноса следует представить как следствие внутриспинального и рефлекторного взаимодействия, обусловленного облегчением или торможением спинальных моторных центров флексоров и экстензоров, а также опосредуемых реципрокными модуляциями различных афферентных сигналов на интернейрональный аппарат спинного мозга.

Впервые установлены особенности внутримышечной проприоцептивной афферентации мышц-антагонистов голени скоростных локомоторных движений, характеризующиеся проявлением сильной импульсной активности афферентов Ib, умеренной – афферентов II и слабой – Ia афферентов флексоров и экстензоров голени симметричных конечностей. Показана фазозависимая модуляция межмышечной афферентации первичных и вторичных волокон флексоров и экстензоров голени билатеральных конечностей в фазы опоры и переноса скоростного бегового шага. Установлены перекрестные взаимодействия афферентной активности гомологичных мышц голени билатеральных конечностей в разные фазы скоростного движения.

Перед тем как рассмотреть полагаемые рефлекторные механизмы регуляции скоростных локомоторных движений на основе известных феноменов, связанных с взаимодействием различных афферентных входов на нейрональный аппарат спинного мозга в системе мышц-антагонистов голени, стоит интерпретировать ограничения нашего исследования, связанные с объемом ($n = 9$) и составом выборки (спортсмены-легкоатлеты мужского пола). Мы осознанно ограничились спортсменами, специализирующимися в беге на короткие дистанции, чтобы минимизировать вариабельность, обусловленную различиями в технике движения, по сравнению с нетренированными испытуемыми. Несмотря на малый размер выборки, в ряде работ [10, 11, 13, 16, 23, 25, 34] анализ нейрофизиологических параметров проводился от 7 до 10 испытуемых и является типичным для исследований подобного дизайна. Однако интерпретировать результаты следует с осторожностью, учитывая возможное влияние «конфаундеров» (например, индивидуальные вариации в квалификации спортсменов). Результаты, полученные нами с помощью множественного сравнения Friedman ANOVA, демонстрируют значимые различия во внутри-, межмышечной и перекрестной афферентной активности мышц-антагонистов билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки ($p < 0.001$). Наши данные согласуются с работами, описывающими фазозависимую модуляцию афферентного контроля рефлекторной возбудимости спинальных α -мотонейронов мышцы-экстензора во время ходьбы и бега [10–16].

Специальных исследований, направленных на изучение афферентного контроля скоростных беговых движений у человека, мы не обнаружили. Имеется несколько работ, посвященных изучению афферентного Ib контроля ходьбы у человека на основе методики подавления амплитуды Н-рефлекса экстензора (камбаловидная мышца) голени коротколатентной кондиционирующей стимуляции высокопороговых афферентов [12–14]. Показано, что кожная коротколатентная стимуляция афферентов Ib правой медиальной головки икроножной мышцы в начале фаз опоры и окончания шагательного цикла человека снижает их активность, что приводит к облегчению моносинаптического Н-рефлекса камбаловидной мышцы, т.е. к снижению нереципрокного (Ib) торможения [12–14]. Установленный нами факт, свидетельствующий о том, что в фазах переноса правой и опоры левой конечностей активность афферентов Ib разгибателя стопы в сравнении с ее сгибателем была выражена больше, чем в фазах переноса левой и опоры правой конечностей, позволяет предположить, что для скоростного бега характерно повышение импульсной активности Ib афферентов от сухожильных органов Гольджи в ответ на усиление сократительного эффекта мышц голени при

проталкивании пассивной беговой дорожки, что, вероятно, обуславливает более сильное нерцепируемое (Ib) торможение α -мотонейронов мышц экстензоров (GM) и менее выраженное – мышц флексоров (TA). Учитывая физиологическую роль нерцепируемого торможения – предохранение от чрезмерного напряжения скелетных мышц, растяжения сухожилий и обеспечения согласованной координации в активности разных мышечных групп и суставов, можно выразить мнение, что данные нерцепирующие тормозные взаимодействия мышц-антагонистов голени отражают мощность, развиваемую мышцами в течение цикла скоростного локомоторного движения.

Согласно полученным в настоящем исследовании данным, во время скоростного бега при проталкивании пассивной беговой дорожки умеренное влияние оказывали афференты II группы. Известно, что влияние импульсов, поступающих по афферентам группы II к двигательным центрам спинного мозга, может быть различным в зависимости от характера движений конечности, позы, локомоции и при внезапном ощущении препятствий при передвижении [7, 24, 32]. Применяя ту же математическую модель, которая использовалась в нашем исследовании, Gervasio с соавт. [24] показали, что внутримышечный афферентный контроль ходьбы человека по тредмиллу в нормальном темпе сопровождается наибольшей импульсной активностью афферентов II группы икроножной мышцы правой конечности в сравнении с афферентами I группы (Ia и Ib). В недавних наших исследованиях [9] установлена иная закономерность внутримышечного проявления импульсной активности первичных и вторичных афферентных волокон мышц-антагонистов голени правой конечности при ходьбе с постоянной скоростью 3 км/ч по подвижной ленте тредбана, которая характеризуется сильной импульсной активностью II, Ia афферентов и слабой – Ib афферентов флексора стопы, сильной активностью II афферентов, умеренной – Ia афферентов и слабой – Ib афферентов экстензора стопы.

Самым слабым афферентным притоком при скоростном локомоторном движении оказался приток от волокон Ia мышц-антагонистов голени обеих конечностей. Как показали многие исследования [4, 10, 33], при увеличении скорости локомоторных движений и во время бега непрерывным атрибутом является повышение электрической активности скелетных мышц голени и фазозависимая модуляция Н-рефлекса мышц-синергистов голени (камбаловидная и икроножная), причем модуляция моносинаптического рефлекса упомянутых мышц осуществляется синхронно изменению ЭМГ-активности мышц в течение цикла ходьбы и бега. Сенсорные входы афферентов Ia являются важнейшими в контроле произвольных и локомоторных движений. Активность Ia афферентов от мышц-антагонистов голени во время ходьбы и бега связана с непосредственным участием системы пресинаптического торможения. Эти данные хорошо согласуются с результатами Mummidisetty с соавт. [34], которые показали, что при стимуляции низкопороговых Ia афферентов правого сгибателя стопы во время ходьбы длиннолатентное пресинаптическое торможение (D_2 -торможение) усиливается при опоре на пятку, затормаживая активность α -мотонейронов разгибателя стопы, но снижается в поздней фазе опоры и начальной фазе переноса конечности. При беговом шаге, как указывают ранние исследования Capaday и Stein [10], активация электрической стимуляцией афферентных волокон Ia TA подавляет возбудимость мотонейронного пула вследствие усиления функциональной активности пресинаптического торможения Ia терминалей, проецирующих на мотонейроны камбаловидной мышцы. Следовательно, полученные нами данные, свидетельствующие о слабой импульсной активности Ia афферентов в цикле скоростного бегового шага, позволяют предположить, что пресинаптическое торможение может быть первым фактором в регуляции афферентной активности скоростных локомоторных движений. По-видимому, для выяснения этого предположения принципиальное значение имеет последующее изучение особенностей пресинаптического тормозного обеспечения флексоров и экстензоров при скоростных циклических движениях.

Следует отметить, что в сложных процессах регуляции локомоторных движений участвует спинальный координатор – дисинаптическое реципрокное торможение, реализуемое волокнами Ia через тормозной интернейрон Ia. Отметим, что регуляция реципрокных отношений (или торможения) в спинальных центрах мышц-антагонистов осуществляется непосредственно с участием пресинаптического торможения и супраспинальных влияний. О функциональной активности реципрокного тормозного механизма можно косвенно судить по коэффициенту реципрокности мышц-антагонистов. Результаты собственных исследований свидетельствуют о том, что при скоростном беге реципрокность гомонимных мышц-антагонистов голени фазозависима и сопровождается ее повышением в фазу переноса правой конечности и опорный период левой конечности. Исследования других авторов подтверждают наличие фазозависимых реципрокных отношений гомонимных мышц-антагонистов при нормальной ходьбе [34]. При коротколатентной стимуляции афферентов Ia флексора стопы установлена фазозависимая модуляция реципрокного торможения гомонимных α -мотонейронов экстензора стопы при ходьбе, сопровождающаяся его уменьшением в середине фазы переноса конечности, но усилением – в ее поздней фазе, а также на протяжении всей фазы переноса. Другие авторы [35] свидетельствуют, что коротколатентная стимуляция афферентов Ia флексора правой конечности во время медленной ходьбы повышает активность тормозных интернейронов Ia реципрокного гомонимного торможения экстензора стопы, при этом с увеличением темпа ходьбы выраженность реципрокного торможения α -мотонейронов гомонимной мышцы-экстензора возрастает.

Проведенные нами исследования также показывают, что кроме внутримышечной афферентации мышц-антагонистов голени, скоростным локомоторным движениям свойственна межмышечная афферентация мышц-антагонистов голени, которой присуща разнонаправленная импульсная активность первичных и вторичных волокон в обеспечении скоростного бегового движения в разные фазы движения. Такая разнонаправленная межмышечная афферентация, вероятно, необходима не только для активации возбуждающих и тормозных интернейронов, но и для осуществления разнообразных коррекций на спинальном уровне и в структурах головного мозга. В отличие от скоростного бега, как показано нами ранее [9], межмышечное афферентное обеспечение при локомоции по подвижной ленте тредбана сопровождалось сильной импульсной активностью афферентов I (Ia и Ib) и II групп экстензора стопы и ослаблением афферентной активности флексора стопы. На основе известных феноменов, связанных с взаимодействием различных афферентных входов на нейрональный аппарат мышц-антагонистов и синергистов, авторы полагают, что во время ходьбы афференты групп I и II мышцы-экстензора подвергаются на премотонейронном уровне спинного мозга большим тормозным влияниям на интернейрональный аппарат спинного мозга со стороны афферентных каналов мышцы-флексора, вероятнее всего, с помощью систем пресинаптического и реципрокного торможения [9].

Кроме того, афферентные влияния наиболее выражены в те фазы скоростного движения, когда отмечается наибольшая ЭМГ-активность мышц. Так, в фазе опоры бегового шага наиболее активны афференты Ia, Ib, II правого флексора стопы и левого экстензора стопы и, соответственно, их ЭМГ-активность, а в фазе переноса – левого флексора стопы и правого экстензора стопы и их ЭМГ-активность. Роль афферентных влияний заметно снижается в фазы низкоамплитудной ЭМГ-активности мышц-антагонистов голени.

Обнаруженные нами перекрестные явления в афферентной активности, вероятно, обусловлены афферентным перекрестным торможением через комиссуральные интернейроны спинного мозга при альтернирующей активации билатеральных флексоров и экстензоров в фазы опоры и переноса конечностей. Коротколатентные перекрестные тормозные пути афферентов группы I и II к экстензорам голени билатеральных конечностей у человека обнаружены сравнительно недавно [19, 36]. Авторы показали, что

электрическая кондиционирующая стимуляция Ia афферентов ипсилатерального большеберцового нерва, иннервирующего камбаловидную мышцу ипсилатеральной конечности, наносимая за 37–41 мс до тестирующего раздражения, вызывает снижение ЭМГ-активности (или Н-рефлекса) камбаловидной мышцы контралатеральной конечности во время выполнения слабого по величине изометрического сокращения (10–20% от максимального произвольного сокращения), сидя и при ходьбе [36]. Предполагают, что возможным механизмом перекрестного торможения спинальных α -мотонейронов камбаловидной мышцы контралатеральной конечности является коротколатентное дисинаптическое реципрокное торможение, опосредованное активацией Ia афферентов гомологичной мышцы ипсилатеральной конечности через комиссуральные интернейроны на тормозные интернейроны Ia реципрокного торможения [37]. Перекрестный эффект кожных афферентов II при стимуляции тыльной поверхности контралатеральной стопы облегчает α -мотонейроны камбаловидной мышцы ипсилатеральной конечности в положении стоя и подавляет в начале опорной фазы постановки конечности, поздних фазах опоры и переноса [20, 23]. Современные электрофизиологические данные показывают, что комиссуральные интернейроны как группы I, так и II участвуют в перекрестных сгибательных рефлексах мышц голени у человека [22, 24, 38], а их функциональная активность подавляется нисходящими сигналами, активируемыми транскраниальной магнитной стимуляцией первичной моторной коры или во время локомоторного движения [22, 39, 40].

С точки зрения существующей концептуальной двухуровневой нейронной модели ЦГП [3, 5, 6] и известных взаимодействий различных проприорецептивных афферентных входов на интернейрональный аппарат спинного мозга [3, 4, 7] можно предположить, что в реализации сложнокоординированных скоростных движений в разные их фазы конвергенция афферентных потоков от билатеральных мышц флексоров и экстензоров модулирует спинальные интернейроны, α -, γ -мотонейроны и ЦГП, обеспечивая тем самым реципрокные взаимоотношения мышц-антагонистов. Характерный локомоторный паттерн скоростных движений подвержен нисходящим тоническим (кортикоспинальный тракт) и фазическим (или циклическим) (ретикуло- и вестибуло-спинальные тракты) влияниям от коры головного мозга, мозжечка, ядер ствола мозга, ретикулярной формации, оказывающим возбуждающие и тормозные влияния, адресованные интернейронам и мотонейронам моно-, поли- и олигосинаптических рефлекторных дуг спинного мозга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры Великолукской государственной академии физической культуры и спорта А.М. Пухову, С.А. Моисееву, С.М. Иванову за помощь в проведении исследований.

ВКЛАДЫ АВТОРОВ

Идея работы, написание и редактирование манускрипта (А. А. Ч.), организация и участие в проведении экспериментов, регистрация и анализ полученных данных, обработка данных (М. Г. Б.), анализ полученных данных, обработка данных (Д. А. Г.), идея работы, общее руководство и планирование эксперимента (Р. М. Г.).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Великолукской государственной академии физической культуры и спорта. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все исследования проводились в соответствии с принципами биомедицинской этики, изложенными в Хельсинкской декларации 1964 г. и последующих поправках к ней. Они также были одобрены Комитетом по этике Великолукской государственной академии физической культуры и спорта, протокол № 4 от 7 ноября 2022 г. Каждый участник исследования дал добровольное письменное информированное согласие после получения разъяснений о потенциальных рисках и преимуществах, а также о характере предстоящего исследования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Pearson KG* (2004) Generating the walking gait: role of sensory feedback. *Prog Brain Res* 143: 123–129.
[https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(03\)43012-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(03)43012-4)
2. *Cappellini G, Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F* (2006) Motor patterns in human walking and running. *J Neurophysiol* 95(6): 3426–3437.
<https://doi.org/10.1152/jn.00081.2006>
3. *Rybak IA, Stecina K, Shevtsova NA, McCrear DA* (2006) Modelling spinal circuitry involved in locomotor pattern generation: insights from the effects of afferent stimulation. *J Physiol* 577(Pt 2): 641–658.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.2006.118711>
4. *Pierrot-Deseilligny E, Burke D* (2012) *The Circuitry of the Human Spinal Cord: Spinal and Corticospinal Mechanisms of Movement*. United States: Cambridge Univer Press.
5. *Rybak IA, Dougherty KJ, Shevtsova NA* (2015) Organization of the Mammalian Locomotor CPG: Review of Computational Model and Circuit Architectures Based on Genetically Identified Spinal Interneurons(1,2,3). *eNeuro* 2(5): ENEURO.0069-15.2015.
<https://doi.org/10.1523/ENEURO.0069-15.2015>
6. *Dubuc R, Cabelguen JM, Ryczko D* (2023) Locomotor pattern generation and descending control: a historical perspective. *J Neurophysiol* 130(2): 401–416.
<https://doi.org/10.1152/jn.00204.2023>
7. *Pleshchinskii IN, Alekseeva NL* (1996) Spinal cord: afferent interactions. *Hum Physiol* 22(1): 123–130.
8. *Stachowski NJ, Dougherty KJ* (2021) Spinal Inhibitory Interneurons: Gatekeepers of Sensorimotor Pathways. *Int J Mol Sci* 22(5): 2667.
<https://doi.org/10.3390/ijms22052667>
9. *Gladchenko DA, Alekseeva IV, Chelnokov AA, Barkanov MG* (2024) Modeling of Impulse Activity of Afferent Fibers of Antagonist Muscles during Transcutaneous Electrical Stimulation of the Spinal Cord During Walking. *Hum Physiol* 50: 25–34.
<https://doi.org/10.1134/S0362119723600091>
10. *Capaday C, Stein RB* (1987) Difference in the amplitude of the human soleus H reflex during walking and running. *J Physiol* 392: 513–522.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.1987.sp016794>
11. *Simonsen EB, Dyhre-Poulsen P* (1999) Amplitude of the human soleus H reflex during walking and running. *J Physiol* 515 (Pt 3): 929–939.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.1999.929ab.x>
12. *Stephens MJ, Yang JF* (1996) Short latency, non-reciprocal group I inhibition is reduced during the stance phase of walking in humans. *Brain Res* 743(1-2): 24–31.
[https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(96\)00977-8](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(96)00977-8)

13. *Faist M, Hoefer C, Hodapp M, Dietz V, Berger W, Duysens J* (2006) In humans Ib facilitation depends on locomotion while suppression of Ib inhibition requires loading. *Brain Res* 1076(1): 87–92.
<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2005.12.069>
14. *Grey MJ, Nielsen JB, Mazzaro N, Sinkjaer T* (2007) Positive force feedback in human walking. *J Physiol* 581(Pt 1): 99–105.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.2007.130088>
15. *Duysens J, Tax AA, Trippel M, Dietz V* (1992) Phase-dependent reversal of reflexly induced movements during human gait. *Exp Brain Res* 90(2): 404–414.
<https://doi.org/10.1007/BF00227255>
16. *Duysens J, Tax AA, Nawijn S, Berger W, Prokop T, Altenmüller E* (1995) Gating of sensation and evoked potentials following foot stimulation during human gait. *Exp Brain* 105(3): 423–431.
<https://doi.org/10.1007/BF00233042>
17. *Selverston AI* (2010) Invertebrate central pattern generator circuits. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365(1551): 2329–2345.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0270>
18. *Grillner S, El Manira A* (2020) Current Principles of Motor Control, with Special Reference to Vertebrate Locomotion. *Physiol Rev* 100(1): 271–320.
<https://doi.org/10.1152/physrev.00015.2019>
19. *Stubbs PW, Mrachacz-Kersting N* (2009) Short-latency crossed inhibitory responses in the human soleus muscle. *J Neurophysiol* 102(6): 3596–3605.
<https://doi.org/10.1152/jn.00667.2009>
20. *Stubbs PW, Nielsen JF, Sinkjaer T, Mrachacz-Kersting N* (2011) Phase modulation of the short-latency crossed spinal response in the human soleus muscle. *J Neurophysiol* 105(2): 503–511.
<https://doi.org/10.1152/jn.00786.2010>
21. *Stevenson AJ, Geertsens SS, Andersen JB, Sinkjaer T, Nielsen JB, Mrachacz-Kersting N* (2013) Interlimb communication to the knee flexors during walking in humans. *J Physiol* 591(19): 4921–4935.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.2013.257949>
22. *Hanna-Boutros B, Sangari S, Karasu A, Giboin LS, Marchand-Pauvert V* (2014) Task-related modulation of crossed spinal inhibition between human lower limbs. *J Neurophysiol* 111(9): 1865–1876.
<https://doi.org/10.1152/jn.00838.2013>
23. *Suzuki S, Nakajima T, Futatsubashi G, Mezzarane RA, Ohtsuka H, Ohki Y, Komiyama T* (2016) Phase-dependent reversal of the crossed conditioning effect on the soleus Hoffmann reflex from cutaneous afferents during walking in humans. *Exp Brain Res* 234(2): 617–626.
<https://doi.org/10.1007/s00221-015-4463-x>
24. *Gervasio S, Voigt M, Kersting UG, Farina D, Sinkjaer T, Mrachacz-Kersting N* (2017) Sensory Feedback in Interlimb Coordination: Contralateral Afferent Contribution to the Short-Latency Crossed Response during Human Walking. *PLoS One* 12(1): e0168557.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168557>
25. *Barkanov MG, Gorodnichev RM* (2022) Peculiarities of Induced Muscle Responses and Kinematic Parameters of High-Speed Locomotor Movements under Percutaneous Electrical Stimulation of Different Spinal Cord Areas. *Hum Physiol* 48: 526–534.
<https://doi.org/10.1134/S036211972204003X>
26. *Voigt M, Bojsen-Møller F, Simonsen EB, Dyhre-Poulsen P* (1995) The influence of tendon Young's modulus, dimensions and instantaneous moment arms on the efficiency of human movement. *J Biomech* 28(3): 281–291.
[https://doi.org/10.1016/0021-9290\(94\)00071-b](https://doi.org/10.1016/0021-9290(94)00071-b)
27. *Voigt M, Simonsen EB, Dyhre-Poulsen P, Klausen K* (1995) Mechanical and muscular factors influencing the performance in maximal vertical jumping after different prestretch loads. *J Biomech* 28(3): 293–307.
[https://doi.org/10.1016/0021-9290\(94\)00062-9](https://doi.org/10.1016/0021-9290(94)00062-9)
28. *Voigt M, Dyhre-Poulsen P, Simonsen EB* (1998) Modulation of short latency stretch reflexes during human hopping. *Acta Physiol Scand* 163(2): 181–194.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-201X.1998.00351.x>

29. Prochazka A, Gorassini M (1998) Ensemble firing of muscle afferents recorded during normal locomotion in cats. *J Physiol* 507 (Pt 1): 293–304.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.1998.293bu.x>
30. Mileusnic MP, Loeb GE (2009) Force estimation from ensembles of Golgi tendon organs. *J Neural Eng* 6(3): 036001.
<https://doi.org/10.1088/1741-2560/6/3/036001>
31. Enoka RM (2015) *Neuromechanics of Human Movement*. Champaign, IL, United States.
32. Labrecque C, Belanger M (1994) The Effects of Low Intensity Cutaneous Stimulation on the H-Reflex Modulation during Static and Dynamic Cycling Movements. *Dept Kinesiol Soc Neurosci Abstr* 20(715): 7.
33. Витензон АС (1998) Закономерности нормальной и патологической ходьбы человека. М. ООО Зеркало-М. [Vitenzon AS (1998) Patterns of normal and pathological human walking. М. ООО Zerkalo-M. (In Russ)].
34. Mummidisetty CK, Smith AC, Knikou M (2013) Modulation of reciprocal and presynaptic inhibition during robotic-assisted stepping in humans. *Clin Neurophysiol* 124(3): 557–564.
<https://doi.org/10.1016/j.clinph.2012.09.007>
35. Kido A, Tanaka N, Stein RB (2004) Spinal reciprocal inhibition in human locomotion. *J Appl Physiol* 96(5): 1969–1977.
<https://doi.org/10.1152/japplphysiol.01060.2003>
36. Stubbs PW, Nielsen JF, Sinkjaer T, Mrachacz-Kersting N (2011) Crossed spinal soleus muscle communication demonstrated by H-reflex conditioning. *Muscle Nerve* 43(6): 845–850.
<https://doi.org/10.1002/mus.21964>
37. Mrachacz-Kersting N, Geertsen SS, Stevenson AJ, Nielsen JB (2017) Convergence of ipsi- and contralateral muscle afferents on common interneurons mediating reciprocal inhibition of ankle plantarflexors in humans. *Exp Brain Res* 235(5): 1555–1564.
<https://doi.org/10.1007/s00221-016-4871-6>
38. Gervasio S, Farina D, Sinkjaer T, Mrachacz-Kersting N (2013) Crossed reflex reversal during human locomotion. *J Neurophysiol* 109(9): 2335–2344.
<https://doi.org/10.1152/jn.01086.2012>
39. Mrachacz-Kersting N, Gervasio S, Marchand-Pauvert V (2018) Evidence for a Supraspinal Contribution to the Human Crossed Reflex Response During Human Walking. *Front Hum Neurosci* 12: 260.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00260>
40. Hiraoka K (2021) Phase-Dependent Crossed Inhibition Mediating Coordination of Anti-phase Bilateral Rhythmic Movement: A Mini Review. *Front Hum Neurosci* 15: 668442.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.668442>

Peculiarities of Afferent Innervation of Antagonist Muscles of the Bilateral Lower Legs During High-Speed Locomotor Movements

A. A. Chelnokov^{a,*}, M. G. Barkanov^a, D. A. Gladchenko^a, and R. M. Gorodnichev^a

^aVelikiye Luki State Academy of Physical Education and Sports, Velikiye Luki, Russia

**e-mail: and-chelnokov@yandex.ru*

The article presents the specifics of intra-, intermuscular, and cross-manifestations of impulse activity of various groups of afferents (Ia, Ib, and II) of the antagonist muscles of the bilateral lower legs when performing high-speed locomotor movements. The study involved 9 male athletes specializing in short-distance running who performed a locomotor test – pushing a passive treadmill belt for 10 seconds at the fastest possible speed. Electromyograms of the antagonist muscles lower legs (m. tibialis anterior, m. gastrocnemius med.) were recorded during running, followed by its processing in the MatLab program and calculation of the impulse activity of primary and secondary afferents using mathematical model based on the prediction of the triggering of muscle spindles. It has been established that high-speed running is a cross intramuscular EMG pattern of tension of the antagonist muscles of the bilateral lower legs with a transition to their relaxation, which depends on the phase of movement. Such muscle innervation in the individual phases of a high-speed running step was manifested by effective intermuscular coordination of the flexor and extensor in the phases of stance and swing of the right leg, pronounced reciprocal relations of homonymous antagonistic muscles of the lower leg in the phases of swing of the right and stance of the left legs. Intramuscular proprioceptive afferentation of the antagonist muscles lower legs of high-speed movement is characterized by the manifestation of strong impulse activity of afferents Ib, moderate afferents II and weak Ia afferents of flexors and extensors of the of symmetrical legs. A phase-dependent modulation of the intermuscular afferentation of the primary and secondary fibers of the flexors and extensors of the bilateral lower legs in the phases of stance and swing of a high-speed running step is shown. The cross-interactions of afferent activity of homologous muscles of the bilateral lower legs in different phases of movement, characteristic of a high-speed running step, have been established. The identified features of intramuscular, intermuscular, and cross-limb afferent activity during running reflect their key role in regulating the inhibitory interneuron network of the spinal cord, which maintains targeted muscle contraction and modulates motor output parameters as a whole. The supposed reflex mechanisms of high-speed locomotor movements are discussed on the basis of well-known phenomena associated with the interaction of various afferent inputs to the spinal cord neuronal apparatus in the system of lower leg antagonist muscles.

Keywords: afferents, interneurons, spinal inhibition, muscles, central pattern generator, high-speed locomotor movements