

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«ВЕЛИКОЛУКСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ ФИЗИЧЕСКОЙ  
КУЛЬТУРЫ И СПОРТА»

БАРКАНОВ МАКСИМ ГЕННАДЬЕВИЧ

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО  
СОСТОЯНИЯ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО АППАРАТА  
СПОРТСМЕНОВ-ЛЕГКОАТЛЕТОВ В ПРОЦЕССЕ ЧРЕСКОЖНОЙ  
ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ РАЗНЫХ ЗОН СПИННОГО  
МОЗГА**

1.5.5. – Физиология человека и животных

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук,  
доцент Челноков А.А.

Великие Луки 2025

## СОДЕРЖАНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	4
ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО АППАРАТА СПОРТСМЕНОВ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЛОКОМОТОРНЫХ ДВИЖЕНИЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ).....	19
1.1. Динамика функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов в процессе многолетней подготовки. Особенности многолетних изменений функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов.....	19
1.2. Механизмы афферентного контроля локомоций человека.....	24
1.3. Спинальные механизмы локомоции человека.....	31
1.4. Нисходящий супраспинальный контроль локомоции человека.....	37
1.5. Возможности и перспективы применения чрескожной электрической стимуляции спинного мозга в нейромодуляции моторных функций и повышении двигательных способностей спортсменов.....	45
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	54
2.1. Организация исследования.....	54
2.1.1. Общее построение экспериментов.....	56
2.2. Методы исследования.....	62
2.2.1. Методы чрескожной стимуляции спинного мозга.....	62
2.2.2. Методы электромиографии.....	64
2.2.2.1. Поверхностная интерференционная электромиография.....	64
2.2.2.2. Стимуляционная электромиография.....	66
2.2.3. Методы математического моделирования импульсной активности первичных и вторичных афферентов скелетных мышц.....	69
2.2.4. Методы кинематики.....	71
2.2.5. Методы математико-статистической обработки.....	73
ГЛАВА 3. ВЫЗВАННЫЕ МОТОРНЫЕ ОТВЕТЫ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ НИЖНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У СПОРТСМЕНОВ-ЛЕГКОАТЛЕТОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЗОНЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧРЕСКОЖНОЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ НА СПИННОЙ МОЗГ И В ПРОЦЕССЕ РИТМИЧЕСКОЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ КОПЧИКОВОГО СПЛЕТЕНИЯ РАЗНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ.....	74
3.1. Проявления вызванных моторных ответов билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в зависимости от зоны воздействия чрескожной электрической стимуляции на спинной мозг.....	74
3.2. Характер постактивационного влияния ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения разной продолжительности воздействия на возбудимость спинальных центров мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов.....	78

ГЛАВА 4. ЭЛЕКТРОМИОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ИМПУЛЬСНАЯ АКТИВНОСТЬ ПЕРВИЧНЫХ И ВТОРИЧНЫХ АФФЕРЕНТОВ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ НИЖНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПРИ СКОРОСТНЫХ ЦИКЛИЧЕСКИХ ДВИЖЕНИЯХ В РАЗЛИЧНЫЕ ФАЗЫ БЕГОВОГО ШАГА У СПОРТСМЕНОВ-ЛЕГКОАТЛЕТОВ БЕЗ И В ПРОЦЕССЕ ЧРЕСКОЖНОЙ СТИМУЛЯЦИИ РАЗНЫХ ЗОН СПИННОГО МОЗГА.....	83
4.1. Электромиографические характеристики и импульсная активность первичных и вторичных афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов без стимуляции спинного мозга.....	83
4.2. Особенности электромиографических характеристик и импульсной активности афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в процессе мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга на уровне грудных T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага.....	94
4.3. Особенности электромиографических характеристик и импульсной активности афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов в процессе ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения на уровне Co <sub>1</sub> -Co <sub>2</sub> .....	105
4.4. Особенности электромиографических характеристик и импульсной активности афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов в процессе сочетанной мультисегментарной (T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> -перенос+L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> -опора) стимуляции спинного мозга совместно с ритмической стимуляцией копчикового сплетения (Co <sub>1</sub> -Co <sub>2</sub> ).....	113
4.5. Сравнительный анализ электростимуляции разных зон спинного мозга на электромиографические и кинематические показатели при скоростных локомоторных движениях у спортсменов-легкоатлетов .....	123
ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ .....	135
ВЫВОДЫ.....	155
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	158
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	159
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	191

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

<b>Вбц</b> – верхнеберцовая антропометрическая точка	переноса <sup>+</sup> L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> -фаза опоры <sup>+</sup> Co <sub>1</sub> -Co <sub>2</sub> )
<b>ВМО</b> – вызванные моторные ответы	<b>Нбц</b> – нижнеберцовая антропометрическая точка
<b>Врт</b> – вертельная антропометрическая точка	<b>НМА</b> – нервно-мышечный аппарат
<b>ГШД</b> – генератор шагательных движений	<b>ПО</b> – программное обеспечение
<b>Кнч</b> – конечная антропометрическая точка	<b>рЭССМ</b> – ритмическая электрическая стимуляция спинного мозга
<b>КР</b> – коэффициент реципрокности	<b>СКС</b> – селективная ритмическая электрическая стимуляция копчикового сплетения (Co <sub>1</sub> -Co <sub>2</sub> )
<b>КС</b> – коэффициент синергии	<b>ЦГП</b> – центральный генератор паттернов
<b>МССМ</b> – мультисегментарная электрическая стимуляция спинного мозга в различные фазы движения (T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> -фаза переноса <sup>+</sup> L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> -фаза опоры)	<b>ЧЭССМ</b> – чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга
<b>МССМ+СКС</b> – мультисегментарная электрическая стимуляция спинного мозга в различные фазы движения совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения (T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> -фаза	<b>ЭМГ</b> – электромиография
	<b>BF</b> – m. biceps femoris
	<b>GM</b> – m. gastrocnemius medialis
	<b>QF</b> – m. quadriceps femoris
	<b>RF</b> – m. rectus femoris
	<b>SOL</b> – m. soleus
	<b>VL</b> – m. vastus lateralis
	<b>TA</b> – m. tibialis anterior

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** Проблема поиска нетрадиционных методов тренировки для развития ведущих физических качеств (скоростно-силовые и частоту движений, межмышечную координацию, скоростную выносливость) и способностей спортсменов является одной из наиболее актуальных в спортивной физиологии и медицине, особенно в условиях антидопингового контроля. Это обусловлено тем, что подобные методы позволяют раскрывать резервы организма без применения запрещённых анаболических средств, воздействуя на естественные механизмы нейромышечной регуляции (J. Pugh, C. Pugh, 2021; P. Oleksak et al., 2024). В качестве одного из таких перспективных методов рассматривается чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга (ЧЭССМ). Многочисленные экспериментальные исследования последних лет убедительно демонстрируют, что селективная и мультисегментарная ЧЭССМ, направленная на активацию локомоторных генераторов спинного мозга, способствует нейромодуляции моторных функций и повышает двигательные способности. Так, селективная стимуляция в зоне нижнегрудных позвонков приводит к повышению мышечной силы и функциональным изменениям в НМА у здоровых людей (Л.В. Рощина, А.А. Челноков, 2020; Л.В. Рощина, 2021). Мультисегментарная стимуляция в зонах нижнегрудных и верхнепоясничных позвонков, в свою очередь, повышает скоростно-силовые способности у спортсменов (Р.М. Городничев и др., 2013; Р.М. Городничев, В.Н. Шляхтов, 2016, 2022; S.M. Ivanov et al., 2024) и приводит к увеличению амплитуды маховых движений, улучшению межмышечной координации и оптимизации временных параметров опорно-полётных фаз во время бега (Е.А. Михайлова, 2015; Е.А. Михайлова, М.Г. Барканов, 2018). Однако вопрос о возможности применения неинвазивного электростимуляционного воздействия разных зон спинного мозга как отдельно, так и совместно, в спортивной физиологии остаётся открытым.

Наконец, не раскрыта научная проблема о закономерных изменениях, вызванных электростимуляцией разных зон спинного мозга, в функциональном состоянии НМА спортсменов-легкоатлетов в физиологическом покое и условиях стереотипных скоростных движений, характеризующихся сложной координацией и проявлением больших мышечных усилий.

**Степень разработанности темы исследования.** Неинвазивный способ воздействия на нейрональные структуры спинного мозга с помощью чрескожной электрической стимуляции был предложен сравнительно недавно (Ю.П. Герасименко и др., 2010; Р.М. Городничев и др., 2012; К. Minassian et al., 2007; G. Courtine et al., 2007). В настоящее время неинвазивная ЧЭССМ является эффективным методом в изучении спинальных механизмов регуляции локомоций у здоровых людей и пациентов с поражениями центральной нервной системы (Ю.П. Герасименко и др., 2010-2023; Р.М. Городничев и др., 2012-2023). ЧЭССМ нашла своё практическое применение и является одним из информативных методов интраоперационного нейрофизиологического мониторинга при оценке возбудимости двигательных нейронов, целостности двигательных корешков и периферических нервов нижних конечностей у пациентов (К. Minassian et al., 2020; J. Choi et al., 2024), а также в двигательной реабилитации (А.Г. Баиндурашвили и др., 2018; А.А. Савенкова и др., 2019; Е.Н. Жарова и др., 2023; В.Н. Корчемкин и др., 2023; A. Megía García et al., 2020; A. Novikov et al., 2024). Стратегия неинвазивного метода стимуляции спинного мозга основана на нейромодуляции моторных функций человека (Ю.П. Герасименко, 2021, 2023). К настоящему времени накоплены экспериментальные данные об активации локомоторных генераторов с помощью селективной и мультисегментарной стимуляции (Ю.П. Герасименко, 2002; Т.Р. Мошонкина, 2017; Д.А. Гладченко, 2018; С.А. Моисеев и др., 2018), показана возможность использования искусственного раздражения нейронных сетей спинного мозга для управления спинальными

нейрональными структурами (F.V. Wagner et al., 2018), исследована нейромодуляция тормозных интернейрональных сетей в системе мышц-антагонистов и синергистов голени у здоровых людей (А.А. Челноков и др., 2022; D.A. Gladchenko et al., 2022) и пациентов со спинальной спастичностью (K. Minassian et al., 2024), изучены особенности синергетических взаимодействий скелетных мышц нижних конечностей (С.А. Моисеев, Р.М. Городничев, 2023; С.А. Моисеев, 2023).

Большинство последних работ по локомоции человека направлены на анализ нейрофизиологических и биомеханических параметров нормальной ходьбы и бега ведущей конечности, обычно, правой (Р.М. Городничев и др., 2021; С.А. Моисеев и др., 2022; С.А. Моисеев, 2023; Д.А. Гладченко и др., 2024). В ограниченном числе исследований освещаются вопросы, связанные с динамикой функциональной межмышечной асимметрии в симметричных мышцах голени, особенностями их афферентного обеспечения в процессе ходьбы (S. Liang et al., 2016; S. Gervasio et al., 2017), а также проявлениями функциональной двигательной асимметрии в условиях спортивной деятельности (Е.М. Бердичевская, А.С. Гронская, 2009; К.Д. Чермит и др., 2022, 2024). Следует отметить, что в работах по исследованию влияния чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) на активность спинальных нейронных локомоторных сетей в процессе реализации естественных двигательных действий эксперименты проводились на здоровых неспортсменах, выполняющих обычную произвольную ходьбу в удобном для них темпе, характеризующейся несложной координацией движений и незначительными по величине усилиями мышц (М.Г. Барканов, Р.М. Городничев, 2022).

**Цель исследования:** обосновать закономерности изменения функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга.

**Задачи исследования:**

1. Изучить и обосновать закономерности проявления вызванных моторных ответов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в зависимости от зоны одиночного воздействия чрескожной электрической стимуляции спинного мозга.

2. Выявить особенности постактивационного влияния ритмической стимуляции копчикового сплетения при кратковременном её воздействии на возбудимость спинальных центров мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов.

3. Определить электромиографические характеристики и импульсную активность первичных и вторичных афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей при скоростных циклических движениях в различные фазы (опора и перенос) бегового шага у спортсменов-легкоатлетов без стимуляционного воздействия на спинной мозг.

4. Изучить особенности нейромодулятивного влияния мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в зонах T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> в фазу переноса и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> в фазу опоры, селективной ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> и мультисегментарной стимуляции в различные фазы движения совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения на электромиографические характеристики и импульсную активность афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов.

5. Обосновать закономерности изменения функционального состояния НМА (по данным электромиографических показателей) при скоростных локомоторных движениях в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга, а также их влияние на повышение скоростных способностей (по данным кинематических показателей) у спортсменов-легкоатлетов.

**Научная новизна работы.** С использованием комплексного нейрофизиологического подхода в работе впервые:

– установлены особенности амплитудных характеристик вызываемых моторных ответов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в ответ на чрескожную электрическую стимуляцию в зонах нижнегрудных  $T_{11}$ - $T_{12}$ , верхнепоясничных  $L_1$ - $L_2$  позвонков и копчикового сплетения на уровне  $Co_1$ - $Co_2$  позвоночника;

– выявлено, что кратковременная 10- и 60-секундная ритмическая электрическая стимуляция копчикового сплетения в области  $Co_1$ - $Co_2$  у спортсменов-легкоатлетов приводит к разнонаправленным изменениям в возбудимости спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей, вызываемых однократной электрической стимуляцией в области  $T_{11}$ - $T_{12}$  позвонков, но среднем по группе спортсменов её постактивационное воздействие оказывает преимущественно облегчающие влияния на мотонейронные пулы спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей;

– определены перекрёстные внутримышечные ЭМГ-паттерны напряжения и расслабления мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей при скоростных циклических движениях у спортсменов-легкоатлетов, зависящие от фазы движения, а также специфическая внутримышечная афферентная активность (сильная импульсная активность афферентов Ib экстензоров и флексоров голени, умеренная – афферентов II и слабая – Ia афферентов), разнонаправленная межмышечная афферентация и перекрёстные афферентные взаимодействия гомологичных мышц голени билатеральных конечностей в разные фазы скоростного движения;

– показано, что в процессе неинвазивного электрического воздействия разных зон спинного мозга при реализации скоростного локомоторного движения происходит закономерная фазозависимая

нейромодуляция нервно-мышечных структур опорно-двигательного аппарата спортсменов-легкоатлетов. Показано, что чрескожная стимуляция разных зон спинного мозга приводит к закономерным разнонаправленным изменениям в биоэлектрической активности рабочих мышц, внутри- и межмышечной координации, реципрокных, синергетических отношениях и активности проприоцептивных афферентных входов к мотонейронным пулам дистальных мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей в определённые фазы бегового шага;

– описаны закономерные изменения, вызванные электростимуляцией разных зон спинного мозга при скоростных локомоторных движениях, сопровождающиеся более выраженным повышением амплитуды ЭМГ экстензора бедра в фазах опоры правой и переносе левой конечностей, флексора голени в фазе переноса правой и левой конечностей, импульсной активности афферентных Ia, Ib, II волокон флексора стопы при переносе левой конечности при мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в зонах T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> в фазу переноса и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> позвоночника, а также темпа бега, скорости и ускорения антропометрических точек, что свидетельствует о повышении скоростных способностей у спортсменов-легкоатлетов.

**Теоретическая значимость работы.** Полученные в исследовании новые факты о закономерностях изменения функционального состояния НМА спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга вносят существенный вклад в теории многоуровневой организации движений и управления движениями, расширяют концептуальные подходы функционирования двигательной системы человека при спортивной деятельности и адаптация организма к физическим нагрузкам. Установленные данные значительно углубляют и дополняют современную информационно-методологическую базу для

комплексной оценки регуляторно-адаптивного статуса и резервных возможностей НМА спортсменов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга, открывая новые перспективы для диагностики уровня тренированности и прогнозирования спортивных результатов.

**Практическая значимость работы.** Практическая значимость работы состоит в том, что разработанная методика трёхуровневой неинвазивной мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в различные фазы движения совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения может использоваться в качестве дополнительного средства целенаправленной регуляции локомоторных движений. Установлена эффективность кратковременной 10-секундной мультисегментарной стимуляции спинного мозга в различные фазы движения совместно со стимуляцией копчикового сплетения при скоростном беге, проявляющаяся наибольшими приростами темпа бега, дистанции, скорости и ускорений антропометрических точек движений конечностей у спортсменов-легкоатлетов. Апробированная методика регистрации вызванных моторных ответов билатеральных нижних конечностей при однократной неинвазивной электрической стимуляции копчикового сплетения в области  $S_0$ - $S_2$  позвоночника может быть полезна для тестирования пациентов с дисфункциями и заболеваниями спинного мозга, использоваться в качестве интраоперационного нейрофизиологического мониторинга, а также может быть применима в изучении нейрофизиологических рефлекторных механизмов, обеспечивающих движения у человека. Данные о направленности изменений амплитуд вызванных моторных ответов билатеральных нижних конечностей при стимуляции копчикового сплетения и их индивидуальные особенности у спортсменов-легкоатлетов могут являться нормативной базой в спортивной медицине для разработки рекомендаций по направленной коррекции рефлекторных механизмов на спинальном уровне в тренировочном процессе,

а предложенные методики чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга могут быть включены в содержание соответствующих разделов при написании методических и справочных рекомендаций по клинической электронейромиографии.

Предложенные в работе практические рекомендации и методы возможно использовать в качестве основы для проведения в соответствующих научных лабораториях дальнейших исследований физиологических механизмов неинвазивного электрического воздействия на функциональное состояние нейрональных структур центральной нервной системы и мышечного аппарата у квалифицированных спортсменов различных специализаций, а также в изучении бинарного взаимодействия «симметрии и асимметрии» координационных соотношений мышц нижних конечностей в цикле бегового шага.

Результатов диссертационной работы используются в лекционных курсах ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта» при преподавании дисциплинам: «Методология научно-исследовательской деятельности в физической культуре», «Современные методы научных исследований и проектной деятельности в области физической культуры и спорта» образовательной программы направления подготовки 49.04.01 «Физическая культура»; «Возрастные физиологические основы подготовки спортивного резерва», «Физиологические основы подготовки спортсменов», «Электрофизиологические методы тестирования в спорте» образовательной программы направления подготовки 49.04.03 «Спорт»; «Физиология» и «Возрастная физиология» образовательной программы по научной специальности 1.5.5 Физиология человека и животных.

Научные положения, выводы и практические рекомендации **внедрены** в практику МБУ ДО «Детско-юношеская спортивная школа №1 «Атлетика», МБУ ДО «Детско-юношеская школа № 3 «Олимпия», Научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной

физической культуры ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта», ООО медицинского центра «МедТайм» (Приложение Г).

**Теоретико-методологическая основа исследования.** Теоретической и методологической основой исследований являются классические и современные представления о нейрофизиологических и биомеханических механизмах регуляции локомоторных движений (Н.А. Бернштейн, 1947; Р.С. Персон, 1965; М.Л. Шик, Г.Н. Орловский, Ф.С. Северин, 1966; А.С. Батуев, О.П. Таиров, 1978; К.В. Баев, 1983, 1991; А.С. Витензон, 1998; В.С. Гурфинкель и др., 1998; Ю.П. Герасименко, 2002; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; Ю.И. Аршавский и др., 2015 и др.), афферентного контроля произвольных движений (И.Б. Козловская, 1976; P.S.G. Stein, 1978; G.N. Orlovsky et al., 1999; A. Prochazka, M. Gorassini, 1998; S. Rossignol, 1996, 2006), рефлекторных возбуждающих и тормозных феноменов, связанных с взаимодействием различных афферентных входов на интернейрональный аппарат спинного мозга в контроле локомоторных движений (C.S. Sherrington, 1910; В.И. Сафьянц, 1976; И.Н. Плещинский, Н.Л. Алексеева, 1996; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; E. Jankowska, 2016a,b), стратегии нейромодуляции локомоторных функций человека неинвазивным методом стимуляции спинного мозга (Р.М. Городничев и др., 2012-2023; Ю.П. Герасименко и др., 2017; Ю.П. Герасименко, 2021, 2023; M. Dimitrijevic et al., 1998; K. Minassian et al., 2007, 2024; G. Courtine et al., 2007; M.A. Sabbahi et al., 2011-2013; Y. Gerasimenko et al., 2010, 2015), подходах использования неинвазивной методики стимуляции спинного мозга для повышения силы и скоростно-силовых способностей у спортсменов (Р.М. Городничев и др., 2013; Р.М. Городничев, В.Н. Шляхтов, 2016, 2022; Л.В. Рощина, А.А. Челноков, 2020; Л.В. Рощина, 2021; S.M. Ivanov et al., 2024).

В работе применялись методы поверхностной и стимуляционной электромиографии, кинематический анализ движений конечностей, математическое моделирование импульсной активности первичных и

вторичных афферентов скелетных мышц, основанное на прогнозировании срабатывания мышечных веретен. Использовались оригинальные методы мультисегментарной ЧЭССМ, опубликованные в работах Р.М. Городничева с коллегами (2021) и М.Г. Барканова, Р.М. Городничева (2022). Анализ полученных данных осуществлялся в современном программном обеспечении и на основе обычно применяемых математико-статистических подходов, описанных в пособиях (С. Гланц, 1999; С.П. Кожевников, 2018).

**Методологическую основу исследования** составили: комплексный подход к организации исследования, учения о двигательной активности как феномена кинезиологического потенциала человека в онтогенезе, теории и методики спортивной тренировки в легкой атлетике, системно сформированные современные представления о нейрофизиологических и биомеханических механизмах регуляции локомоторных движений.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Проявление рефлекторных моторных ответов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов закономерно зависит от зоны одиночного воздействия чрескожной электрической стимуляции спинного мозга, что обосновано различным расстоянием анатомического расположения мотонейронных пулов мышц бедра и голени в сегментах спинного мозга и зонами активации спинального участка.

2. Физиологическим обоснованием постактивационных влияний, вызываемых кратковременной ритмической электрической стимуляцией в области копчикового сплетения, является закономерное повышение возбудимости спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей у спортсменов-легкоатлетов.

3. Скоростной бег закономерно характеризуется фазозависимой активацией мышц билатеральных нижних конечностей с реципрокными и синергетическими взаимодействиями, а также специфическими внутри-, межмышечными и перекрёстными проявлениями импульсной активности

различных групп афферентов мышц-антагонистов голени билатеральных нижних конечностей.

4. Чрескожная электрическая стимуляция разных зон спинного мозга у спортсменов-легкоатлетов при реализации скоростного движения закономерно нейромодулирует функциональное состояние НМА, сопровождающееся дополнительной избирательной активацией некоторых мышц-флексоров/ экстензоров и проприорецептивных афферентных волокон билатеральных нижних конечностей в определённые фазы бегового шага.

5. В процессе мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в зонах T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> в фазу переноса и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага совместно с ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> позвоночника во время скоростного локомоторного движения спортсменами-легкоатлетами закономерно характерны более выраженные изменения в показателях функционального состояния НМА и скоростных способностей.

**Степень достоверности результатов** обеспечивается теоретической и методологической обоснованностью исходных позиций адекватных предмету, целям, задачам и логике исследования. Достоверность полученных результатов обеспечивалась применением методов поверхностной и стимуляционной электромиографии, кинематического анализа движений конечностей, математического моделирования импульсной активности первичных и вторичных афферентов скелетных мышц и комплекса современных статистических методов исследования. Кроме того, достоверность результатов подтверждается достаточным количеством испытуемых, объема (числа) полученных данных, применением современных методов математико-статистического анализа. Анализ полученных данных осуществлялся в современном программном обеспечении Statistica 10 (©StatSoft Inc., США), GraphPad Prism 8.0.1. (244) (©GraphPad Software, США). Вычисляли среднюю арифметическую (M), ±ошибку (SE) средней арифметической, минимальные и максимальные значения [Min-Max].

Проверку нормальности распределения переменных проводили с помощью критериев W-тест Шапиро-Уилка и Левена. Для анализа влияния нескольких независимых переменных применяли множественный линейный регрессионный анализ методом наименьших квадратов. Статистическую значимость различий между исследуемыми параметрами определяли с помощью параметрического апостериорного теста Ньюмана-Кеулса и непараметрических критериев Вилкоксона и Краскела-Уоллиса. Достоверными считали отличия при  $p < 0,05$ .

**Апробация результатов исследования.** Основные результаты исследования докладывались и обсуждались на: IX Всероссийской с международным участием конференции с элементами научной школы по физиологии мышц и мышечной деятельности «Новые подходы к изучению классических проблем», посвящённой памяти Е.Е. Никольского (Москва, 2019); Международной научно-практической конференции «Физическая культура и спорт. Олимпийское образование» (Краснодар, 2020); XXIV Международном научном конгрессе «Олимпийский спорт и спорт для всех» (Казань, 2020); XXV Международном научном конгрессе «Олимпийский спорт и спорт для всех» (Минск, 2020); X Международной научной конференции студентов и молодых учёных «Университетский спорт: здоровье и процветание нации» (Омск, 2020); XIV Annual International Conference for Students and Young Researchers (Москва, 2020); 12th International Christmas Sports Scientific Conference (Hungary, Szombathely, 2020); VIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биомеханика двигательных действий и биомеханический контроль в спорте» (Москва, 2020); II Международной научно-практической конференции «Физическая культура и спорт. Олимпийское образование», (Краснодар, 2021); X Всероссийской с международным участием школы-конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности «Новые подходы к изучению проблем физиологии экстремальных состояний», посвящённой памяти И.Б. Козловской и

приуроченной к году науки и технологий (Москва, 2021); I и II Открытой научно-практической конференции «Физическая культура, спорт, олимпизм: проблемы и перспективы», посвящённой Году науки и технологий (Великие Луки, 2021, 2024); IX Российской с международным участием, конференции по управлению движением «Motor Control 2022», посвящённой 95-летию со дня рождения И.Б. Козловской (Казань, 2022); Открытой научно-практической конференции обучающихся «Вклад молодых учёных в разработку проблем физической культуры, спорта и олимпизма» (Великие Луки, 2022); Международной научно-практической конференции «Теоретические и прикладные аспекты естественно-научного образования», посвящённой 200-летию со дня рождения К.Д. Ушинского и Году педагога и наставника (Чебоксары, 2023); III открытой научно-практической конференции, посвящённой 80-летию Победы в Великой Отечественной войне 1941-1945 гг. и 55-летию ВЛГАФК (Великие Луки, 2025).

**Соответствие работы паспорту научной специальности.** Работа соответствует паспорту научной специальности 1.5.5. Физиология человека и животных: пункты 3, 4, 7, 9.

**Публикации.** По материалам диссертационного исследования опубликовано 28 научных работ, в том числе статьи в научных изданиях, рекомендуемых ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ – 7, из них категории 1 (K1) – 3, K2 – 3 Scopus – 5, Web of Science – 1, RSCI – 1. Публикации в полной мере отражают содержание работы и раскрывают научные положения, выносимые на защиту.

**Личный вклад автора.** Личный вклад автора состоит в непосредственном участии во всех этапах исследовательского процесса: анализе литературы по изучаемым проблемам, постановке задач, разработке новых и модификации существующих методов исследования, сборе экспериментальных данных, анализе полученных данных, проверке статистических гипотез и интерпретации полученных результатов, а также подготовке основных научных публикаций, написании текста диссертации и

автореферата.

**Структура и объем диссертации.** Диссертационная работа состоит из списка сокращений и условных обозначений, введения, обзора литературы, изложения общей структуры и методов исследования, результатов собственных исследований и их обсуждения, выводов, практических предложений, списка литературы и приложений. Диссертация изложена на 203 страницах печатного текста, иллюстрирована 7 таблицами и 42 рисунками. Список литературы включает 272 источника, из которых 81 – отечественные и 191 – зарубежные.

## **ГЛАВА 1. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО АППАРАТА СПОРТСМЕНОВ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЛОКОМОТОРНЫХ ДВИЖЕНИЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)**

### **1.1. Динамика функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов в процессе многолетней подготовки. Особенности многолетних изменений функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов**

Современная спортивная физиология рассматривает нейромышечную систему как комплексную структуру, адаптационные возможности которой определяют уровень спортивных достижений. Функциональное состояние НМА является ключевым фактором, определяющим работоспособность спортсменов (Р.М. Городничев, В.Н. Шляхтов, 2016, 2022). Особое значение функционального состояния НМА приобретает в легкоатлетических дисциплинах, где эффективность управления движениями напрямую влияет на спортивный результат. Возбудимость мотонейронов спинного мозга, являющихся конечным звеном передачи двигательных команд от ЦНС к мышцам, подвергается значительным адаптационным изменениям под воздействием специфических тренировочных нагрузок. Эти изменения затрагивают как спинальные, так и супраспинальные механизмы регуляции, формируя оптимальный паттерн мышечной активации в зависимости от требований конкретной спортивной дисциплины – будь то «взрывная мощность» в беге на короткие дистанции, точность координации в прыжках или экономизация движений в беге на длинные дистанции (P. Aagaard, 2019; T. Tøien et al., 2023).

Современные нейрофизиологические методы, такие как анализ Н-рефлекса, F-волны, ЧЭССМ, ЭМГ и транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС), позволяют количественно оценить адаптационные перестройки на мышечном, спинальном и супраспинальном уровнях у спортсменов в процессе спортивной подготовки (Д.А. Дятлов и др., 2019). Комплексное

применение этих методов у спортсменов различных специализаций выявляет специфические паттерны нейромышечной адаптации, которые открывают новые возможности для совершенствования тренировочного процесса на основе объективных нейрофизиологических критериев (Ю.В. Корягина, Л.Г. Роголева, 2018; Д.А. Дятлов и др., 2019).

Электронейромиографические исследования свидетельствуют о наличии различий в функциональной организации спинного мозга у легкоатлетов, специализирующихся на спринтерских и стайерских дистанциях. В частности, у спортсменов обеих групп наблюдается сниженная возбудимость спинальных  $\alpha$ -мотонейронов экстензора стопы (SOL) по сравнению с нетренированными лицами (R. Ozmerdivenli et al., 2002; Y. Li et al., 2025). Однако рефлекторная возбудимость мотонейронов SOL у бегунов на длинные дистанции достоверно выше, чем у спринтеров (Р.Н. Фомин, 2004; N.A. Maffiuletti et al., 2001; R. Ozmerdivenli et al., 2002; T. Tøien et al., 2023).

Наряду с этим, выявлены специфические паттерны изменения Н-рефлекса SOL в зависимости от типа беговой нагрузки. Так, у спринтеров в состоянии покоя регистрируется сниженная амплитуда Н-рефлекса, однако при старте происходит его резкое усиление, что способствует быстрой мобилизации  $\alpha$ -мотонейронов (E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012). В то же время у стайеров при продолжительных нагрузках отмечается стабильно высокая амплитуда Н-рефлекса, что отражает адаптационные механизмы нейромышечного контроля, направленные на оптимизацию энергозатрат (N.A. Maffiuletti et al., 2001). Следовательно, спинальные механизмы адаптации у спортсменов носят более специфический характер и зависят от типа двигательной задачи, проявляясь либо увеличением, либо снижением рефлекторной возбудимости мотонейронных пулов (J. Tallent et al., 2021).

В литературе также описаны примеры модуляции тормозных систем спинного мозга у спортсменов в процессе адаптации к мышечной работе разной направленности. Данный факт согласуется с общетеоретическими

представлениями о нейрональной адаптации спинального уровня в результате длительной физической активности (J. Tallent et al., 2021). Например, в отдельных экспериментах на спортсменах, адаптированных к двигательной активности разной направленности, выявлены приспособительные изменения в проявлении пресинаптического торможения гомонимных и гетеронимных афферентов Ia мышц голени и бедра (Р.М. Городничев, Р.М. Фомин, 2007). Было также показано, что мышечная работа разной направленности у спортсменов модулирует пресинаптическое и возвратное торможение  $\alpha$ -мотонейронов мышцы сгибателя стопы и отличается в сравнении с лицами, не занимающихся спортом (D.R. Earles et al., 2002). В проведённых исследованиях (А.А. Челноков, И.Н. Бучацкая, 2010) было установлено, что для спортсменов характерна наибольшая выраженность нерцепрокного и возвратного торможения гетеронимных  $\alpha$ -мотонейронов мышцы бедра по сравнению с лицами, не занимающимися спортом.

Функциональная активность пре- и постсинаптических тормозных интернейрональных систем спинного мозга зависит от вида спорта и квалификаций спортсменов. У бегунов на короткие дистанции и самбистов вне зависимости от квалификации активность пресинаптического торможения гетеронимных Ia афферентов, иннервирующих  $\alpha$ -мотонейроны SOL, значительно больше, чем у бегунов на длинные дистанции (Р.М. Городничев, Р.Н. Фомин, 2007). Однако, как показано в других исследованиях, у бегунов на длинные дистанции пресинаптическое торможение гомонимных Ia афферентов и нерцепрокное торможение  $\alpha$ -мотонейронов SOL выражено меньше, чем у самбистов и нетренированных лиц, а активность рецiproкного торможения  $\alpha$ -мотонейронов SOL больше у бегунов на длинные дистанции и самбистов, чем у лиц, не занимающихся спортом (А.А. Челноков и др., 2019), причем у всех обследуемых доминирующим тормозным механизмом оказалось пресинаптическое торможение. Выраженность пресинаптического торможения гетеронимных

Ia афферентов изменяется в зависимости от уровня квалификации спортсменов (Р.М. Городничев, Р.Н. Фомин, 2007; И.В. Пискунов, 2020). Согласно последним результатам И.В. Пискунова (2020) у высококвалифицированных бегунов на короткие дистанции пресинаптическое торможение гетеронимных Ia афферентов более выражено, чем у представителей низкой квалификации.

Адаптивные изменения в НМА спортсменов происходят на разных этапах подготовки. Например, на этапе специальной подготовки у бегунов на длинные дистанции отмечается увеличение скорости проведения импульса по нервному волокну (R.M. Enoka, 2015), а у легкоатлетов, специализирующихся на разные дистанции пороги, амплитуда и латентность ВМО мышц бедра и голени может изменяться в определённом диапазоне в течение годового цикла спортивной подготовки (Е.А. Михайлова и др., 2010). Современные исследования (Е.В. Ланская, Р.М. Городничев, 2025) выявили, что на специально-подготовительном этапе подготовительного периода годового цикла спортивной тренировки самая высокая рефлекторная возбудимость спинальных  $\alpha$ -мотонейронов мышц-антагонистов бедра и голени ведущей конечности отмечается у бегунов на длинные дистанции в сравнение с бегунами на короткие дистанции. В свою очередь для легкоатлетов во время стайерского бега в сравнении со спортсменами, выполняющими спринтерский бег, характерна самая низкая ЭМГ-активность мышц бедра и голени ведущей конечности (Е.В. Ланская, Р.М. Городничев, 2025). Полагают, что при длительной мышечной работе на выносливость наиболее активны медленные двигательные единицы (тип I), преобладающие у легкоатлетов, специализирующихся в стайерском беге, и характеризующиеся относительно низкими силой и скоростью сокращения, но высокой возбудимостью их спинальных  $\alpha$ -мотонейронов, что подтверждается параметрами сегментарных ВМО, тогда как при высокоинтенсивных кратковременных нагрузках, направленных на развитие силы и быстроты у бегунов на короткие дистанции, активируются быстрые

двигательные единицы (тип II) с высокой скоростью и силой сокращения, но относительно низкой возбудимостью  $\alpha$ -мотонейронов мышц-антагонистов бедра и голени.

Учитывая особенности функционального состояния НМА спортсменов-легкоатлетов в процессе спортивной подготовки, в настоящее время становится очевидной необходимостью разработки и применения методов целенаправленного воздействия на нейро-моторный аппарат. В этом контексте особый интерес представляют неинвазивные способы электростимуляционного воздействия на моторную систему спортсменов посредством чрескожной электрической стимуляции мышц, периферических нервов и нейрональных структур спинного мозга (Л.В. Рощина, А.А. Челноков, 2020; G.M. Gallego-Sendarrubias et al., 2021; P.W. Ackermann et al., 2024).

Поверхностная электростимуляция мышц и нервов широко применяется в спортивной практике для повышения силы и выносливости у спортсменов. Ее физиологическое действие заключается в активации высокопороговых двигательных единиц, повышении нейромышечной передачи благодаря синхронизации моторных единиц и оптимизации восстановительных процессов посредством усиления регионарного кровотока (R.M. Enoка, 2015; J. Duchateau et al., 2021). Экспериментальные исследования показывают, что электростимуляционная тренировка скелетных мышц от 3-х до 4-х недель увеличивает изометрическую и изокинетическую силу на 15-30%, особенно в мышцах нижних конечностей у спортсменов, специализирующихся в циклических видах спорта (A. Filipovic et al., 2012, 2016). Сочетание электростимуляции мышц с произвольным мышечным сокращением приводит к синергетическому эффекту, сопровождающийся увеличением пиковой силы на 20-25% (A.J. Blazeovich et al., 2021) и оптимизацией паттернов активации мышц, что особенно важно в сложно-координированных видах спорта (G.M. Gallego-Sendarrubias et al., 2021). В скоростно-силовых видах спорта, например, бадминтон, чрескожная

электрическая стимуляция мышц эффективно повышает мышечную силу спортсменов и спортивные результаты на соревнованиях (X. Lin et al., 2025).

Чрескожная электростимуляция при разных локализациях стимулирующих электродов на спинальных участках и частотных режимах активирует проприорецептивные афферентные волокна дорсальных корешков спинного мозга, оказывая влияние на возбудимость  $\alpha$ -мотонейронов и активность тормозных интернейронных сетей (Y.P. Gerasimenko et al., 2010; P.M. Городничев и др., 2012; A.A. Челноков и др., 2022; D.A. Gladchenko et al., 2022), тем самым способствуя повышению межмышечной координации скелетных мышц и мышечной силы за счет усиления рекрутирования быстрых двигательных единиц, нейромодуляции интернейронов Ib нерцептивного торможения мышц-агонистов, обеспечивающего эффективное функционирование поддержания напряженности скелетных мышц (P.H. Якупов и др., 2015; Л.В. Рощина, 2020;). Установлено, что при применении 10-дневного курса ЧЭССМ в сочетании с бегом на дорожке тредбана у легкоатлетов, специализирующихся в беге на короткие дистанции, повышается функциональная активность мотонейронных пулов мышц-антагонистов бедра и голени (P.M. Городничев и др., 2013).

Рассмотрев функциональное состояние нервно-мышечного аппарата легкоатлетов, важно углубиться в механизмы, обеспечивающие регуляцию локомоторных движений на разных уровнях центральной нервной системы. В связи с этим логичным продолжением является рассмотрение афферентного, спинального и супраспинального контроля локомоции человека, который лежит в основе координации и адаптации двигательной активности в процессе спортивной подготовки.

## **1.2. Механизмы афферентного контроля локомоций человека**

Известно, что в организации локомоторных актов человека особую

роль отводят афферентным путям Ia от мышечных веретен, Ib от сухожильных рецепторов органов Гольджи, афферентным волокнам групп II (А.С. Батуев, О.П. Таиров, 1978; A.S. Sousa et al., 2012; M-P. Côté et al., 2018). Во многих исследованиях показана роль первичных (Ia) афферентов, реализующих рефлекс растяжения (stretch reflex) и моносинаптический H-рефлекс на спинальном уровне у животных и человека. Стретч-рефлекс, активируемый афферентами Ia, впервые обнаружен у децеребрированных кошек (E.G.T. Liddell, C. Sherrington, 1924). Рефлекторное происхождение рефлекса растяжения было признано в начале 19-го века, но только в середине прошлого столетия установлена его моносинаптическая природа и участие афферентов группы Ia в его реализации (D.P.C. Lloyd, 1943a; R.M. Eccles, A. Lundberg, 1958; A. Lundberg, G. Winsbury, 1960). Экспериментально доказано, что возбуждающий афферентный канал Ia моносинаптически возбуждает гомонимные и гетеронимные  $\alpha$ -мотонейроны спинного мозга (E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012). Моносинаптические Ia связи распространяются к  $\alpha$ -мотонейронам мышц-антагонистов и синергистов бедра и голени человека (H. Hultborn, 2003). Афференты Ia, в дополнение моносинаптических связей с мотонейронами, имеют олиго- и полисинаптические связи, проецирующие влияния на интернейрональные структуры спинного мозга (E. Jankowska, 2016b).

Во время локомоции распространение Ia афферентных посылок модулирует рефлекс растяжения (M-P. Côté et al., 2018). В частности, у мезэнцефальных кошек во время локомоции наблюдаются максимальные пики амплитуды ЭМГ-активности SOL, т.е. усиление стретч-рефлекса в фазе разгибания и ослабление его в фазе сгибания (K. Akazawa et al., 1982). Такая фазозависимая модуляция рефлекса на растяжение у млекопитающих приводит к повышению и/или снижению возбудимости  $\alpha$ -мотонейронов и контролируется центральным генератором автоматизированных движений (или центральным генератором паттернов (ЦГП), спинальным локомоторным генератором, генератором шагательных движений (ГШД)) – central pattern

generators (CPG) (Ю.И. Аршавский и др., 2015; Y.I. Arshavsky et al., 1997; G.N. Orlovsky et al., 1999; S. Grillner, 2006; A.I. Selverston, 2010; S.E. Grillner, A. Manira, 2020). ЦГП во время локомоции ритмически модулирует возбуждающие постсинаптические потенциалы Ia, поступающие от синапсов афферентных волокон Ia (E.D. Schomburg, Behrends, 1978; S. Gosgnach, 2022). Нашими учёными в 1999 году с помощью метода инвазивной электрической стимуляции дорсальной поверхности спинного мозга удалось доказать существование ГШД у человека (M. Dimitrijevic et al., 1999; Ю.П. Герасименко, 2002), а затем разработать новые неинвазивные способы активации ГШД человека с помощью электромагнитной (Р.М. Городничев и др., 2010) и чрескожной электрической (Р.М. Городничев и др., 2012) стимуляций спинного мозга.

Фазозависимая моносинаптическая природа рефлекса растяжения и Н-рефлекса SOL наблюдается во время шагательных движений человека, причём амплитуда обоих рефлексов увеличивается при контакте пятки с опорой (относительно фазы переноса конечности), постепенно повышаясь от середины к окончанию фазы опоры, непосредственно снижается до нуля перед или во время перехода от фазы опоры к началу фазы переноса, сопровождаясь значительной депрессией в середине фазы переноса конечности и, возможно, повышается в окончании фазы её переноса (C. Capaday, R.B. Stein, 1987; T. Sinkjær et al., 1996; M. Knikou et al., 2009, 2011; M-P. Côté et al., 2018). Показано, что низкопороговая электрическая стимуляция афферентов Ia при касании пятки с землёй сопровождается подавлением стреч-рефлекса или Н-рефлекса SOL. Именно при контакте пятки с землёй SOL и GM концентрически подавляются, вскоре после чего эксцентрически активируются билатеральные ГА. Однако в этой фазе ходьбы при стимуляции афферентов Ia бедренного нерва увеличивается амплитуда Н-рефлекса QF, но подавляется на протяжении всего оставшегося цикла шага (V. Dietz et al., 1990; B. Larsen et al., 2006). Функциональное повышение моносинаптического Н-рефлекса QF связывают с обеспечением амортизации

ударных нагрузок в коленном суставе во время опоры пяткой и опосредовано растяжением мышц-разгибателей колена при контакте пятки и в начале фазы опоры. От середины к окончанию опоры в цикле шага афференты Ia постепенно возбуждают спинальные мотонейроны SOL, способствуя необходимой упругости голеностопного сустава во время отталкивания от опоры (M-P. Côté et al., 2018). Первые предположения такой фазовой модуляции H-рефлекса мышцы-сгибателя стопы при ходьбе объясняли в большей степени пресинаптическим торможением путей Ia, величина которого зависит от участия супраспинальных уровней регуляции движений (P. Crenna, C. Frigo, 1987; E.P. Zehr, 2002). Другие авторы (C. Schneider et al., 2000) предположили, что подавление H-рефлекса SOL при ходьбе с закреплённым коленом (при отсутствии движений в коленном суставе) в фазу переноса осуществляется дополнительно через Ia афференты ГА, возможно, дисинаптическим реципрокным торможением.

В ряде работ показано, что активация низкопороговых афферентов Ia в фазе опоры бегового шага снижает H-рефлекс SOL по сравнению с обычной ходьбой (C. Capaday, R.V. Stein, 1987, E.B. Simonsen, P. Dyhre-Poulsen, 1999). Учитывая наличие высокой ЭМГ-активности скелетных мышц голени во время бега в сопоставлении с нормальной ходьбой (E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012), имеются данные, указывающие на то, что возбудимость мотонейронного пула снижается вследствие усиления пресинаптического торможения Ia терминалей, проецирующих влияние на мотонейроны SOL (C. Capaday, R.V. Stein, 1987). C. Capaday и R.V. Stein (1987) предположили, что пресинаптическое торможение ослабляет рефлекс растяжения, чтобы предотвратить тремор во время бега, вызванный сатурацией мотонейронного пула. Таким образом, функциональная роль пресинаптического торможения афферентов Ia камбаловидной мышцы в цикле бегового шага остаётся до сих пор неясной.

В локомоторных актах принимают непосредственное участие ещё одни рецепторы растяжения – сухожильные органы Гольджи, которые образованы

окончаниями афферентов Ib. Афференты волокна Ib от сухожильных органов Гольджи имеют полисинаптические связи с мотонейронным пулом, приводя к подавлению H-рефлекса SOL через тормозные интернейроны Ib. Моносинаптические связи Ib афферентов с мотонейронами антагониста возбуждают центры функционально противоположных мышц. Афферентам Ib присущи влияния на моторные центры, относящиеся к другим суставам. Имеется незначительное количество работ, посвящённых изучению афферентного Ib контроля локомоции у человека (M.J. Stephens, J.F. Yang, 1996; M. Faist et al., 2006; M.J. Grey et al., 2007). На сегодня известно, что коротколатентная стимуляция афферентов Ib икроножной мышцы в начале фаз опоры и окончания шагательного цикла человека снижает их активность, что приводит к облегчению моносинаптического H-рефлекса SOL (M.J. Stephens, J.F. Yang, 1996; M. Faist et al., 2006). Позже M.J. Grey с соавторами (2007) показали, что в фазе окончания опоры при выполнении шагательных движений афференты группы Ib обратного миотатического рефлекса способствуют облегчению мотонейронного пула SOL. С другой стороны, показано, что в начале опоры шагательного цикла афференты Ib претиббиальной группы мышц активируют  $\alpha$ -мотонейроны BF, способствуя устойчивости коленного сустава (M. Faist et al., 2006; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012).

Известно, что влияние импульсов, поступающих по афферентам группы II к двигательным центрам спинного мозга, может быть различным в зависимости от характера движений конечности. Эта группа волокон обеспечивает афферентный флексорный рефлекс (АФР), т.е. полисинаптическое возбуждение флексоров и торможение экстензоров. Кожные афференты также оказывают мощное влияние на ЦПП (S. Rossignol, 1996; K.G. Pearson, 2004; S. Rossignol et al., 2006; K. Takakusaki, 2017). Кожный афферентный контроль спинальных путей важен в условиях внезапного ощущения препятствий при передвижении и корректировке шага, имеет место в регуляции позы и локомоции (B. Day et al., 1987; S. Gervasio et

al., 2017).

Кожные афференты II группы, особенно локализованные на подошвенной поверхности стопы, способствуют рефлекторной регуляции локомоции, поскольку они могут воспринимать положение стопы, распределение нагрузки на её отделы и передвижение во время шага (S. Rossignol et al., 2006; M-P. Côté et al., 2018). J. Fung и H. Barbeau (1994) отмечают, что на фоне ходьбы здоровых испытуемых при длинноталентной стимуляции кожных афферентов медиального подошвенного нерва регистрируется снижение амплитуды Н-рефлекса SOL. В то же время стимуляция кожных афферентов тыльной поверхности стопы низкой интенсивности повышает амплитуду моносинаптического рефлекса мышц нижней конечности во время динамических движений при езде на велосипеде (E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012). Предполагают, что стимуляции кожных афферентов подвергает кожные рефлексы реверсии и зависит от фазы цикла ходьбы (E.P. Zehr et al., 1997, 2001). По мнению E.P. Zehr с соавторами (2001) реверсия может быть объяснена существованием параллельных возбуждающих и тормозных связей кожных афферентов к отдельным двигательным центрам ГА. Во время цикла ходьбы кожные афференты подошвенной поверхности стопы увеличивают активность мотонейронного пула разгибателей и тормозят активность сгибателей (J. Duysens, K.G. Pearson, 1976). У человека крупные нервные волокна, иннервирующие дистальные участки кожи нижней конечности, и, вероятно, сухожильные афференты разгибателей особенно эффективно предотвращают переход от фазы опоры к фазе переноса при выполнении шагательных движений (К.В. Баев, 1984). По данным J. Duysens с соавторами (1995) у человека кожный афферентный контроль усиливается в фазах начала и окончания переноса конечности, обеспечивая надлежащее соприкосновение пятки с опорой. Позже, в исследованиях М. Кніkou (2010), показано, что стимуляция кожных афферентов подошвы стопы избирательно облегчала или тормозила Н-рефлекс SOL во время ходьбы в фазах опоры и переноса

конечности. Низкоинтенсивная стимуляция кожных афферентов тыльной поверхности стопы в начале фазы переноса конечности усиливает активность ТА, но подавляет её активность при стимуляции в фазе окончания переноса (J. Duysens et al., 1992).

S. Suzuki с соавторами (2016) показали перекрёстные влияния кожных афферентов к мотонейроному пулу SOL во время ходьбы человека. Оказалось, что кондиционирующая стимуляция кожных афферентов поверхностного малоберцового нерва левой нижней конечности за 100 мс до тестирующей стимуляции большеберцового нерва правой нижней конечности модулирует возбудимость Н-рефлекса SOL в зависимости от фаз опоры (начало, середина, окончание) и фаз переноса (начало и окончание) (S. Suzuki et al., 2016). Также показано, что перекрёстные взаимодействия кожных афферентов кисти и стопы изменяют кожные рефлексы верхних и нижних конечностей в зависимости от фазы цикла ходьбы (С. Haridas, E.P. Zehr, 2003). Стимуляция кожных афферентов подошвенной поверхности стопы во время ходьбы сопровождается наибольшими ответами кожных рефлексов в мышцах плеча, но ипсилатеральное их влияние в положении стоя подавляет активность задней дельтовидной мышцы, а контралатеральное – облегчает (M-P. Côté et al., 2018). Например, кожные афференты кисти и подошвенной поверхности стопы подавляют активность ипсилатеральной и контралатеральной ТА в фазе окончания переноса нижней конечности. Предполагают, что такое перекрёстное взаимодействие кожных афферентов в фазе окончания переноса является защитным механизмом на внезапное ощущение препятствий нижней конечностью, в то время как кожный афферентный контроль кисти – при соприкосновении руки с препятствием, например при падении (С. Haridas, E.P. Zehr, 2003). К тому же стимуляция кожных афферентов поверхностной ветви лучевого нерва обеих верхних конечностей повышает Н-рефлекс SOL в начале фазы опоры нижней конечности, который облегчается затем в положении стоя (S. Suzuki et al., 2016).

С помощью применения математической модели, основанной на прогнозировании срабатывания мышечных веретён, S. Gervasio с соавторами (2017) установили, что произвольная ходьба человека сопровождается наличием перекрёстных коротколатентных рефлексов с наибольшей импульсной активностью афферентов II группы GM контралатеральной конечности по сравнению с афферентами I (Ia и Ib). Используя ту же математическую модель, Д.А. Гладченко с соавторами (2024) показали вариабельность в проявлении импульсной активности различных афферентов TA и GM при ходьбе по подвижной ленте тредбана. Локомоция по подвижной ленте тредбана сопровождалась сильной импульсной активностью афферентов I (Ia и Ib) и II групп GM и ослаблением афферентной активности TA. На основе известных феноменов, связанных с взаимодействием различных афферентных входов на нейрональный аппарат спинного мозга, авторы полагают, что во время ходьбы афференты групп I и II мышцы-экстензора подвергаются большим тормозным влияниям на интернейронный аппарат спинного мозга со стороны афферентных каналов мышцы-флексора, вероятнее всего, с помощью систем пресинаптического и реципрокного торможения (Д.А. Гладченко и др., 2024).

Таким образом, афферентные послышки, вызываемые электрической стимуляцией афферентных волокон во время ходьбы, имеют аналогичный паттерн мышечной активности при ходьбе без эффектов их активации, что ещё раз доказывает наличие обширных афферентных взаимодействий в двигательных центрах спинного мозга мышц верхних и нижних конечностей, обеспечивающих вычленения наиболее значимой информации во время конкретного движения и двигательной активности в целом.

### **1.3. Спинальные механизмы локомоции человека**

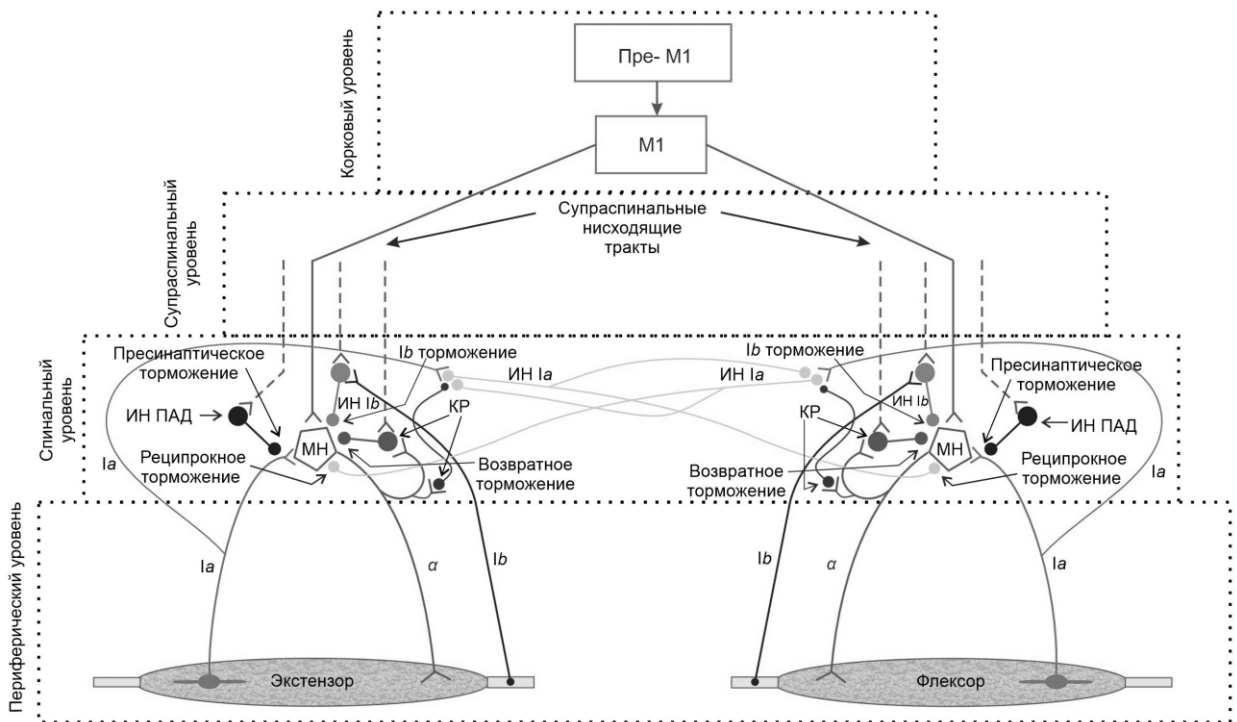
Конвергенция и обработка афферентных сигналов от различных проприорецепторов происходит на премоторном уровне спинного мозга,

который является зоной локализации интернейрональных сетей (И.Н. Плещинский, Н.Л. Алексеева, 1996; E. Jankowska, 2016a; M-P Côté et al., 2018). Интернейроны спинного мозга («сегментарные интернейроны» или «локальные интернейроны») входят в состав моно-, поли- и олигосинаптических рефлекторных дуг, опосредуя взаимные модуляции восходящих афферентных и нисходящих эфферентных потоков (E. Jankowska, 2016a). Спинной мозг представлен широким арсеналом интернейронов: возбуждающие интернейроны Ia, тормозные интернейроны Ia реципрокного и пресинаптического торможения, клетки Реншоу возвратного торможения, интернейроны Ib нерципрокного (аутогенного) торможения и пресинаптического торможения, интернейроны группы II и III, ноцицептивные интернейроны (F.J. Alvarez, R.E.W. Fyffe, 2007; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; E. Jankowska, 2016a; M-P Côté et al., 2018).

По современным данным, биологическая роль интернейронов, локализующихся в рефлекторных дугах спинного мозга, – интегративная (E. Jankowska, 2016a,b). В регуляции локомоторных движений особую роль отводят тормозной интернейрональной сети спинного мозга, включающей дисинаптическое реципрокное торможение, возвратное торможение, нерципрокное торможение и пресинаптическое торможение (Рисунок 1) (Р.Х. Бикмуллина и др., 2007; А.А. Челноков, Р.М. Городничев, 2020; Д.А. Гладченко и др., 2025; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; А.А. Chelnokov et al., 2017). Ниже мы рассмотрим виды спинального торможения, стараясь уделить больше внимания их функциональной активности, обнаруженной в исследованиях локомоции человека.

Дисинаптическое реципрокное торможение мышц-агонистов и антагонистов осуществляется глицинергическими тормозными интернейронами Ia спинного мозга и обеспечивает в локомоторном акте своевременную координацию между мышцами-агонистами и антагонистами (А.А. Челноков, Р.М. Городничев, 2020; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; E. Jankowska, 2016a). Во время локомоции реципрокное торможение является

сложным тормозным механизмом, регулирующим двигательные центры мышц-агонистов и антагонистов на обеих сторонах спинного мозга и в нескольких сегментах (M-P Côté et al., 2018). Существует мнение, что тормозные Ia интернейроны реципрокного торможения не участвуют в генерации локомоторного ритма, поскольку она, как правило, осуществляется глутаматергическими возбуждающими интернейронами (С.А. Pratt, L.M. Jordan, 1987), а тормозные Ia интернейроны формируют и регулируют локомоторный паттерн (M-P Côté et al., 2018).



**Рисунок 1** – Схема основных тормозных интернейронных сетей спинного мозга, включающих дисинаптическое реципрокное торможение, возвратное торможение, аутогенное торможение и пресинаптическое торможение (Д.А. Гладченко и др., 2025)

**Пояснения:** Ia и Ib – афферентные волокна группы I; α – эфферентное волокно мотонейрона; МН – α-мотонейроны мышц-экстензоров и флексоров; ИН ПАД – тормозные интернейроны Ia первичной афферентной деполяризации; ИН Ib – тормозные интернейроны Ib; ИН Ia – интернейроны реципрокного торможения; КР – клетки Реншоу возвратного торможения; Пре- М1 – премоторная зона коры головного мозга; М1 – первичная моторная кора головного мозга.

Коротколатентная стимуляция афферентов Ia мышцы-флексора во время ходьбы со скоростью 3 км/ч повышает активность тормозных интернейронов Ia реципрокного торможения SOL, при этом с увеличением

скорости ходьбы до 6 км/ч выраженность реципрокного торможения  $\alpha$ -мотонейронов SOL увеличивается (A. Kido et al., 2004). Реципрокное торможение  $\alpha$ -мотонейронов SOL, вызванное коротколатентной стимуляцией афферентов I группы флексора, уменьшается в середине фазы переноса конечности, но усиливается в её окончании, а также на протяжении всей фазы переноса (N. Petersen et al., 1999; C.K. Mummidisetty et al., 2013). Показано, что после курса локомоторных тренировок у лиц, имеющих неполное повреждение спинного мозга с сохранением движений (по шкале AIS степень повреждения C) при шагательных движениях на роботизированном комплексе активность реципрокного торможения  $\alpha$ -мотонейронов SOL снижается в начале фазы опоры конечности и повышается в середине её переноса, но у лиц с неполным повреждением спинного мозга с сохранением движений (по шкале AIS степень повреждения D) проявление данного вида торможения уменьшается в середине фазы опоры конечности и середине её переноса (M. Knikou et al., 2015).

Возвратное торможение, опосредовано в большей степени глицинергическими клетками Реншоу, а также небольшой их ГАМК-ергической субпопуляцией (F.J. Alvarez, R.E. Fyffe, 2007). Возвратное торможение выполняет роль отрицательной обратной связи, тем самым лимитирует частоту разрядов  $\alpha$ -мотонейронов и ограничивает развитие чрезмерного мышечного усилия (U. Windhorst, 2007). Клетки Реншоу возвратного торможения участвуют в формировании и регуляции локомоторного паттерна (M-P Côté et al., 2018).

Только в единичных работах показана роль возвратного торможения гетеронимных  $\alpha$ -мотонейронов во время ходьбы человека (V. Marchand-Pauvert, J.B. Nielsen, 2002; J.C. Lamy et al., 2008). Активность возвратного торможения гетеронимных  $\alpha$ -мотонейронов RF при ходьбе снижается в начале фазы опоры и увеличивается в фазе окончания опоры (J.C. Lamy et al., 2008), в то время как в фазе переноса шагательного цикла возвратное торможение  $\alpha$ -мотонейронов BF проявляет себя сильнее, а в начальной фазе

опоры инвертируется на возвратное облегчение (Marchand-Pauvert, Nielsen, 2002). Полагают, что такая фазозависимая модуляция возвратного торможения во время нормального цикла шагания связана с вестибулоспинальными тормозными влияниями на клетки Реншоу (J.F. Pes et al., 2007; J.C. Lamy et al., 2008).

Нереципрокное торможение (или Ib торможение) опосредованно Ib афферентами от сухожильного рецептора органа Гольджи через тормозные интернейроны Ib, имеющие полисинаптические связи с  $\alpha$ -мотонейронами собственной мышцы (аутогенное торможение) и с мышцами-синергистам (E. Jankowska, 2016a). Нереципрокное торможение выполняет предохраняющую роль от чрезмерного напряжения скелетных мышц и растяжения сухожилий, обеспечивает координацию в активности разных мышечных групп и суставов (А.А. Челноков, Р.М. Городничев, 2020; T.R. Nichols, 2018).

Во время настройки человека перед совершением шагательных движений в фазе опоры (начальное касание и начало опоры) функциональная активность нереципрокного торможения  $\alpha$ -мотонейронов мышцы-сгибателя стопы уменьшается (M.J. Stephens, J.F. Yang, 1996), то есть инвертируется на нереципрокное облегчение (M. Faist et al., 2006). В работе M. Knikou с соавторами (2015) показано, что после курса локомоторных тренировок у лиц с хроническими травмами спинного мозга по шкале AIS C при выполнении ими шагательных движений на роботизированном комплексе выраженность нереципрокного торможения  $\alpha$ -мотонейронов SOL снижается в начале фазы переноса конечности и повышается к окончанию фазы её переноса, но у лиц с травмами спинного мозга по шкале AIS D – уменьшается в начале фазы опоры.

Пресинаптическое торможение связано с первичной афферентной деполяризацией (ПАД), которая опосредована в аксо-аксональных синапсах и включает модификацию высвобождения трансммиттера в синапсе афферентов Ia к  $\alpha$ -мотонейрону с помощью GABA<sub>A</sub>-рецепторов, которые последовательно увеличивают выход ионов Cl<sup>-</sup> и продуцируют поляризацию

афферентных терминалей (P. Rudomin, R.F. Schmidt, 1999; W.D. Willis, 2006).

Пресинаптическое торможение является мощным высокоселективным спинальным механизмом. Во-первых, оно не распределяется равномерно по всем коллатералям одних и тех же афферентов Ia, тем самым по-разному воздействует на определённые группы мотонейронов. Например, пресинаптическое торможение может локализоваться на некоторых коллатералях, уменьшаться в одной или подавляться в другой коллатералях одних и тех же афферентных аксонов (J.R. Eguibar et al., 1994). Во-вторых, прямая активация интернейронов последнего порядка вызывает первичную афферентную деполяризацию на некоторых внутриспинальных коллатералях одних и тех же афферентов Ia, а отдельные афференты могут быть индикаторами различных паттернов первичной афферентной деполяризации (J. Quevedo et al., 1997; P. Rudomin, R.F. Schmidt, 1999; P. Rudomin et al., 2004). Таким образом, асимметрия пресинаптического торможения позволяет осуществлять избирательный контроль терминалей афферентов Ia и Ib, конвергируя на общие интернейроны спинного мозга. Наконец, терминальные арборизации афферентных волокон с помощью механизмов пресинаптического торможения могут функционировать либо как простая единица, либо дробно, позволяя передавать информацию только избранным группам спинальных мотонейронов, играющих решающее значение во время локомоции (P. Rudomin, 2002, 2009). В функциональном контексте, например, пресинаптическое торможение афферентов Ia регулирует излишний тонус скелетных мышц, препятствующий выполнению локомоторных движений (D.R. Earles et al., 2002; D.A. Gladchenko et al., 2022), а пресинаптическое торможение афферентов Ib контролирует величину напряжения мышцы в начале её сокращения (J. Lafleur et al., 1992), а также проявляются во время ритмической двигательной активности (S. Dueñas, P. Rudomin, 1988; R. Dubuc et al., 1988).

Е. Pierrot-Deseilligny (1997) установил, что ходьба человека характеризуется уменьшением выраженности пресинаптического

торможения Ia афферентов, проецирующихся на  $\alpha$ -мотонейроны сокращающейся мышцы нижней конечности, а пресинаптическое торможение Ia афферентов, идущих к антагонистам или мотонейронному пулу синергистов, не участвующих в движении, увеличивается. Кроме того, было показано, что при шагательных движениях активность пресинаптического торможения афферентов Ia SOL усиливается в начале опоры конечности, уменьшается в середине опоры и усиливается в фазах окончания опоры и переноса конечности (M. Faist et al., 1996). Позже другими исследователями (С.К. Mummidisetty et al., 2013) показано, что при ходьбе здоровых испытуемых на роботизированном комплексе длиннолатентное пресинаптическое торможение афферентов Ia, проецирующих влияние на двигательный центр SOL, усиливается при опоре на пятку, но снижается в фазах окончания опоры и начала переноса конечности.

Тем не менее комплексного изучения функциональной активности разных видов тормозных процессов на спинальном уровне в структуре шагового цикла человека не обнаружено. Имеющиеся на сегодняшний день данные (А.А. Челноков, И.Н. Бучацкая, 2015) свидетельствуют, что в регуляции произвольных движений (изометрический тип сокращения) доминирующим является длиннолатентное пресинаптическое торможение афферентов Ia флексора, которое ограничивает избыточный афферентный приток к  $\alpha$ -мотонейронам мышцы-экстензора стопы и растормаживает интернейроны Ib нерцепрокного и интернейроны Ia реципрокного торможения.

#### **1.4. Нисходящий супраспинальный контроль локомоции человека**

Локомоция – это двигательный акт, запускаемый нисходящей командой из локомоторных областей, расположенных в стволе головного мозга, а затем выполняемый без сознательных усилий, автоматически и

стереотипно, благодаря существованию нейронных сетей, расположенных в спинном мозге, так называемых центральных генераторов автоматизированных движений (O. Kiehn, 2016; S.E. Grillner, A. Manira, 2020; A. Frigon et al., 2021). Центральные генераторы автоматизированных движений спинного мозга создают фундаментальный ритмический моторный паттерн во время ходьбы и других локомоторных движений у человека и млекопитающих. Однако для инициации, прекращения и модуляции активности ЦПП требуются супраспинальные входы, непосредственно осуществляющие командную функцию, т.е. переводящие локомоторный генератор паттерна из пассивного в ритм-генерирующее состояние (Ю.И. Аршавский и др., 2015; L.M. Jordan et al., 2008; O. Kiehn, 2016). В стволе головного мозга позвоночных локализируются две нейронные структуры, которые важны для инициирования движения: мезэнцефальная локомоторная область и ретикулярная формация. Супраспинальная информация из этих командных центров и других областей мозга, таких как первичная моторная кора, передаётся по кортико-, ретикуло-, вестибуло- и руброспинальному трактам, которые связывают головной мозг со спинным мозгом (L.M. Jordan et al., 2008; D. Sherman et al., 2015).

Мезэнцефальная локомоторная область, обнаруженная М.Л. Шик с коллегами (1966), расположена в дорсальном отделе покрышки среднего мозга и содержит клиновидное и педункулопонтинное тегментальное ядро, однако точное местоположение локомоторной регуляции все ещё остаётся предметом дискуссий (Takakusaki, 2017). Ранее показано, что слабая электрическая стимуляция ствола мозга либо индуцирует шагательный ритм, либо усиливает и ускоряет уже начавшуюся локомоцию у кошек (М.Л. Шик и др., 1966). Позже J.C. Masdeu с сотрудниками (1994) описали наличие мезэнцефальной локомоторной области у людей. Нейроны в мезэнцефальной локомоторной области интегрируют входы от высших структур мозга и проецируют их на ретикулоспинальные нейроны в ретикулярной формации, активируя ЦПП (D. Le Ray et al., 2011). Мезэнцефальная локомоторная

область состоит в основном из возбуждающих нейронов, а путь от мезэнцефальной локомоторной области к ЦПП опосредуется главным образом серотонином (5-НТ) и нейротрансмиттерами глутамата (И.А. Сухотина, Т.Р. Мошонкина, 2019; O. Kiehn, 2016). Это подтверждается исследованиями, в которых установлено, что антагонисты глутамата изменяют локомоцию у четвероногих, индуцированную мезэнцефальной локомоторной областью, а агонисты глутамата индуцируют локомоторную активность в изолированном спинном мозге новорождённых крыс (J.R. Cazalets et al., 1992; E. Zaporozhets et al., 2006). Кроме того, антагонисты серотониновых рецепторов мезэнцефальной локомоторной области изменяют локомоцию у новорожденных крыс (L.M. Jordan, B.J. Schmidt, 2002), тогда как агонисты серотониновых рецепторов индуцируют ритмическую активность в изолированном спинном мозге новорождённых крыс (D. Feraboli-Lohnherr et al., 1999). Показано, что на активность ЦПП влияет интенсивность стимуляции мезэнцефальной локомоторной области. Примечательно, что по мере увеличения интенсивности стимуляции продолжительность цикла шага уменьшалась, в результате чего кошка переходила от медленной ходьбы к галопированию (М.Л. Шик и др., 1966). Инициация локомоции является ещё одним важным аспектом двигательной функции, которая осуществляется под супраспинальным контролем. Именно в исследованиях T.L. Tattersall с соавторами (2014) показано, что инициация шага у человека осуществляется педункулопontiновым тегментальным ядром, расположенным в мезэнцефальной локомоторной области, которая имеет обширные связи с базальными ганглиями.

Ретикулоспинальный тракт участвует в активации ЦПП и адаптации локомоторной активности к внешней среде (Ю.И. Аршавский и др., 2015). Ретикулоспинальный тракт берет начало в ретикулярной формации и имеет два тракта: латеральный тракт проецирует из продолговатого мозга, а медиальный тракт – из моста (A. Siegel, H. Sapru, 2011). Ретикулярная формация мозга содержит группу нейронов, которые расположены в стволе

головного мозга и отвечают за интеграцию нисходящих двигательных команд из моторной коры и мезэнцефальной локомоторной области. Медиальный ретикулоспинальный тракт спускается по спинному мозгу и имеет возбуждающие и тормозящие синаптические контакты с  $\alpha$ - и  $\gamma$ -мотонейронами спинного мозга (A. Siegel, H. Sapru, 2011). В частности, нейроны медиального ретикулоспинального тракта играют важное значение в передаче информации из мезэнцефальной локомоторной области, мозжечка и субталамической локомоторной области латерального гипоталамуса (Ю.И. Аршавский и др., 2015; B.R. Noga et al., 2003). Во время фиктивной локомоции у обездвиженных кошек (M.C. Perreault et al., 1993) аксоны нейронов медиального ретикулоспинального тракта фазически активны (J.D. Steeves, L.M. Jordan, 1980). Такой фазовый паттерн активации свидетельствует, что ретикулоспинальные нейроны модулируют активность мотонейронных пулов флексоров и экстензоров в зависимости от фазы цикла шага (T. Drew et al., 2004).

В настоящее время имеется ограниченное количество сведений о ретикулоспинальном контроле ходьбы у людей по сравнению с тем, что известно на основе исследований на животных моделях. Основные исследования в изучении функциональной роли супраспинальных путей проводятся с применением транскраниальной магнитной стимуляции (ТМС). А. Matsugi с соавторами (2014) обнаружили, что ТМС мозжечка у человека повышает возбудимость  $\alpha$ -мотонейронов спинного мозга SOL (по Н-рефлексу) через компоненты экстрапирамидного тракта, такие как ретикуло- или вестибулоспинальные тракты. Другие исследователи свидетельствуют, что ТМС постоянным током дополнительной двигательной зоны коры головного мозга человека в течение 15 минут активизирует тормозные Ia интернейроны реципрокного торможения мышцы-сгибателя стопы путём нисходящего входа из ретикулоспинального тракта через кортико-ретикулоспинальные пути (R. Hirabayashi et al., 2020).

Вестибулоспинальный тракт организован латеральным и медиальным путями, один из которых берет своё начало из латерального вестибулярного ядра, а другой – из медиального вестибулярного ядра (А. Siegel, Н. Sapru, 2011). Медиальный вестибулоспинальный тракт иннервирует мотонейроны шейного отдела спинного мозга и важен в реализации поворотов и подъёма головы (А. Siegel, Н. Sapru, 2011). Латеральный вестибулоспинальный тракт проецируется на все уровни спинного мозга и важен в поддержании мышечного тонуса в мышцах-разгибателях и вертикального положения тела (К. Matsuyama, Т. Drew, 2000). Представляет интерес то, что стимуляция латерального вестибулярного ядра во время фазы опоры при ходьбе у кошек усиливает активность мышц-разгибателей, в то время как во время фазы переноса конечности стимуляция оказывает минимальное влияние на мышцы-разгибатели и максимальное на мышцы-сгибатели (G.N. Orlovsky, 1972a). Кроме того, клеточная активность вестибулоспинальных нейронов модулируется относительно фазы цикла шага, что указывает на участие вестибулоспинального тракта в контроле локомоции (К. Matsuyama, Т. Drew, 2000). В подтверждение этого многие исследования показали, что нарушение латерального вестибулярного ядра приводит к потере мышечного тонуса в мышцах-разгибателях при передвижении и к изменению внутримышечной координации билатеральных конечностей (J. Yu, E. Eidelberg, 1981; T. Gorska et al., 1990). Вестибуло- и ретикулоспинальные тракты функционируют в тандеме, обеспечивая адаптацию двигательного паттерна и скоординированное движение. У млекопитающих вестибуло- и ретикулоспинальные тракты проецируют влияния на спинальные мотонейроны через интернейроны Ia пресинаптического торможения (P. Rudomin, R.F. Schmidt, 1999). Позже А. Matsugi с соавторами (2015) показали, что активация вестибуло- и ретикулоспинальных путей в ответ на ТМС мозжечка человека повышает активность Ia интернейронов пресинаптического торможения мышцы-сгибателя стопы по сравнению с тормозными Ia интернейронами, реализующими реципрокное торможение.

Эти данные указывают на то, что у человека в состоянии покоя модуляция Ia интернейронов пресинаптического и реципрокного торможения мышц голени осуществляется через вестибуло- и ретикулоспинальные пути. Остаётся неизвестным, как проявляют себя вестибуло- и ретикулоспинальные пути в отношении нейронального аппарата спинного мозга во время локомоции человека.

Руброспинальный тракт, выходя из красного ядра среднего мозга, образует перекрёст в вентральной тегментальной области и спускается в спинной мозг (A. Siegel, H. Sapru, 2011). Этот тракт хорошо развит у животных, поскольку его волокна спускаются от шейного до поясничного отделов спинного мозга (H.J. ten Donkelaar, 1988). Однако у человека руброспинальный тракт проецируется главным образом на мотонейроны в шейных сегментах спинного мозга (P.W. Nathan, M.C. Smith, 1982). Основная функция этого тракта заключается в облегчении активации мышц-сгибателей, поскольку было показано, что стимуляция красного ядра увеличивает активность мотонейронов сгибателей (M.J. Rho et al., 1999). Кроме того, во время локомоции у децеребрированных кошек клеточная активность руброспинальных нейронов модулируется относительно фазы цикла шага и демонстрирует максимальную активацию во время фазы переноса конечности, когда активны мышцы-сгибатели, что также указывает на участие руброспинального тракта в контроле локомоции (G.N. Orlovsky, 1972b). Это подтверждается исследованиями, показывающими, что поражение красного ядра у кошек приводит к нарушению локомоторного контроля при ходьбе по земле, причём большее ухудшение наблюдается при ходьбе через препятствия (A. Siegel, H. Sapru, 2011). Таким образом, руброспинальный тракт в дополнение к своей роли в формировании двигательного паттерна также важен для его модификации при адаптации к внешней среде.

Кортикоспинальный тракт является одним из основных нисходящих путей, контролирующих произвольные движения у человека, и поэтому

исследователи изучают функцию этого тракта, чтобы лучше понять локомоцию человека (Q. Welniarz et al., 2017). Этот тракт берет начало из нескольких различных областей коры головного мозга. Приблизительно 60% нисходящих волокон берут начало из первичной моторной коры (M1), дополнительной моторной области и премоторной коры, а остальные 40% – из первичной соматосенсорной коры (A. Siegel, H. Saprú, 2011). Первичная моторная кора, от которой берут начало примерно 30% кортикоспинальных проекций, состоит из шести различных слоёв (H. Barbas, M.A. Garcia-Cabezas, 2015). Крупные пирамидальные клетки слоя V (также известные как клетки Беца, верхние мотонейроны) дают начало кортикоспинальным волокнам, образующим пирамидальный пучок (H. Barbas, M.A. Garcia-Cabezas, 2015). Нисходящие латеральные и вентральные кортикоспинальные пути являются глутаматергическими, которые моно- и полисинаптически возбуждают  $\alpha$ -мотонейроны и полисинаптически –  $\gamma$ -мотонейроны (R.A. Rhoades, D.R. Bell, 2017). Кортикоспинальный тракт имеет поли- и олигосинаптические связи с тормозными Ia и Ib интернейронами, клетками Реншоу спинного мозга, координирующие афферентные входы к двигательным центрам гомонимных и гетеронимных  $\alpha$ -мотонейронов через тормозные спинальные системы (пресинаптическое, дисинаптические реципрокное, нереципрокное и возвратное торможение) (А.А. Челноков, Р.М. Городничев, 2020; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; Q. Welniarz et al., 2017).

Роль различных структур головного мозга в локомоторном контроле человека во многом ещё не выяснена. Наибольшее внимание исследователи направляют на изучение функций первичной моторной коры и кортикоспинального пути в контроле ходьбы человека (N.J. Davey et al., 1994; T.H. Petersen et al., 2012; T. Castermans et al., 2013). Доказательства того, что моторная кора способствует активности мышц во время локомоции, были получены с использованием методики магнитной стимуляции, разработанной N.J. Davey с соавторами (1994). Позже было показано, что магнитный стимул, подаваемый над моторной корой с интенсивностью ниже

порога, подавляет ЭМГ-активность SOL и TA во время ходьбы вследствие активации внутрикорковых тормозных интернейронов (Т.Н. Petersen et al., 2012). В литературе также описаны примеры модуляции воздействия кортикоспинальных механизмов на возбудимость спинальных мотонейронов и спинального торможения в системе мышц-антагонистов голени во время локомоции человека (В. Hanna-Boutros et al., 2015). В. Hanna-Boutros с соавторами (2015) обнаружили, что в шагательном цикле облегчение моносинаптического Н-рефлекса SOL, вызванное подпороговой ТМС, отсутствовало во время окончания фазы опоры конечности, но присутствовало в середине фазы опоры и в положении стоя, когда SOL либо минимально активна, либо полностью не активна. Примечательно также и то обстоятельство, что подпороговая ТМС моторной коры в сочетании с коротколатентной стимуляцией афферентов Ia мышцы-флексора во время ходьбы вызывали наибольшую выраженность реципрокного торможения  $\alpha$ -мотонейронов SOL в середине фазы опоры и его облегчение в фазе окончания опоры (В. Hanna-Boutros et al., 2015). Полагают, что облегчение реципрокного торможения  $\alpha$ -мотонейронов мышцы-сгибателя стопы, вызванное ТМС, в фазе окончания опоры шагательного цикла может быть обусловлено нисходящей кортикоспинальной активацией  $\alpha$ -мотонейронов SOL и сопутствующим нисходящим растормаживанием тормозных интернейронов Ia, а также корректировками, осуществляемыми ГЦП, проявляющимися в усилении пресинаптического контроля, опосредуемого Ia интернейронами на гомонимные  $\alpha$ -мотонейроны спинного мозга мышц-антагонистов голени (В. Hanna-Boutros et al., 2015). Современные данные с использованием ТМС показывают, что интернейроны пресинаптического, реципрокного и нереципрокного торможения, а также клетки Реншоу возвратного торможения выступают в роли общего конечного пути и могут модулироваться мотонейроны не только через кортикоспинальные, но ретикуло- и вестибулоспинальные связи спинного мозга (С.М. Богданов и др., 2020; Д.А. Гладченко и др., 2021; В. Hanna-Boutros et al., 2015; А.А. Lopez

et al., 2020). Однако требуется более детальное изучение роли ретикуло- и вестибулоспинальных трактов в обеспечении функциональной активности пресинаптического, нерцепрокного и возвратного торможения мышц-антагонистов и синергистов при осуществлении контроля локомоторной и поструральной функций у человека.

### **1.5. Возможности и перспективы применения чрескожной электрической стимуляции спинного мозга в нейромодуляции моторных функций и повышении двигательных способностей спортсменов**

Как мы уже отмечали раньше в регуляции локомоторных движений человека важная роль принадлежит ГШД. В качестве доказательства существования ГШД у человека приводятся многочисленные данные по электрической эпидуральной стимуляции спинного мозга, с помощью которой могут быть вызваны генераторы шагания у лиц с травмами спинного мозга (Ю.П. Герасименко, 2002; Т.Р. Мошонкина и др., 2012; E. Formento et al., 2018; I. Seáñez et al., 2022). В настоящее время существует обширная доказательная база, что генез шагательной ритмики, вызванной эпидуральной стимуляцией спинного мозга и неинвазивной, единый (Р.М. Городничев и др., 2012; Т.Р. Мошонкина и др., 2012; Y.P. Gerasimenko et al., 2015; D.G. Sayenko et al., 2015). Стратегия неинвазивного метода стимуляции спинного мозга основана на нейромодуляции моторных функций человека (Ю.П. Герасименко, 2021, 2023). ЧЭССМ как способ модуляции нейрональных сетей в последние годы пользуется большой популярностью, так как она активирует шагательные паттерны при безболезненных режимах стимуляционного воздействия с частотой в «физиологическом» диапазоне до  $\approx 100$  Гц (Р.М. Городничев и др., 2012; N.J. Ward et al., 2009; Y.P. Gerasimenko et al., 2015; F.D. Benavides et al., 2020). В качестве нейромодулирующих влияний на спинальные нейрональные сети применяют селективную (или одноуровневую) и мультисегментарную (два и более уровней) электрическую стимуляцию спинного мозга (И.Н. Богачева и др.,

2017; Д.А. Гладченко, 2018; С.А. Моисеев и др., 2018; Г.М. Барканов, Р.М. Городничев, 2022; Y.P. Gerasimenko et al., 2015a,b; H. Kumru et al., 2024; F. León et al., 2024), а также мультисегментарную ЧЭССМ, позволяющую адресно активировать флексорные/экстензорные моторные пулы в определённые фазы шагательного цикла, так называемая фазозависимая электростимуляция (Р.М. Городничев и др., 2021; Г.М. Барканов, Р.М. Городничев, 2022; И.Н. Богачева и др., 2023).

Остановимся на рассмотрении гипотетической схемы активации локомоции у человека при ЧЭССМ. В настоящее время принято считать, что генез шагательной ритмики человека, вызванной нанесением чрескожной электрической стимуляции на дорсальные корешки спинного мозга, как и при эпидуральной стимуляции, связан с тем, что при увеличении интенсивности и частоты стимуляции поочерёдно вовлекаются афференты групп Ia и Ib, афференты группы II, возбуждающие и тормозные спинальные интернейроны, реализующие поли- и олигосинаптические рефлекс, а также пирамидный и экстрапирамидный тракты (Y.P. Gerasimenko et al., 2010; Р.М. Городничев и др., 2012). Кроме того, в реакцию вовлекаются проприоспинальные пути дорсальной части спинного мозга (Ю.П. Герасименко, 2002). Первоначально высказано предположение, что активация ГШД, вызванная эпидуральной стимуляцией спинного мозга, задействует механизм пресинаптического торможения афферентов группы I, которое, в свою очередь, создаёт условия для активации полисинаптических цепей высокопороговыми афферентами II группы (Ю.П. Герасименко, 2002). В пользу этого говорят и результаты регистрации функциональной активности тормозных интернейрональных сетей, на основе подавления амплитуд тестирующего Н-рефлекса SOL в условиях коротко- и длиннolatентной кондиционирующей стимуляции низкпороговых афферентов I мышц голени на фоне ЧЭССМ (А.А. Челноков и др., 2022; D.A. Gladchenko et al., 2022). Авторами было показано, что в условиях неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга пресинаптическое

торможение афферентов группы I играет важную роль в центральном контроле тормозных интернейронов Ia реципрокного торможения, Ib интернейронов нереципрокного торможения и клеток Реншоу возвратного торможения мышц-антагонистов и синергистов голени человека. Полагают, что пресинаптическое торможение включается в регуляцию реципрокного и нереципрокного торможения в начале электрического воздействия и активно на протяжении всего времени воздействия стимуляции спинного мозга, а активность клеток Реншоу возвратного торможения проявляется позже, растормаживая тормозные интернейроны Ia реципрокного торможения и интернейроны Ib нереципрокного торможения, т.е. чем продолжительнее стимуляция, тем выраженнее возвратное торможение (А.А. Челноков и др., 2022; D.A. Gladchenko et al., 2022).

ЧЭССМ нашла широкое применение в изучении нейрофизиологических механизмов регуляции локомоций у здоровых людей (Ю.П. Герасименко и др., 2010-2023; Р.М. Городничев и др., 2012-2023), повышении двигательных способностей у спортсменов (Р.М. Городничев и др., 2013; Е.А. Михайлова, 2015; С. А. Федоров, Р. М. Городничев, 2016; Федоров и др., 2017; Е.А. Михайлова, М.Г. Барканов, 2018; Р.М. Городничев, В.Н. Шляхтов, 2016, 2022; И.С. Примак др., 2023, 2024), а также в поиске новых методов восстановления утраченных двигательных функций различной этиологии (А.Г. Баиндурашвили и др., 2018; А.А. Савенкова и др., 2019; Е.Н. Жарова и др., 2023; A. Megía García et al., 2020; A. Novikov et al., 2024; S. Tajali et al., 2024; А.К. Kanakis et al., 2024). Например, установлено, что локомоторные движения, вызываемые неинвазивной электрической стимуляцией в области грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в условиях вертикальной вывески веса тела (100%, 75%, 50%, 25% вывески), зависят от мощности афферентной импульсации опорно-двигательного аппарата. При полном отсутствии опорной афферентации (100% вывески, или произвольная ходьба «в воздухе») и от 50% до 75% вывески тела стимуляция спинного мозга менее эффективно инициирует локомоторные движения человека, а при 25%

вывески или её отсутствии – наоборот (И.Н. Богачева и др., 2017; Д.А. Гладченко, 2018; С.А. Моисеев и др., 2018). Роль опорной афферентации от проприорецепторов опорно-двигательного аппарата во время и после воздействия селективной и мультисегментарной электростимуляции спинного мозга в области T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков при выполнении произвольных локомоторных движений человека на движущемся и неподвижном тредбане детально изучена в работах И.Н. Богачевой с соавторами (2017) и Д.А. Гладченко (2018).

В последующих исследованиях Д.А. Гладченко с соавторами (2024) были изучены особенности проявления импульсной активности афферентных волокон мышц-антагонистов при ЧЭССМ во время ходьбы. Результаты показали, что селективная электрическая стимуляция спинного мозга на уровне T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков при ходьбе по подвижной ленте тредбана вызывала сильную импульсную активность афферентов II группы передней большеберцовой мышцы и умеренную – икроножной мышцы, при этом активность волокон Ia передней большеберцовой мышцы и икроножной мышцы снижалась до умеренной импульсации, Ib афферентов тех же мышц имела самую слабую активность. В постактивационный период ходьба сопровождалась усилением импульсации афферентных волокон Ib и II группы икроножной мышцы, ослаблением афферентных потоков Ib передней большеберцовой мышцы и Ia афферентов икроножной мышцы, но наряду с этим, афферентные сигналы Ia и II группы к мотонейронному ядру передней большеберцовой мышцы снижались до умеренной импульсации (Д.А. Гладченко и др., 2024). На основе известного факта о влиянии неинвазивной электрической стимуляции в области T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> грудных позвонков на нейромодуляцию интернейронных сетей пунктов конвергенции различных афферентных сигналов в системе мышц-антагонистов и синергистов голени человека (А.А. Челноков и др., 2022; D.A. Gladchenko et al., 2022), авторы предположили (Д.А. Гладченко и др., 2022), что выраженная импульсная активность афферентов II группы мышцы-

экстензора и умеренная – мышцы-флексора, вероятно, опосредована дополнительной активацией восходящих влияний от опорных поверхностей стоп во время ЧЭССМ на фоне ходьбы, а также коррекцией нисходящих супраспинальных влияний на  $\alpha$ -мотонейроны мышц-антагонистов голени. Полученные данные подтверждаются исследованиями Ю.П. Герасименко с соавторами (2015, 2016) о влиянии механической стимуляции опорной поверхности стопы в сочетании со спинальной неинвазивной стимуляцией на нейрональные сети, которые различаются и эффективно облегчают активность локомоторного генератора у испытуемых в вертикальном положении.

Результаты анализа литературных данных показали, что исследований, направленных на изучение фазозависимой модуляции рефлекторных механизмов спинального уровня вследствие активации афферентных волокон дорсальных корешков спинного мозга во время шагательных движений человека ещё недостаточно. Так, установлена фазозависимая модуляция моторных ответов мышц бедра, голени и стопы, вызываемых одиночной стимуляцией спинного мозга в проекции между остистыми отростками T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> грудных позвонков в течение шагательного цикла (G. Courtine et al., 2007). Например, во время ходьбы в фазе опоры возбудимость спинальных  $\alpha$ -мотонейронов мышц бедра, голени и стопы выше, а в фазе переноса (маха) конечности – ниже, тогда как рефлекторная  $\alpha$ -возбудимость мотонейронов прямой мышцы бедра, широкой боковой мышцы и двуглавой мышцы бедра больше при контакте пятки в фазе переноса, но меньше – в фазе опоры.

G. Courtine с соавторами (2007) констатируют, что беговой шаг от произвольных шагательных движений у неспортсменов отличается тем, что в окончании фазы переноса бегового шага отмечается увеличение моторных ответов, вызываемых стимуляцией спинного мозга в области T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> грудных позвонков, проксимальных и дистальных мышц-экстензоров правой конечности. Однако нашими коллегами (Е.М. Михайлова и др., 2015) установлено, что во время бега легкоатлетов на короткие дистанции на фоне

мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга (уровни T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> + T<sub>12</sub>-L<sub>1</sub>) повышается ЭМГ-активность пулов мышц-флексоров бедра в фазе маха и снижается активность мышц голени во время переноса маховой ноги. Это, возможно, связано с нейрональной адаптацией и функциональной пластичностью кортикоспинальных и спинальных механизмов регуляции локомоторных движений (S. Grosprêtre et al., 2020; J. Tallent et al., 2021).

В этой связи особое внимание привлекает прослеживание изменений биоэлектрической активности основных мышц, участвующих в осуществлении фаз акта ходьбы человека, при воздействии неинвазивной электрической стимуляции на спинной мозг. В статье Р.М. Городничева с соавторами (2021) получены новые данные, доказывающие возможность мультисегментарной чрескожной стимуляции адресно воздействовать на флексорные/экстензорные моторные пулы нижних конечностей и управлять их активностью для регуляции фаз шагательного цикла при локомоции человека. Было показано, что при пространственно-временной чередующейся стимуляции в области L<sub>1</sub> и T<sub>11</sub> позвонков биоэлектрическая активность мышц бедра и голени повышалась, одновременно с этим электрокимографическая активность мышц-экстензоров в фазе опоры была больше в сравнении с флексорами и, наоборот, в фазе переноса ЭМГ-активность мышц-флексоров превалировала над активностью экстензоров нижней конечности (Р.М. Городничев и др., 2021).

Вместе с тем центральные механизмы нейромодуляции тормозных интернейронных сетей в системе мышц-антагонистов и синергистов голени человека в регуляции локомоторных движений в сочетании с неинвазивной электрической стимуляцией спинного мозга до сих пор не были предметом специального исследования. В работе коллектива авторов (А.А. Челноков и др., 2022; D.A. Gladchenko et al., 2022) впервые рассмотрены нейрофизиологические механизмы воздействия продолжительной ЧЭССМ в области T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> грудных позвонков на функциональную активность спинального торможения, включающие

пресинаптическое торможение, дисинаптическое реципрокное торможение, нереципрокное торможение и возвратное торможение, в системе мышц-антагонистов и агонистов голени при произвольной двигательной модели. Результаты этих исследований позволили установить, что наибольшие влияния продолжительной ЧЭССМ отмечался при удержании слабого по величине изометрического сокращения, который сопровождался усилением активности спинальных тормозных процессов, но с различной их выраженностью. При этом в условиях удержания усилия, составляющего 5% от МПС, активность пресинаптического и возвратного торможения во время стимуляции спинного мозга была больше по сравнению с реципрокным и нереципрокным торможением. Показаны постактивационные влияния ЧЭССМ, проявляющиеся различной функциональной активностью и длительностью восстановления пре- и постсинаптического торможения. Остаётся открытым вопрос о роли нисходящих влияний в регуляции моторных функций локомоции человека в сочетании электрической стимуляции спинного мозга и ТМС головного мозга.

Перспективы применения метода чрескожной стимуляции спинного мозга связаны с его безболезненностью, возможностью точного дозирования воздействия и отсутствием значимых побочных эффектов, что подтверждается в работах последнего десятилетия. Многочисленные экспериментальные исследования последних лет убедительно демонстрируют эффективность селективной и мультисегментарной ЧЭССМ в нейромодуляции моторных функций и повышении двигательных способностей спортсменов. Согласно данным авторов (С.А. Федоров, Р.М. Городничев, 2016; С.А. Федоров и др., 2017; Л.В. Рощина и др., 2020, 2021), применение селективной стимуляции в области грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков у здоровых испытуемых приводит к достоверному повышению показателей мышечной силы и функциональным изменениям в НМА. Особый практический интерес представляют результаты исследований в спортивной физиологии при мультисегментарной электрической стимуляции спинного

мозга (Р.М. Городничев и др., 2013-2022; Е.А. Михайлов и др., 2015, 2018). В работах Р.М. Городничева с коллегами (2013, 2016, 2022) зарегистрировано значительное повышение скоростно-силовых показателей у спринтеров в процессе двухуровневой электростимуляции спинного мозга в области грудных  $T_{11}$ - $T_{12}$  и поясничных  $L_1$ - $L_2$  позвонков при произвольном изометрическом сокращении. Исследования Е.А. Михайловой с соавторами (2015, 2018) выявили положительное влияние мультисегментарной ЧЭССМ (зоны  $T_{11}$ - $T_{12}$  и  $T_{12}$ - $L_1$  позвонков) на биомеханические показатели бегового шага у легкоатлетов во время 10-секундного проталкивания ленты пассивной беговой дорожки, в частности: увеличение амплитуды маховых движений, улучшение межмышечной координации и оптимизации временных параметров опорно-полётных фаз. В исследованиях И.С. Примака и соавторов (2023, 2024) предлагается использовать селективную ЧЭССМ (зона  $T_{11}$ - $T_{12}$  позвонков) в комбинации с упражнениями, направленными на улучшение статического и динамического равновесия у спортсменов, занимающихся мини-футболом, в качестве дополнительного элемента тренировочной программы в рамках подготовительного микроцикла.

В ряде работ продемонстрировано нейромодуляторное свойство мультисегментарной трёхуровневой ЧЭССМ на функциональное состояние НМА у здоровых испытуемых и пациентов с двигательными расстройствами (Y.P. Gerasimenko et al., 2015a,b; H. Kumru et al., 2024; F. León et al., 2024). У.Р. Gerasimenko с соавторами (2015a) установлена эффективность регуляции локомоторной активности в горизонтальной вывеске (шагание в воздухе) у здоровых испытуемых при мультисегментарной стимуляции над уровнями шейного ( $C_5$ ), нижнегрудного ( $T_{11}$ ) и верхнепоясничного ( $L_1$ ) отделов позвоночника в отличие от селективного стимуляционного воздействия над  $T_{11}$  позвонком, а также у лиц с полным моторным параличом (AIS B) (Y.P. Gerasimenko et al., 2015b) при мультисегментарной стимуляции на уровне  $T_{11}$ - $T_{12}$  совместно со стимуляцией над копчиковым сплетением ( $Co_1$ ). В недавних исследованиях (H. Kumru et al., 2024) показано, что

мультисегментарная электрическая стимуляция спинного мозга в трех зонах ( $C_5+L_1+Co_1$ ) у лиц с травмой спинного мозга улучшает время ходьбы, снижает возбудимость  $\alpha$ -мотонейронов спинного мозга экстензора стопы и повышает мышечную силу флексора стопы по сравнению с отдельными одноуровневыми (зоны  $C_5$ ;  $L_1$ ;  $Co_1$ ) и двухуровневыми стимуляциями в комбинациях (зоны  $C_5+L_1$ ;  $C_5+Co_1$ ;  $L_1+Co_1$ ). В настоящее время методы селективной и мультисегментарной ЧЭССМ успешно применяются в ФГБУ «НМИЦ детской травматологии и ортопедии им. Г.И. Турнера» Минздрава России у пациентов с полным или частичным нарушением супраспинальных влияний различного генеза (А.Г. Баиндурашвили и др., 2018).

Обобщая литературные данные, можно констатировать, что ЧЭССМ открывает новые перспективы в нейромодуляции моторных функций и повышении двигательных способностей спортсменов. Данный метод позволяет целенаправленно активировать спинальные нейрональные сети разных зон спинного мозга, улучшая координацию, силу и выносливость у спортсменов. Однако исследования, направленные на выявление особенностей изменения функционального состояния НМА спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга, до настоящего времени не изучены.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Организация исследования

Исследование проводилось на базе Научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта» (ФГБОУ ВО «ВЛГАФК») в период с 2020 по 2025 года.

В исследованиях принимали участие спортсмены мужского пола, специализирующиеся в беге на короткие дистанции (средний возраст  $20,62 \pm 0,22$  лет; масса тела –  $69,85 \pm 1,31$  кг; квалификация от II взрослого разряда до кандидата в мастера спорта) (Таблица 1). Все испытуемые имели толчковую левую нижнюю конечность, а маховую – правую. Суммарный объём выборки всех экспериментов составил 53 спортсмена. Для уменьшения влияния тренировок на результаты исследований, эксперименты проводились в переходный период, когда интенсивность тренировочного воздействия на спортсменов снижена.

**Таблица 1** – Сведения об испытуемых, участвующих в экспериментах

№	Испытуемые	Возраст, лет	Масса тела, кг	Спортивный разряд
1	Б-ов М.	26	74	I разряд
2	К-ин М.	19	68	II разряд
3	В-ев Н.	25	76	II разряд
4	К-ев М.	19	70	КМС
5	П-ов И.	27	75	КМС
6	Л-ов А.	18	67	I разряд
7	Б-ов А.	19	72	II разряд
8	П-ев В.	19	64	I разряд
9	Г-ев Д.	20	65	II разряд
10	Г-ов Д.	18	71	II разряд
11	О-ов С.	18	77	I разряд
12	И-ов С.	21	64	I разряд
13	Ф-ов А.	19	65	I разряд

В рамках исследований со всех испытуемых было получено информированное согласие на участие в экспериментах в соответствии с Хельсинской декларацией Всемирной медицинской ассоциации (WMA Declaration of Helsinki – Ethical Principles for Medical Research Involving Human Subjects, 2013), а также получено разрешение на обработку персональных данных.

Результаты диссертационной работы получены и обрабатывались с использованием современного сертифицированного оборудования и программного обеспечения:

1. Электронеуромиограф экспертного класса «Нейро-МВП-Нейрософт» (ООО «Нейрософт», Иваново, Россия), ПО «Нейро-МВП.NET» (Версия 4.7.7, Иваново, Россия).

2. 5-канальный стимулятор БиоСтим-5 для неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга (ООО «Косима», Россия).

3. Телеметрический 16-канальный электронеуромиограф ME-6000 (Mega Electronics Ltd, Куорю, Финляндия), ПО «MegaWin» (Mega Electronics Ltd, Куорю, Финляндия).

4. Система 3D-видеозахвата движений «Qualisys» (Швеция), ПО «Qualisys Track Manager» (QTM, Швеция).

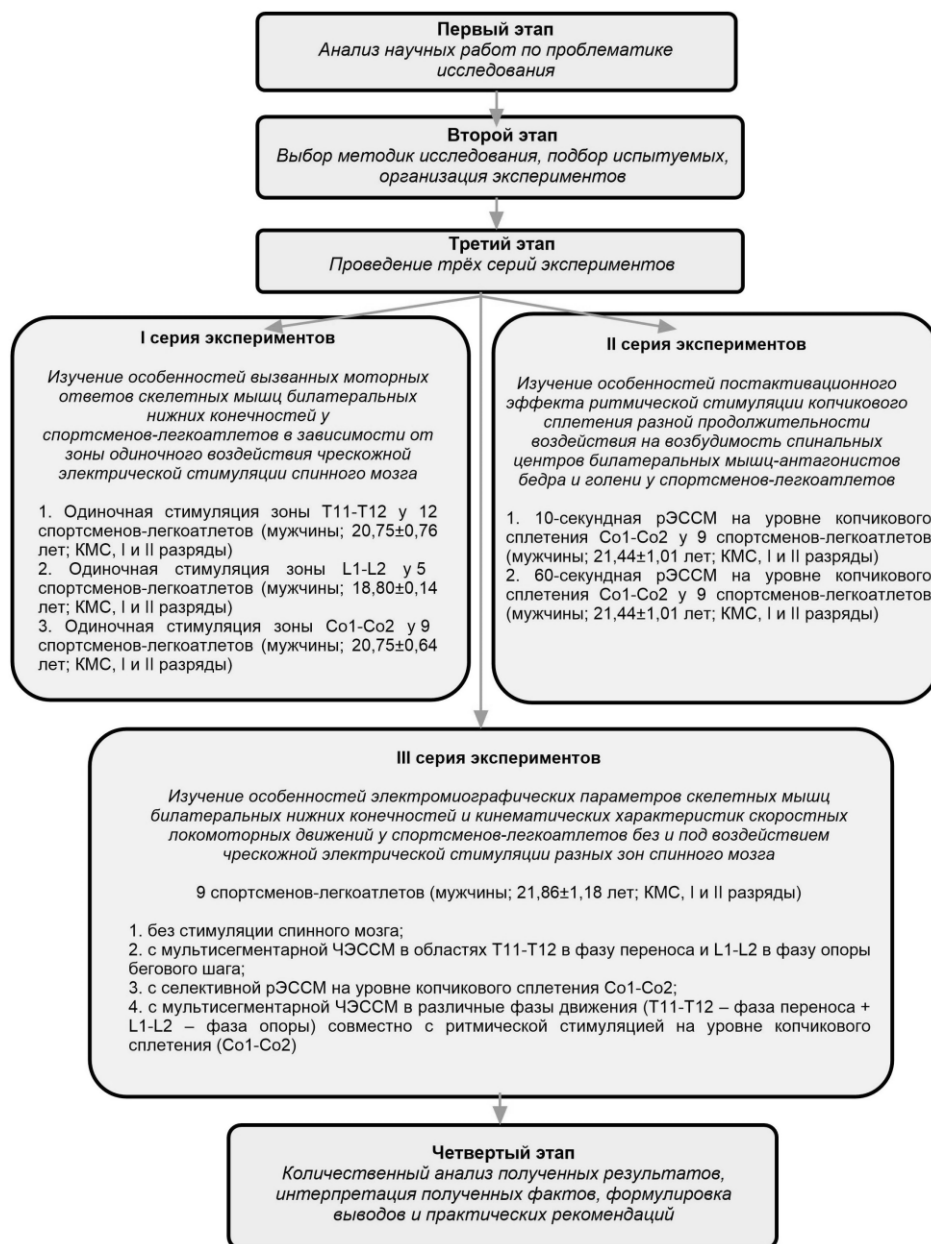
5. Цифровой акселерометр и гироскоп LSM6DSL (STMicroelectronics, Швейцария)

6. Профессиональная медицинская беговая дорожка «Venus Saturn» (HP Cosmos, Германия).

Текст и таблицы в диссертационной работе выполнены в стандартной программе MS Word 2016 (©Microsoft, США), графики – в программе GraphPad Prism 8.0.1. (244) (©GraphPad Software, США), иллюстрации – в программе CorelDraw 24.0.0.301 (©Corel Corporation, Канада), статистическая обработка – в программе Statistica 10 (©StatSoft Inc., США) и GraphPad Prism 8.0.1. (244) (©GraphPad Software, США).

### 2.1.1. Общее построение экспериментов

На рисунке 2 представлена схема, включающая указания этапов проведения исследования. На первом этапе проводился анализ научных работ по проблематике исследования. Осуществлялся анализ релевантных публикаций с использованием научных баз PubMed, Российской Государственной Библиотеки, «Киберленинка», Научной электронной библиотеки (Elibrary.ru), сервиса «Гугл Академия» (Google Scholar) и исследовательского портала «ResearchGate».



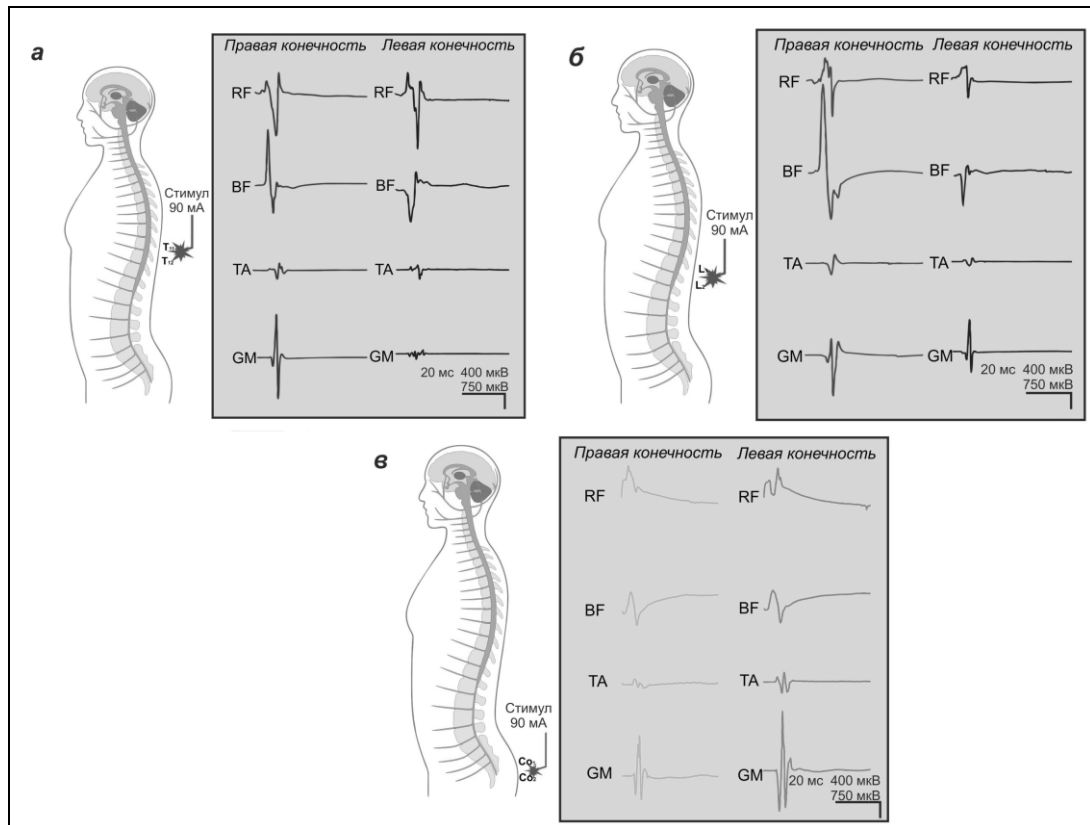
**Рисунок 2** – Схематическое описание этапов проведения исследования

На втором этапе осуществлялся выбор методик исследования, подбор испытуемых и проводилась организация экспериментов.

На третьем этапе проводились эксперименты:

I серия экспериментов была посвящена изучению особенностей вызванных моторных ответов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в зависимости от зоны воздействия чрескожной электрической стимуляции спинного мозга. В первой части исследования у 12 спортсменов-легкоатлетов в возрасте 18-27 лет ( $20,75 \pm 0,76$  лет; КМС, I и II разряды) оценивалась амплитуда ВМО мышц-антагонистов бедра и голени при максимальной одиночной силе стимула (90 мА), наносимого по средней линии в области грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков, во второй части у 5 спортсменов в возрасте 18-19 лет ( $18,80 \pm 0,14$  лет; КМС, I и II разряды) оценивался тот же показатель, инициируемый стимуляцией по средней линии в области поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков и в третьей части – у 9 спортсменов в возрасте 18-27 лет ( $20,75 \pm 0,64$  лет; КМС, I и II разряды), по средней линии копчикового сплетения Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> (при аналогичной силе стимула).

Регистрация ВМО билатеральных мышц (*m. rectus femoris*, *m. biceps femoris*, *m. tibialis anterior*, *m. gastrocnemius medialis*) осуществлялась в положении лёжа на кушетке лицом вниз в состоянии относительного мышечного покоя. Протокол исследования включал для каждого испытуемого по 3 стимуляции в каждой зоне спинного мозга с паузами между подаваемыми импульсами не менее 15 секунд для предотвращения следовых эффектов воздействия стимуляции. Пример оригинальных записей мышечных ответов билатеральных мышц нижних конечностей, вызываемых стимуляцией спинного мозга на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>, поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков и копчикового сплетения Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>, представлен на рисунке 3 а-в.

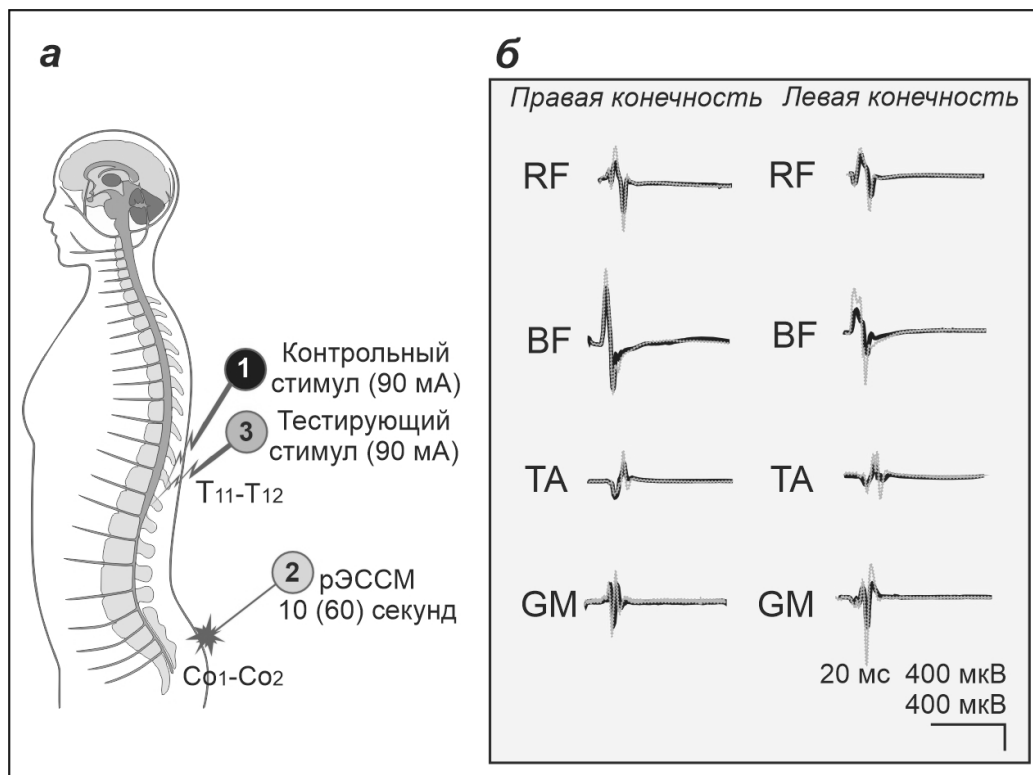


**Рисунок 3** – Записи мышечных ответов с мышц билатеральных нижних конечностей, вызываемых при стимуляции разных зон спинного мозга в положении лёжа на животе у спортсменов-легкоатлетов.

**Примечание:** а – стимуляция зоны T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>, б – стимуляция зоны L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>, в – стимуляция зоны Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>; RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

II серия экспериментов направлена на изучение особенностей постактивационных влияний ритмической стимуляции копчикового сплетения разной продолжительности воздействия на возбудимость спинальных центров билатеральных мышц-антагонистов бедра и голени у спортсменов-легкоатлетов. В данной части исследования у 9 спортсменов-легкоатлетов мужского пола в возрасте 18-27 лет ( $21,44 \pm 1,01$  лет; КМС, I и II разряды) оценивалось влияние 10- и 60-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> на возбудимость спинальных центров мышц нижних конечностей, вызываемых одиночной силой стимула (90 мА) на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков, в положении лёжа на кушетке лицом вниз (Рисунок 4 а). У каждого испытуемого регистрировали ВМО экстензоров/флексоров правой и левой конечностей до ритмической

стимуляции копчикового сплетения (контрольный стимул или контроль) и сразу после неё (тестирующий стимул или тестирование) (Рисунок 4 а). Проводили 3 пары (контроль-тестирование) стимуляций для каждого испытуемого. Для предотвращения следовых эффектов воздействия стимуляции и полного восстановления возбудимости спинальных мотонейронов мышц нижних конечностей у испытуемых учитывали интервал отдыха между контрольной и тестирующей стимуляциями, который составлял 15 секунд, а между каждой парой (контроль-тестирование) стимуляций – 10 минут.



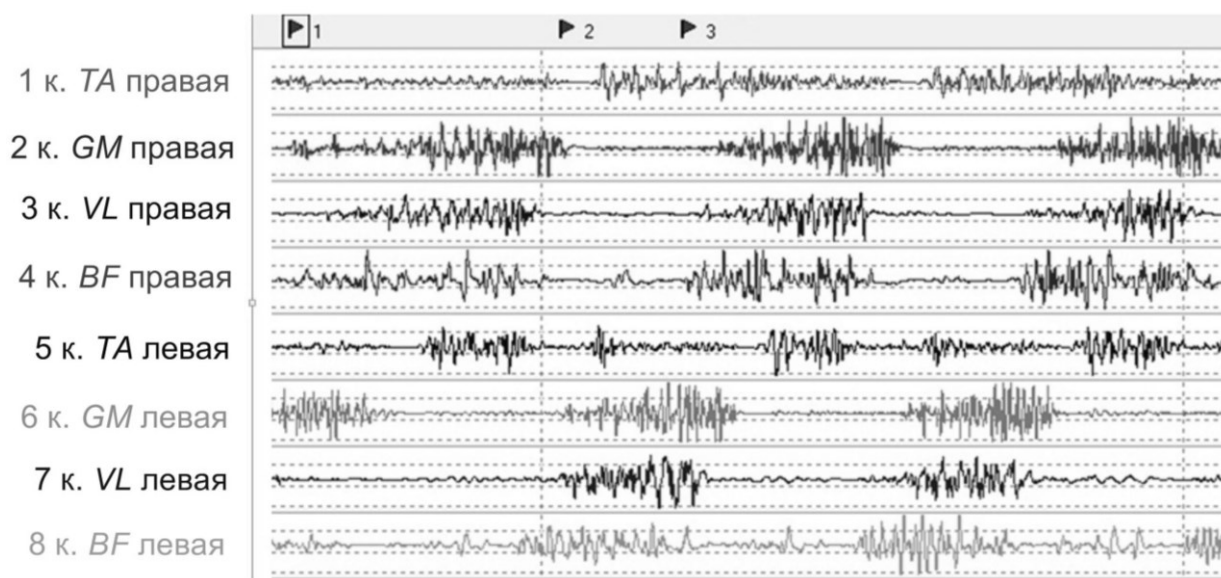
**Рисунок 4** – Методика регистрации постактивационного влияния ритмической стимуляции копчикового сплетения разной продолжительности воздействия (а) и записи облегчения мышечных ответов билатеральных мышц нижних конечностей после 10-секундной ритмической стимуляции спинного мозга в области копчикового сплетения  $Co_1-Co_2$ , вызываемого одиночной ЧЭССМ на уровне  $T_{11}-T_{12}$  позвонков, в положении лёжа на животе у спортсменов-легкоатлетов (б).

**Примечание:** а – схематическое описание исследования: ① – контрольный одиночный стимул в области  $T_{11}-T_{12}$  позвонков; ② – 10- и 60-секундная ритмическая стимуляция спинного мозга (рЭССМ) в области копчикового сплетения  $Co_1-Co_2$ ; ③ – тестирующий одиночный стимул в области  $T_{11}-T_{12}$  позвонков сразу после рЭССМ; б – записи амплитуды контрольных ВМО (черным цветом) и амплитуды тестирующих ВМО (серым цветом); RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Оценивалась степень подавления и/или облегчения ВМО билатеральных мышц нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после 10- и 60-секундной ритмической стимуляции спинного мозга в области копчикового сплетения  $S_{01}-S_{02}$ , которая вычислялась по формуле: амплитуда тестирующего ВМО после стимуляции (мВ) / амплитуда контрольного ВМО (мВ)  $\times 100\%$ . Значения  $< 100\%$  – торможение ВМО,  $> 100\%$  – облегчение ВМО. Пример оригинальных записей облегчения моторных ответов мышц билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после 10-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения  $S_{01}-S_{02}$ , вызываемого одиночной ЧЭССМ на уровне  $T_{11}-T_{12}$  позвонков, в положении лёжа на животе, представлен на рисунке 4 б.

III серия экспериментов была нацелена на изучение особенностей электромиографических параметров скелетных мышц билатеральных нижних конечностей и кинематических характеристик скоростных локомоторных движений у спортсменов-легкоатлетов без и под воздействием чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга. В исследовании приняли участие 9 спортсменов-легкоатлетов мужского пола в возрасте 18-27 лет ( $21,86 \pm 1,18$  лет; КМС, I и II разряды). 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-ти секунд с максимально возможной скоростью, держась за поручни беговой дорожки. Для анализа беговой шаг был разделён 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 (Г.М. Барканов, Р.М. Городничев, 2022). За 10 секунд испытуемые выполняли от 16 до 20 беговых циклов. У всех испытуемых в обработку ЭМГ-записей брали 16 беговых циклов, а при анализе кинематических параметров – от 16 до 20 беговых циклов.

Каждый спортсмен выполнял двигательный тест в четырёх экспериментальных условиях: 1. без стимуляции спинного мозга; 2. с мультисегментарной электрической стимуляцией спинного мозга в областях T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> в фазу переноса и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> в фазу опоры бегового шага (двухуровневая стимуляция T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>-фаза переноса+L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-фаза опоры, или МССМ); 3. с селективной ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> (одноуровневая стимуляция Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>, или СКС); 4. с мультисегментарной стимуляцией в различные фазы движения совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения (трёхуровневая стимуляция T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>-фаза переноса+L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-фаза опоры+Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>, или МССМ+СКС).



**Рисунок 5** – Оригинальные записи ЭМГ скелетных мышц билатеральных конечностей при проталкивании пассивного тредбана с максимальной скоростью.

**Примечание:** маркеры вверху рисунка (граничные моменты): 1 – постановка правой конечности на опору, 2 – отрыв правой конечности от опоры, 3 – наивысшая точка подъема колена правой конечности.

Для каждого экспериментального условия проводилась оценка нейрофизиологических и кинематических параметров скоростного локомоторного движения, включающая анализ:

1. ЭМГ-записей мышц билатеральных нижних конечностей (Рисунок 5);

2. межмышечной координации флексоров и экстензоров билатеральных нижних конечностей;
3. внутримышечной координации проксимальных и дистальных мышц билатеральных нижних конечностей;
4. коэффициентов реципрокности гомонимных мышц-антагонистов и синергии гетеронимных мышц-агонистов билатеральных нижних конечностей;
5. импульсной активности первичных и вторичных афферентов мышц-антагонистов голени;
6. темпа бегового шага, дистанции, скорости и ускорения антропометрических точек билатеральных сегментов тела в 3D-пространстве.

Затем выполнялся сравнительный анализ спинальных электростимуляционных воздействий на функциональное состояние НМА при скоростных локомоторных движениях у спортсменов-легкоатлетов и возможностей повышения скоростных способностей посредством неинвазивной электростимуляции.

На четвёртом этапе проводился количественный анализ полученных результатов, интерпретация полученных фактов, формулировка выводов и практических рекомендаций.

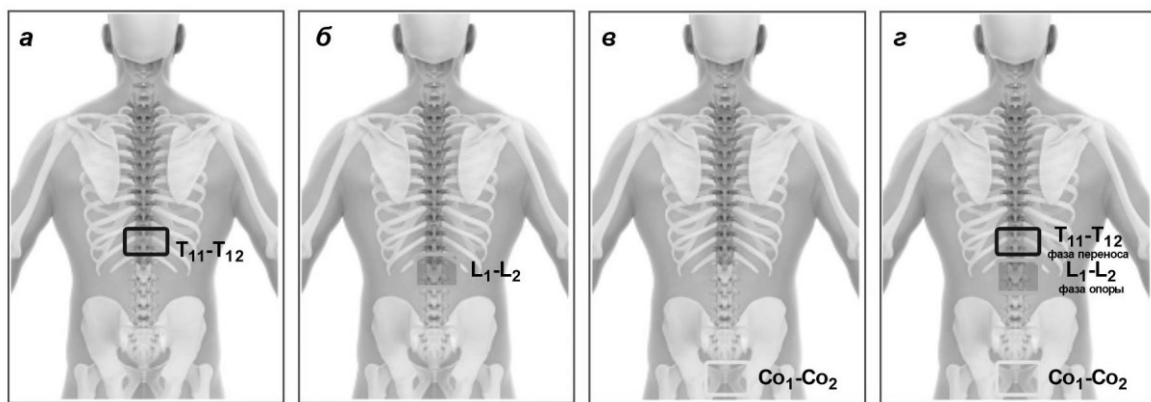
## **2.2. Методы исследования**

### **2.2.1. Методы чрескожной стимуляции спинного мозга**

В работе применялись методы одиночной чрескожной электрической стимуляции спинного мозга по средней линии в области нижнегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков, верхнепоясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков и копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> для вызова моторных ответов скелетных мышц, а также безболезненные методы мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в различные фазы движения, селективной ритмической

электрической стимуляции копчикового сплетения и мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в различные фазы движения совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения.

Для оценки возбудимости  $\alpha$ -мотонейронов спинальных центров экстензоров и флексоров билатеральных нижних конечностей использовали одиночные чрескожные электрические стимулы в зонах нижнегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>, верхнепоясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков и копчикового нервного сплетения (Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>) (Рисунок 6 а, б, в).



**Рисунок 6** – Схематическое описание методов неинвазивной чрескожной электрической стимуляции спинного мозга по средней линии в области нижнегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> (а), верхнепоясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> (б) позвонков, копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> (в) и мультисегментарной стимуляции спинного мозга в различные фазы движения (T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>-фаза переноса+L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-фаза опоры) совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения (Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>) (г).

Постактивационные влияния ритмической стимуляции копчикового сплетения разной продолжительности воздействия на возбудимость спинальных центров экстензоров и флексоров билатеральных нижних конечностей осуществляли с помощью двух стимуляционных воздействий на спинной мозг: чрескожной одиночной стимуляции на уровне нижнегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков с интенсивностью стимула 90 мА и безболезненной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения (Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>) с несущей частотой 10 кГц (Г.М. Барканов, Р.М. Городничев, 2022).

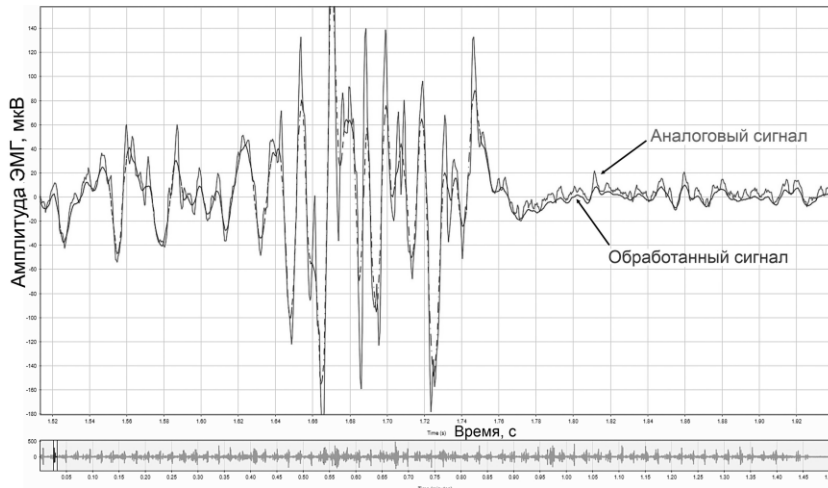
При изучении нейромодуляционного влияния неинвазивной электрической стимуляции на показатели интерференционной ЭМГ, импульсной активности первичных и вторичных афферентных волокон, кинематические характеристики скоростных локомоторных движений использовали три метода безболезненного стимуляционного воздействия на спинной мозг с несущей частотой 10 кГц: 1. мультисегментарную электрическую стимуляцию спинного мозга в областях T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> в фазу переноса и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> в фазу опоры бегового шага, которая позволяет воздействовать на флексорные/экстензорные моторные пулы нижних конечностей в шагательном цикле (Р.М. Городничев и др., 2021); 2. селективную ритмическую электрическую стимуляцию копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> (М.Г. Барканов, Р.М. Городничев, 2022); 3. мультисегментарную стимуляцию в различные фазы движения (T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>-фаза переноса+L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-фаза опоры) совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения (Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>) (М.Г. Барканов, Р.М. Городничев, 2022) (Рисунок 6 г).

## 2.2.2. Методы электромиографии

### 2.2.2.1. Поверхностная интерференционная электромиография

Биоэлектрическую активность флексоров (*m. biceps femoris*, *m. tibialis anterior*) и экстензоров (*m. vastus lateralis*, *m. gastrocnemius medialis*) билатеральных конечностей регистрировали биполярными поверхностными электродами посредством телеметрического 16-канального электронейромиографа ME-6000 (Mega Electronics Ltd, Куорю, Финляндия) с полосой пропускания частот от 10 до 100 кГц и дискретизацией с частотой 2000 Гц. Активный накожный электрод (Ø=9 мм) фиксировался в проекции двигательной точки мышцы, референтный электрод – по ходу ее волокон, ближе к сухожилию, на расстоянии 2,0-2,5 см от активного электрода.

Регистрация ЭМГ была синхронизирована с системой 3D-видеозахвата движений «Qualisys» (Швеция). Записи ЭМГ мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей при всех экспериментальных условиях проводили в программе «MegaWin» (Mega Electronics Ltd, Kuopio, Финляндия), а их анализ – нормализацию, выпрямление, усреднение – осуществляли при помощи интерактивного пакета программы MatLab 2018b (MathWorks, США) (Рисунок 7). Для нормализации исходного сигнала ЭМГ применяли низко- (Low-Pass Filter) и высокочастотные фильтрации (High – Pass Filter) с параметрами 40 Гц. Сглаживание сигнала осуществлялось посредством сглаживающего фильтра (Smoothing Filter) с базовыми параметрами, представленными в пакете Matlab, а именно 20 мс. Усреднение ЭМГ-сигнала осуществлялось посредством вычисления среднего значения сигнала за определенный временной интервал, в конкретные фазы опоры и переноса каждого цикла бегового шага.



**Рисунок 7** – Пример обработки ЭМГ GM при помощи интерактивного пакета программы MatLab 2018b.

Анализовалась средняя амплитуда ЭМГ (мкВ), которая позволяет оценивать функциональное состояние мотонейронных пулов исследуемых мышц (Р.М. Городничев и др., 2021; М.Г. Барканов, Р.М. Городничев, 2022).

Оценивалась внутримышечная координация проксимальных ( $VL_{\text{правая}} \times VL_{\text{левая}}$ ,  $VF_{\text{правая}} \times VF_{\text{левая}}$ )/дистальных ( $TA_{\text{правая}} \times TA_{\text{левая}}$ ,  $GM_{\text{правая}} \times GM_{\text{левая}}$ ) мышц и межмышечная координация

экстензоров/флексоров ( $VL_{\text{правая}} \times VF_{\text{правая}}$ ,  $VL_{\text{левая}} \times VF_{\text{левая}}$ ,  $TA_{\text{правая}} \times GM_{\text{правая}}$ ,  $TA_{\text{левая}} \times GM_{\text{левая}}$ ) билатеральных нижних конечностей в различные фазы движения с помощью множественного регрессионного линейного анализа (Multiple linear regression) в программе GraphPad Prism 8.0.1. (244) (GraphPad Software, США) (M. Knikou, C.K. Mummidisetty, 2014; M. Yaserifar, A.S. Oliveira, 2023).

Для оценки реципрокных и синергетических координационных отношений мышц билатеральных конечностей рассчитывались коэффициенты реципрокности (1) и синергии (2) (В.Н. Команцев, 2006):

$$KR = \text{ЭМГ}_{\text{АН}} / \text{ЭМГ}_{\text{АГ}}, \quad (1)$$

где KR – коэффициент реципрокности (усл. ед.);  $\text{ЭМГ}_{\text{АН}}$  – показатель амплитуды ЭМГ-антагониста;  $\text{ЭМГ}_{\text{АГ}}$  – показатель амплитуды ЭМГ-агониста.

$$KS = \text{ЭМГ}_{\text{АГ (наименьшая величина)}} / \text{ЭМГ}_{\text{АГ (наибольшая величина)}}, \quad (2)$$

где KS – коэффициент синергии (усл. ед.);  $\text{ЭМГ}_{\text{АГ (наименьшая величина)}}$  – наименьший показатель амплитуды ЭМГ-агониста;  $\text{ЭМГ}_{\text{АГ (наибольшая величина)}}$  – наибольший показатель амплитуды ЭМГ-агониста.

#### 2.2.2.2. Стимуляционная электромиография

Для оценки возбудимости  $\alpha$ -мотонейронов спинальных центров билатеральных мышц нижних конечностей и постактивационного влияния ритмической стимуляции копчикового сплетения применяли регистрацию ВМО, или как их ещё называют «заднекорешковых мышечных рефлексов», «мульти сегментарных моносинаптических моторных ответов» (K. Minassian et al., 2007; G. Courtine et al., 2007). Записи ВМО осуществляли с помощью электронейромиографа «Нейро МВП-8» (ООО «Нейрософт», Россия) в

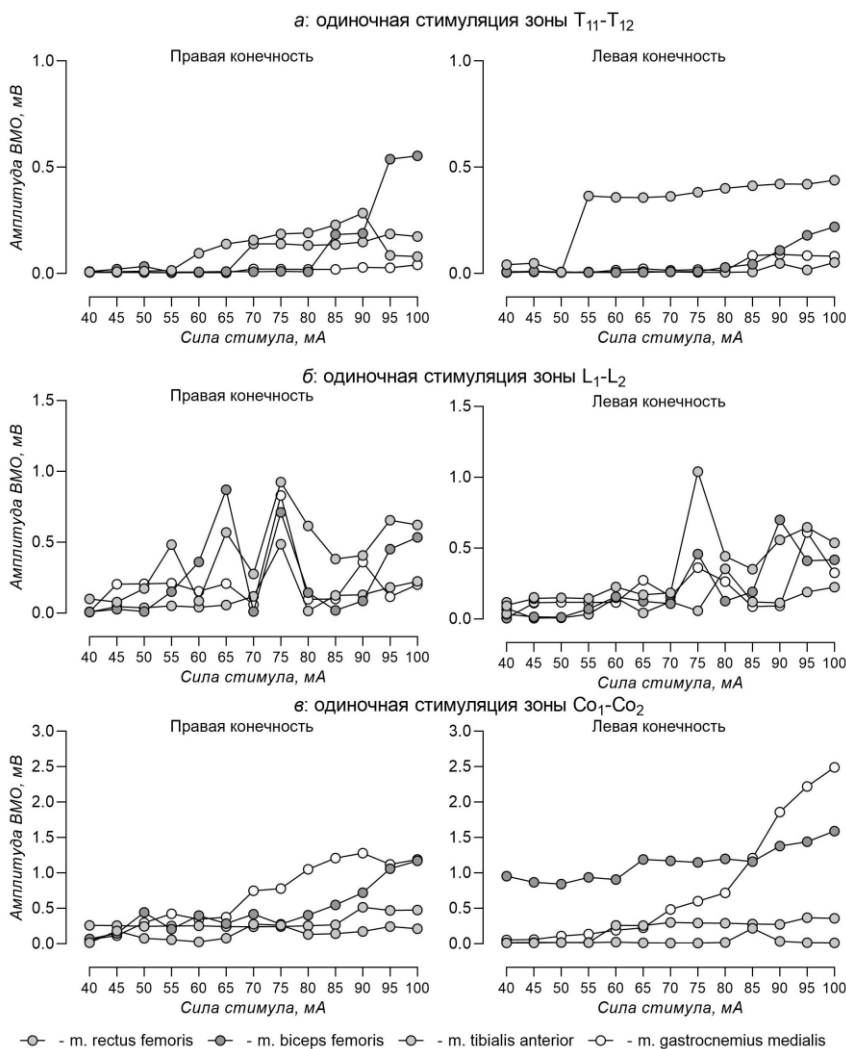
положении лёжа на кушетке лицом вниз в состоянии относительного мышечного покоя. Твёрдый, посеребренный активный накожный стимулирующий электрод площадью 25 мм<sup>2</sup> поочередно располагали по средней линии позвоночника между остистыми отростками позвонков T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>, L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> и копчикового сплетения Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> (см. рисунок 6 а, б, в). Стимулирующий импульс имел прямоугольную форму, его длительность равнялась 1 мс. Интенсивность одиночного стимула составляла от 0 до 100 мА с шагом +5 мА. У каждого испытуемого регистрировалась кривая зависимости амплитуды ВМО билатеральных нижних конечностей от силы однократного электрического стимула (Рисунок 8 а, б, в). С целью предотвращения следовых эффектов воздействия стимуляции пауза между импульсами составляла не менее 15 секунд. Индифферентные накожные электроды из токопроводящей резины размером 5×9 см располагали на гребнях подвздошных костей.

Обработка записей ВМО флексоров (*m. biceps femoris*, *m. tibialis anterior*) и экстензоров (*m. rectus femoris*, *m. gastrocnemius medialis*) билатеральных нижних конечностей проводилась в программном обеспечении «Нейро-МВП.NET» (Версия 4.7.7, Иваново, Россия). Анализировалась амплитуда ВМО билатеральных мышц нижних конечностей от максимального негативного пика до максимального позитивного пика.

ЧЭССМ осуществляли с помощью пятиканального стимулятора БиоСтим-5 (ООО «Косима», Россия) во время выполнения испытуемым локомоторного теста на беговой дорожке «Venus» (HP Venus Saturn, Германия), который включал проталкивание пассивной ленты тредбана в течение 10 секунд с максимально возможной скоростью, держась руками за поручни беговой дорожки.

Активные электроды (катоды) (FIAB, Италия) из токопроводящей резины диаметром 3 см располагали в накожных проекциях T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>, L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков и копчикового сплетения Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> по средней линии позвоночника

между остистыми отростками. Индифферентные поверхностные электроды (аноды) из токопроводящей резины размером 5×9 см располагали симметрично на гребнях подвздошных костей. Для осуществления хорошего контакта использовали гель «Унигель». Силу электрической стимуляции подбирали индивидуально для каждого испытуемого таким образом, чтобы не возникало болевых ощущений. Параметры стимуляции: импульсы прямоугольной формы, частота следования импульсов – 30 Гц, длительность импульсов – 0,5 мс, прямоугольные импульсы заполнялись несущей частотой 10 кГц для предотвращения болевых ощущений.



**Рисунок 8** — Индивидуальные кривые зависимости амплитуды моторных ответов мышц нижних конечностей от силы одиночных стимулов, наносившихся в области грудных (а), поясничных (б) позвонков и копчикового сплетения (в).

Для осуществления избирательного воздействия на различные уровни спинного мозга в определённые фазы бегового шага использовали систему

детектирования, позволяющую определять граничные моменты бегового шага с помощью датчиков (цифровой акселерометр и гироскоп LSM6DSL, производства STMicroelectronics, Швейцария), предназначенных для регистрации линейного ускорения и угловой скорости. Момент начала разгибания бедра являлся началом для активации экстензорных моторных пулов ( $L_1$ - $L_2$ ) (период опоры), при сгибании бедра завершалась стимуляция экстензорных пулов и начиналась активация флексорных моторных пулов ( $T_{11}$ - $T_{12}$ ) (период переноса). Переключение режимов стимуляции происходило в автоматическом режиме. Точность попадания стимуляции в периоды бегового шага определяли по синхронизированным записям электромиограммы и 3D-видеоанализа.

### **2.2.3. Методы математического моделирования импульсной активности первичных и вторичных афферентов скелетных мышц**

Для расчёта импульсной активности первичных и вторичных афферентов мышц-антагонистов голени применяли математическую модель, основанную на прогнозировании срабатывания мышечных веретен. 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). Используемые в нашей работе математические модели ранее были применены в ряде работ на человеке (M. Voigt et al., 1995a,b, 1998; S. Gervasio, 2014; S. Gervasio et al., 2017).

Импульсную активность  $I_a$  афферентов вычисляли по следующей модели (A. Prochazka, M. Gorassini, 1998; S. Gervasio, 2014; S. Gervasio et al., 2017; Д.А. Гладченко и др., 2024) (3, 4):

$$I_a = 4,3 \times v^{0,6} + 2 \times l + b + f(\text{ЭМГ}), \quad (3)$$

$$f = \text{ЭМГ} \times 120 \times (s+1)/(s+20), \quad (4)$$

где  $v$  – скорость изменения длины мышечных пучков;  $l$  – изменения длины мышечных пучков;  $b$  – значения смещения (для  $I_a$  афферентов – 285) (А. Prochazka, М. Gorassini, 1998);  $f$  (ЭМГ) – сигнал, представляющий связанное фузимоторное действие; ЭМГ – выпрямленный, усреднённый и нормализованный сигнал исследуемой мышцы;  $s$  – оператор Лапласа.

Активность волокон  $I_b$  рассчитывалась на основе мышечной силы ( $F_m$ ) с использованием математической модели (М. Voigt et al., 1995a,b, 1998; М.Р. Mileusnic, G.E. Loeb, 2009; S. Gervasio, 2014; R.M. Enoka, 2015; S. Gervasio et al., 2017; Д.А. Гладченко и др., 2024) (5, 6):

$$I_b = 10^{0,4939 \times \log_{10}(F) + 3,2154}, \quad (5)$$

$$F_m = S_m \times \sigma_m, \quad (6)$$

где  $S$  – поперечное сечение мышцы у человека (для ТА – 9,9 см<sup>2</sup>, GM – 32,4 см<sup>2</sup>) (R.M. Enoka, 2015);  $\sigma_m$  – напряжение мышцы у человека (30 Н/см<sup>2</sup>) (R.M. Enoka, 2015).

Импульсная активность афферентов II группы вычислялась по формуле (А. Prochazka, М. Gorassini, 1998; S. Gervasio, 2014; S. Gervasio et al., 2017; Д.А. Гладченко и др., 2024) (7):

$$II = 13,5 \times l + b + 20 \times \text{ЭМГ}, \quad (7)$$

где  $l$  – изменения длины мышечных волокон;  $b$  – значения смещения (для II афферентов – 190) (А. Prochazka, М. Gorassini, 1998); ЭМГ – выпрямленный, усреднённый и нормализованный сигнал исследуемой мышцы.

Средние значения показателей активности первичных и вторичных групп афферентов выражались в импульсах в секунду (для афферентов  $I_a$  и II в имп./с $\times 10^3$ , афферентов  $I_b$  – имп./с $\times 10^4$ ).

Оценивались афферентные взаимодействия мышц-антагонистов в разные фазы бегового шага по функциональным показателям:

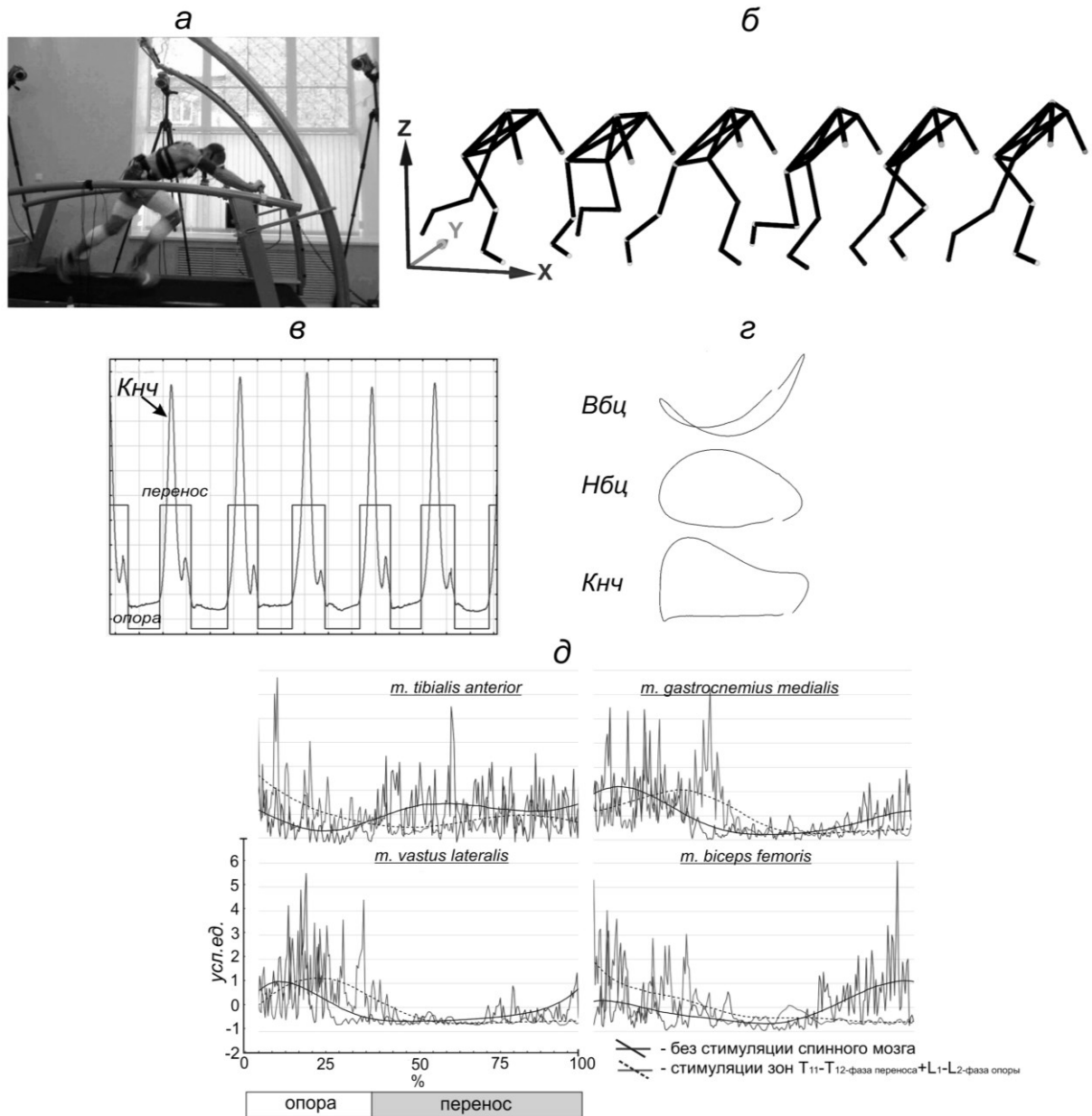
- внутримышечная афферентная активность различных афферентов флексора и экстензора голени;
- межмышечная афферентная активность различных афферентов в системе мышц-антагонистов;
- перекрёстная активность различных афферентов гомологичных мышц билатеральных конечностей.

#### **2.2.4. Методы кинематики**

Для регистрации и обработки кинематических характеристик движений нижних конечностей использовали систему маркерного оптического захвата движений – 3D-видеозахвата «Qualisys» (Швеция), которая включала 8 высокоскоростных камер Oqus, располагаемых по периметру вокруг спортсмена (Рисунок 9 а). Светоотражающие маркеры использовали для регистрации перемещения сегментов тела, которые фиксировали к опорным точкам, совпадающим с осями движения в плечевом, тазобедренном, коленном и голеностопном суставах, в частности крепились на плечевой, вертельной, верхнеберцовой, нижнеберцовой и конечной (над большим пальцем нижней конечности) билатеральных антропометрических точках. Визуализацию правой и левой стороны тела спортсмена и анализ бегового шага выполняли в среде трёхмерной графики с помощью программного обеспечения Qualisys Track Manager (QTM, Швеция) (Рисунок 9 б). Частота кадров видеозахвата составляла 500 Гц.

Для каждого экспериментального условия оценивали следующие кинематические характеристики скоростных локомоторных движений в цикле двойного бегового шага: темп – число беговых шагов при проталкивании пассивной ленты тредбана в течение 10 секунд; дистанцию антропометрических точек (вертельной, верхнеберцовой, нижнеберцовой и

конечной) билатеральных сторон тела в 3D-пространстве – сумму линейных перемещений антропометрических точек; скорость и ускорение антропометрических точек.



**Рисунок 9** – а: общий вид эксперимента; б: кинематограмма проталкивания пассивной беговой дорожки испытуемым; в: детектирование периодов бегового цикла; г: траектории движений антропометрических точек (Вбц – верхнеберцовая, Нбц – нижеберцовая, Кнч – конечная) нижней конечности; д: образцы ЭМГ скелетных мышц правой конечности при проталкивании ленты тредбана без и при мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в различные фазы движения (T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>-фаза переноса + L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-фаза опоры).

**Примечание:** ЭМГ на рисунке 9 д выпрямлены и нормированы к единице стандартного отклонения. По оси абсцисс – динамика цикла шага, по оси ординат – условные единицы. Сплошная и пунктирные линии, сглаженные ЭМГ (отрицательное экспоненциальное сглаживание,  $\alpha=0,05$ ).

### 2.2.5. Методы математико-статистической обработки

Анализ полученных данных осуществлялся в современном программном обеспечении Statistica 10 (©StatSoft Inc., США), GraphPad Prism 8.0.1. (244) (©GraphPad Software, США) и на основе обычно применяемых математико-статистических подходов, описанных в пособиях (С. Гланц, 1999; С.П. Кожевников, 2018). Результаты табличных данных представлены как средняя арифметическая (M),  $\pm$ ошибка (SE) средней арифметической и в виде минимальных и максимальных значений [Min-Max], результаты графических данных – как средняя арифметическая (M) и стандартная (SEM) ошибка средней. Проверку нормальности распределения переменных проводили с помощью критериев W-тест Шапиро-Уилка и Левена. Статистическую значимость различий между исследуемыми параметрами определяли с помощью параметрического апостериорного теста Ньюмана-Кеулса и непараметрических критериев Вилкоксона и Краскела-Уоллиса. Достоверными считали отличия при  $p < 0,05$ .

Для оценки эффективности электростимуляционных воздействий разных зон спинного мозга применяли модифицированную формулу С. Броди (П.З. Сирус, 1973, 1983; И.В. Алексеева, 2020), позволяющую проанализировать темпы прироста нейрофизиологических и кинематических показателей в динамике по циклам выполненных шагов (8):

$$Tp (\%) = 100\% \times (П_k - П_и) / 0,5 \times (П_k + П_и), \quad (8)$$

где  $Tp (\%)$  – темпы прироста;  $П_k$  – конечный результат исследуемых показателей;  $П_и$  – исходный результат исследуемых показателей.

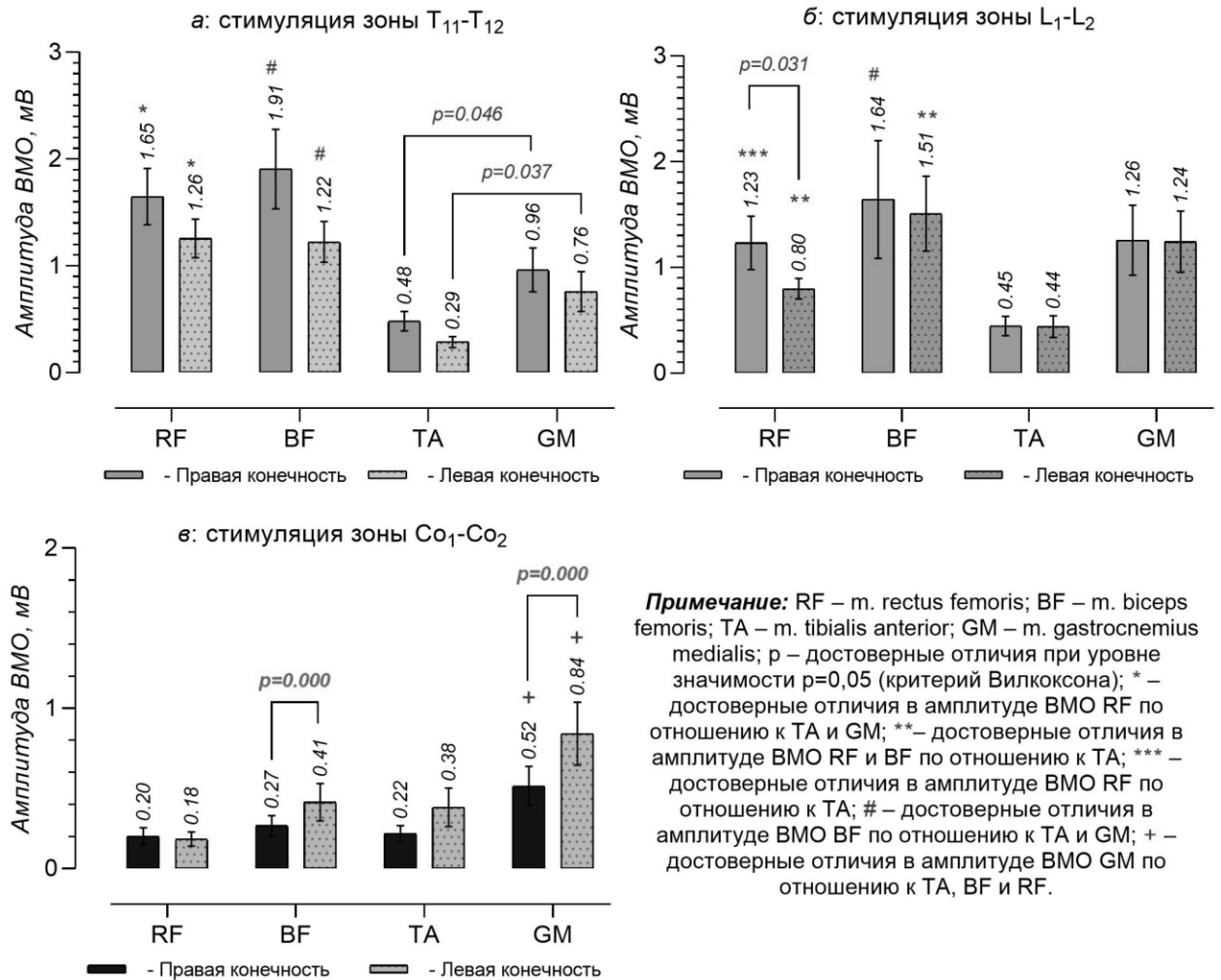
### **ГЛАВА 3. ВЫЗВАННЫЕ МОТОРНЫЕ ОТВЕТЫ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ НИЖНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У СПОРТСМЕНОВ-ЛЕГКОАТЛЕТОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЗОНЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧРЕСКОЖНОЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ НА СПИННОЙ МОЗГ И В ПРОЦЕССЕ РИТМИЧЕСКОЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ КОПЧИКОВОГО СПЛЕТЕНИЯ РАЗНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ**

#### **3.1. Проявления вызванных моторных ответов билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в зависимости от зоны воздействия чрескожной электрической стимуляции на спинной мозг**

В данной серии исследований изучались проявления ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в зависимости от зоны воздействия чрескожной электрической стимуляции на спинной мозг. Такой подход позволяет провести оценку возбудимости спинальных центров мышц бедра и голени билатеральных конечностей при накожной стимуляции разных зон спинного мозга.

*ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов при стимуляции спинного мозга в области грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков.* На рисунке 10 а и в приложении Б представлены средние значения амплитуды ВМО бедра и голени билатеральных конечностей у спортсменов-легкоатлетов при максимальной одиночной силе электрического стимула, наносимого в области грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков, в положении лёжа. Выраженные моторные ответы правой и левой конечностей, вызываемые стимуляцией зоны грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков, характерны для мышц бедра RF (правая:  $p=0,000^*$  и  $p=0,000^*$ ; левая:  $p=0,000^*$  и  $p=0,000^*$ ) и BF (правая:  $p=0,000^\#$  и  $p=0,000^\#$ ; левая:  $p=0,000^\#$  и  $p=0,000^\#$ ) в сравнении с ТА и GM. Достоверно значимых различий в амплитуде ВМО мышц бедра левой и правой конечностей не выявлено ( $p$  от 0,116 до 1,000). Однако, мышечные ответы GM правой и левой конечностей были больше на 0,48 мВ ( $p=0,046$ ) и 0,47 мВ ( $p=0,037$ ) по сравнению с ТА.

ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов при стимуляции спинного мозга в области поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков. На рисунке 10 б и в приложении Б показаны средние значения амплитуды ВМО бедра и голени билатеральных конечностей у спортсменов-легкоатлетов при максимальной одиночной силе электрического стимула, наносимого в области поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков, в положении лёжа.



**Рисунок 10** – Амплитуды ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов при стимуляции разных зон спинного мозга, мВ

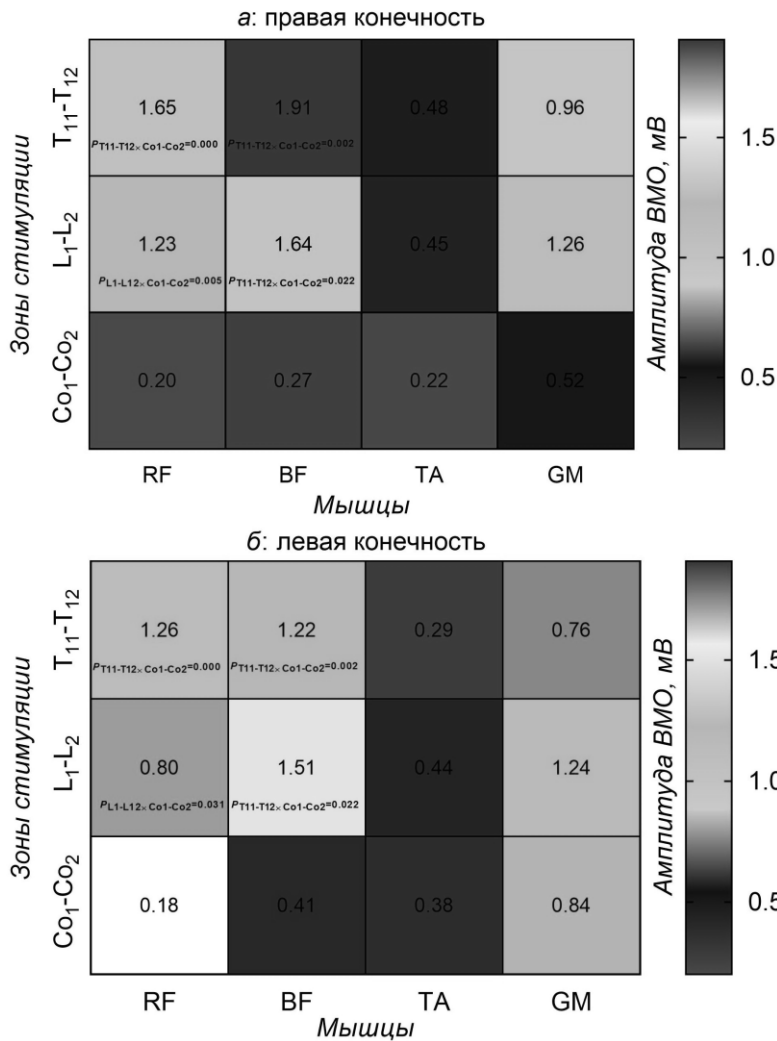
Как видно из рисунка 10 б, мышечные ответы RF правой конечности больше в сравнении с TA ( $p=0,000^{***}$ ), BF правой конечности – по сравнению с TA и GM ( $p=0,019^{\#}$  и  $p=0,000^{\#}$ ), RF и BF левой конечности – в сравнении с TA ( $p=0,000^{**}$ ;  $p=0,012^{**}$ ). Амплитуда ВМО RF правой конечности в сравнении с ответами одноименной мышцы левой конечности

была больше на 0,43 мВ ( $p=0,031$ ). В величинах амплитуд ВМО ВФ, ТА и GM билатеральных конечностей достоверно значимых различий не обнаружено ( $p$  от 0,426 до 0,887).

*ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов при стимуляции зоны копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$ .* На рисунке 10 в и в приложении Б представлены средние значения амплитуды ВМО бедра и голени билатеральных конечностей у спортсменов-легкоатлетов при максимальной одиночной силе электрического стимула, наносимого в области копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$ , в положении лёжа. Однократная стимуляция копчикового сплетения вызывала наибольшие мышечные ответы GM билатеральных конечностей в сравнении с ТА (правая:  $p=0,000^+$ ; левая:  $p=0,002^+$ ), ВФ (правая:  $p=0,000^+$ ; левая:  $p=0,000^+$ ), RF (правая:  $p=0,000^+$ ; левая:  $p=0,000^+$ ). Амплитуды ВМО GM и ВФ левой конечности достоверно значимо преобладали на 0,34 мВ ( $p=0,000$ ) и 0,14 мВ ( $p=0,000$ ) соответственно, над показателями правой конечности. Не выявлено достоверно значимых различий в амплитудах мышечных ответов RF и ТА левой и правой конечностей ( $p=0,781$ ;  $p=0,249$ ).

*Сравнительный анализ ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов при стимуляции разных зон спинного мозга.* На рисунке 11 представлен сравнительный анализ амплитуд ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов при разных зонах стимуляции спинного мозга. Видно, что при стимуляции спинного мозга в области грудных  $T_{11}-T_{12}$  и поясничных  $L_1-L_2$  позвонков абсолютные величины максимальных амплитуд ВМО проксимальных мышц правой и левой конечностей выше, чем при стимуляции зоны копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$ . В данном случае амплитуды мышечных ответов RF и ВФ правой конечности, вызванных стимуляцией зон  $T_{11}-T_{12}$  и  $L_1-L_2$  позвонков, больше на 1,45 мВ ( $P_{T_{11}-T_{12} \times Co_1-Co_2}=0,000$ ) – 1,03 мВ ( $P_{L_1-L_2 \times Co_1-Co_2}=0,005$ ) и 1,64 мВ ( $P_{T_{11}-T_{12} \times Co_1-Co_2}=0,002$ ) – 1,37 мВ ( $P_{L_1-L_2 \times Co_1-Co_2}=0,022$ ), соответственно, левой конечности – на 1,08 мВ ( $P_{T_{11}-T_{12} \times Co_1-Co_2}=0,000$ ) – 0,62 мВ ( $P_{L_1-L_2 \times Co_1-$

$C_{02}=0,031$ ) и 0,81 мВ ( $P_{T_{11}-T_{12} \times C_{01}-C_{02}}=0,002$ ) – 1,10 мВ ( $P_{L_1-L_2 \times C_{01}-C_{02}}=0,022$ ). Можно заметить, что амплитуды ВМО GM билатеральных конечностей при стимуляции зоны  $L_1-L_2$  позвонков была больше в сравнении со стимуляциями зон  $T_{11}-T_{12}$  и  $C_{01}-C_{02}$ , однако, значимых отличий в средних значениях амплитуд мышечных ответов не обнаружено (правая:  $P_{L_1-L_2 \times T_{11}-T_{12}}=1,000$ ;  $P_{L_1-L_2 \times C_{01}-C_{02}}=1,000$ ; левая:  $P_{L_1-L_2 \times T_{11}-T_{12}}=1,000$ ;  $P_{L_1-L_2 \times C_{01}-C_{02}}=1,000$ ).



**Рисунок 11** – Сравнительный анализ амплитуд ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов при стимуляции разных зон спинного мозга, мВ

**Примечание:** RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Краскела-Уоллиса);  $P_{T_{11}-T_{12} \times C_{01}-C_{02}}$  и  $P_{L_1-L_2 \times C_{01}-C_{02}}$  – достоверные различия в амплитудах ВМО при стимуляции зон грудных  $T_{11}-T_{12}$  и поясничных  $L_1-L_2$  позвонков по отношению к стимуляции зоны копчикового сплетения на уровне  $C_{01}-C_{02}$ .

Полученные данные свидетельствуют, что при нанесении однократного максимального стимула в зоне грудных  $T_{11}-T_{12}$  позвонков рефлекторная возбудимость спинальных  $\alpha$ -мотонейронов мышц-антагонистов бедра (RF, BF) билатеральных конечностей выражена больше, чем их антагонистов голени (TA, GM). При стимуляции зоны поясничных  $L_1-L_2$  позвонков возбудимость экстензора бедра (RF) правой конечности выше, чем флексора (TA) голени, рефлекторная активность флексора бедра (BF) правой конечности больше в сравнении с

дистальным мышцами-антагонистами (ТА, GM), а проксимальных мышц-антагонистов (RF, BF) левой конечности превышает по сравнению с флексором голени (ТА). Однократная стимуляция зоны копчикового сплетения на уровне  $S_{01}$ - $S_{02}$ , напротив, вызывает наибольшую рефлекторную активность мотонейронных пулов только в спинальных центрах мышц-экстензоров (GM) голени билатеральных конечностей.

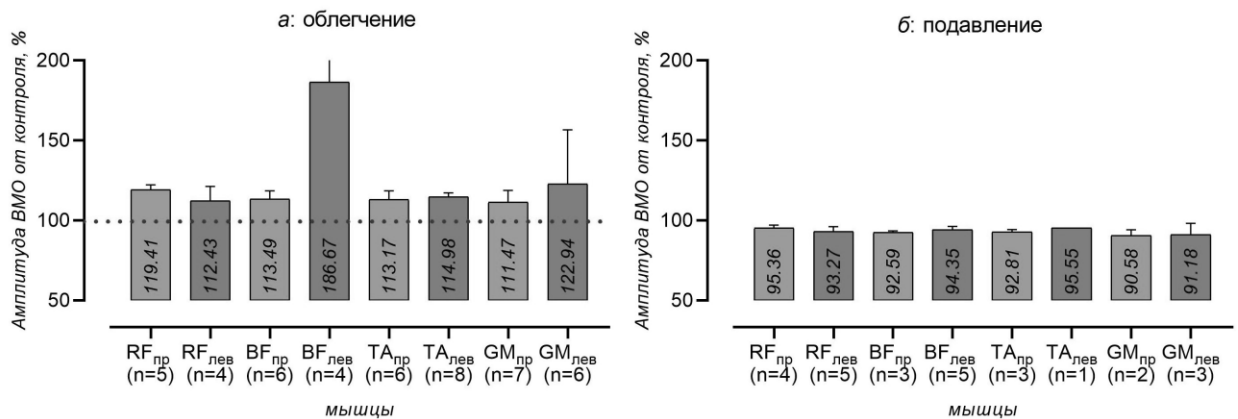
Рефлекторные ответы проксимальных мышц (RF, BF) правой и левой конечностей, вызываемые стимуляцией спинного мозга в зоне грудных  $T_{11}$ - $T_{12}$  позвонков, имеют однонаправленный характер их возбудимости; рефлекторная активность мотонейронов дистальных мышц билатеральных нижних конечностей больше в спинальных центрах экстензоров (GM), чем флексоров (ТА). При стимуляции зоны поясничных  $L_1$ - $L_2$  позвонков рефлекторная возбудимость флексора бедра (BF) правой конечности выше, чем левой конечности, и не различается относительно экстензоров бедра (RF) билатеральных конечностей. Наибольшая рефлекторная возбудимость мотонейронного пула, вызываемая стимуляцией зоны копчикового сплетения на уровне  $S_{01}$ - $S_{02}$ , выражена в спинальных центрах флексора бедра (RF) и экстензора голени (GM) левой конечности по сравнению с центрами симметричных мышц правой конечности.

Абсолютные величины максимальных амплитуд ВМО проксимальных мышц (RF, BF) билатеральных конечностей при стимуляции спинного мозга в зоне грудных  $T_{11}$ - $T_{12}$  и поясничных  $L_1$ - $L_2$  позвонков больше, чем при стимуляции зоны копчикового сплетения  $S_{01}$ - $S_{02}$ .

### **3.2. Характер постактиваационного влияния ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения разной продолжительности воздействия на возбудимость спинальных центров мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов**

*Постактиваационное влияние 10-секундной ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения в области  $S_{01}$ - $S_{02}$  на спинальные центры мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов.* Изменения рефлекторной возбудимости моторных центров билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в ответ на 10-секундную ритмическую

стимуляцию в области копчикового сплетения носили индивидуальный характер: у одних спортсменов-легкоатлетов постактивационное влияние 10-секундной стимуляции проявлялся облегчением амплитуды ВМО бедра и голени билатеральных конечностей, а у других – торможением (Рисунок 12 а, б). Как видно из средних значений амплитуд ВМО билатеральных нижних конечностей спортсменов-легкоатлетов, представленных на рисунках 12 а, б, у большинства спортсменов (от 4 до 8 человек из 9; Рисунок 12 а) амплитуда ВМО бедра и голени повышалась, однако, уменьшение амплитуды ответов зарегистрировано у 1 – 5 человек из 9 (Рисунок 12 б).

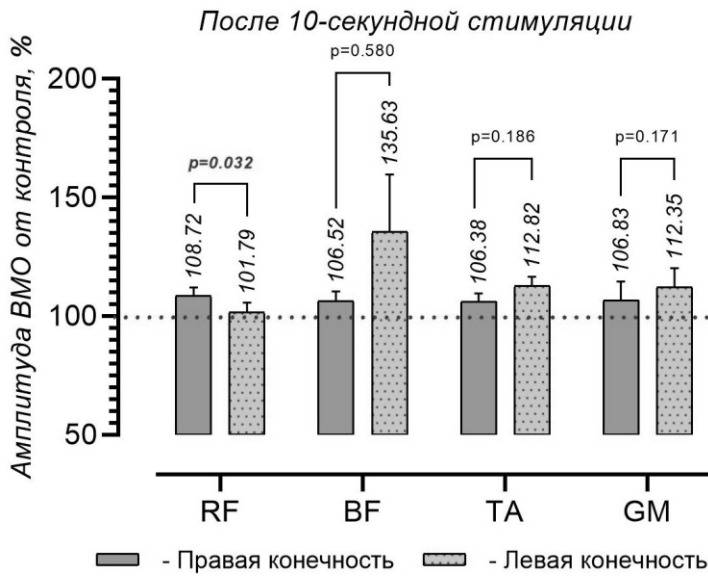


**Рисунок 12** – Встречаемость облегчения и торможения амплитуд ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после прекращения 10-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$ , % (n=9)

**Примечание:** RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; пр – правая; лев – левая; n – количество испытуемых.

Усреднение данных (Рисунок 13, приложение В) показало, что постактивационное влияние 10-секундной ритмической стимуляции копчикового сплетения сопровождался облегчением спинальных двигательных центров билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов. Можно отметить, что облегчение амплитуд ВМО BF, TA, GM левой конечности было больше одноименных мышц правой конечности на 29,11%, 6,44% и 5,52% соответственно, а облегчение RF правой конечности – больше на 6,93% одноименной мышцы левой конечности. При попарном сравнении выявлено только достоверно значимое превалирование облегчения

ВМО правой RF в сравнении с левой одноименной мышцей ( $p=0,032$ ).



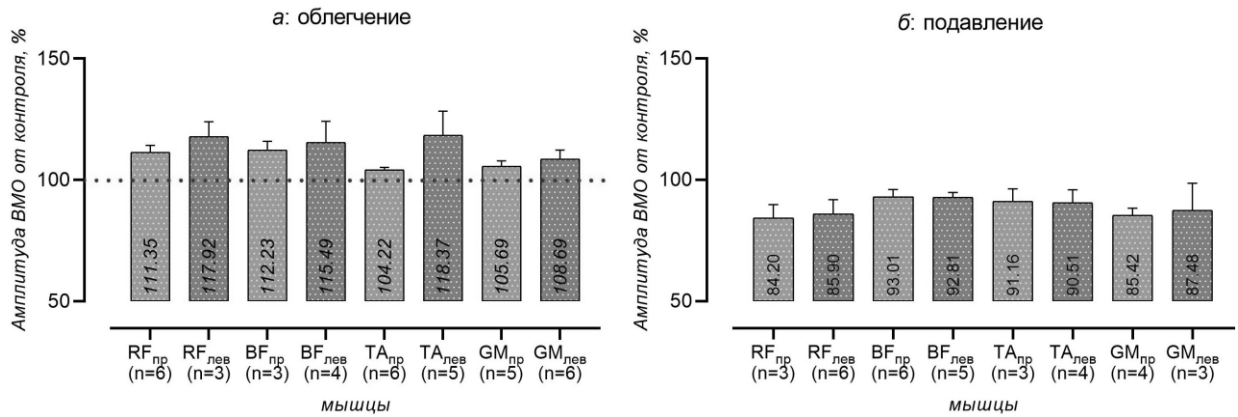
**Рисунок 13** – Средние значения облегчения амплитуд ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после прекращения 10-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$ , % ( $n=9$ )

**Примечание:** RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Вилкоксона).

*Постактивационное влияние 60-секундной ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения в области  $Co_1-Co_2$  на спинальные центры мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов.* В постактивационный период 60-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения у большинства спортсменов-легкоатлетов (от 3 до 8 человек из 9; Рисунок 14 а) регистрировалось повышение амплитуд ВМО бедра и голени, а у остальных (от 3 до 6 человек из 9; Рисунок 14 б) – ее снижение. Усреднённые данные облегчения и торможения амплитуд ВМО бедра и голени билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после прекращения 60-секундной ритмической стимуляции копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$  представлены на рисунке 15.

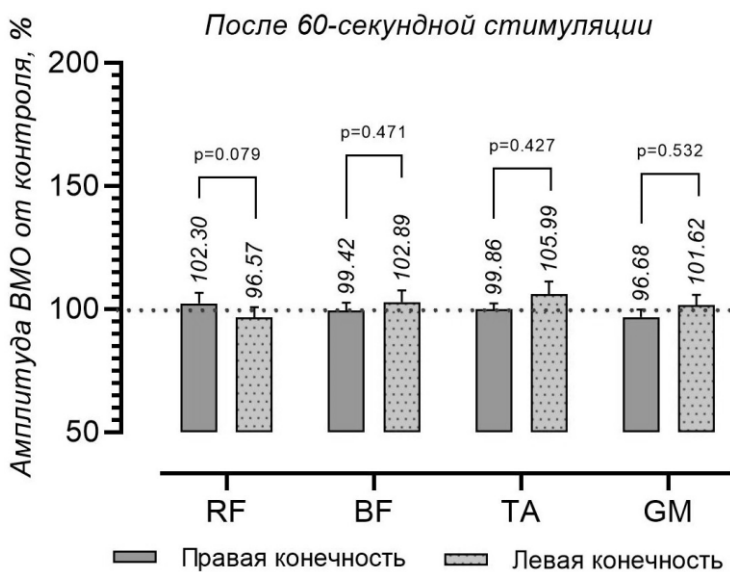
*Сравнительный анализ воздействия 10- и 60-секундной ритмической стимуляции копчикового сплетения на амплитуды ВМО бедра и голени билатеральных конечностей у спортсменов-легкоатлетов.* Представлялось интересным сравнить влияние различной по продолжительности

ритмической стимуляции копчикового сплетения на изменения в возбудимости двигательных центров бедра и голени билатеральных конечностей у спортсменов-легкоатлетов в постактивационный период. С этой целью нами проведён факторный анализ с помощью непараметрического аналога дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса (Таблица 2).



**Рисунок 14** – Встречаемость облегчения и торможения амплитуд ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после прекращения 60-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$ , % (n=9)

**Примечание:** RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; пр – правая; лев – левая; n – количество испытуемых.



**Рисунок 15** – Средние значения облегчения и подавления амплитуд ВМО билатеральных мышц нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после прекращения 60-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения  $Co_1-Co_2$ , % (n=9)

**Примечание:** RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Вилкоксона).

Множественное сравнение постактивационных влияний на амплитуды

ВМО (в %) билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов показало однонаправленные изменения в рефлекторной возбудимости спинальных  $\alpha$ -мотонейронов бедра и голени билатеральных конечностей вне зависимости от продолжительности воздействия ритмической стимуляции в области копчикового сплетения на уровне  $S_1-S_2$  ( $p$  от 0,0985 до 0,6342).

**Таблица 2** – Множественное сравнение постактивационных влияний на амплитуды ВМО (в %) билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после прекращения 10- и 60-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения на уровне  $S_1-S_2$

Фактор (Продолжительность рЭССМ × Продолжительность рЭССМ)	Нижняя конечность	Мышца	Постактивационный эффект на амплитуды ВМО билатеральных мышц нижних конечностей, %
10 секунд×60 секунд	правая	RF	$H(1, n=54)=1,284025; p=0,2572$
10 секунд×60 секунд	левая	RF	$H(1, n=54)=1,131987; p=0,2874$
10 секунд×60 секунд	правая	BF	$H(1, n=54)=1,131987; p=0,2874$
10 секунд×60 секунд	левая	BF	$H(1, n=54)=0,2263461; p=0,6342$
10 секунд×60 секунд	правая	TA	$H(1, n=54)=0,4669660; p=0,4944$
10 секунд×60 секунд	левая	TA	$H(1, n=54)=2,729696; p=0,0985$
10 секунд×60 секунд	правая	GM	$H(1, n=54)=0,6752970; p=0,4112$
10 секунд×60 секунд	левая	GM	$H(1, n=54)=1,404340; p=0,2360$

**Примечание:** RF – m. rectus femoris; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; рЭССМ – ритмическая электрическая стимуляция спинного мозга;  $p$  – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Краскела-Уоллиса).

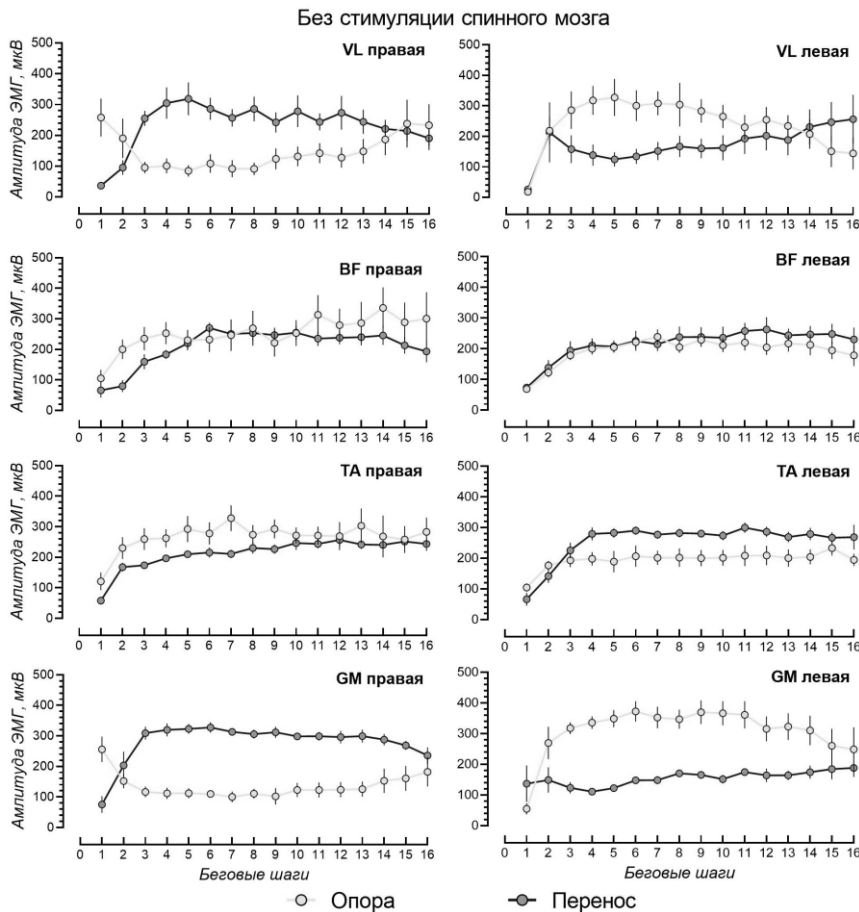
В заключении следует отметить, что 10- и 60-секундная ритмическая электрическая стимуляция копчикового сплетения в области  $S_1-S_2$  у спортсменов-легкоатлетов приводит к разнонаправленным изменениям в возбудимости спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей, вызываемых однократной электрической стимуляцией в области  $T_{11}-T_{12}$  позвонков: у части спортсменов возбудимость повышалась, у части – снижалась. Постактивационное влияние ритмической электрической стимуляции в области копчикового сплетения вне зависимости от продолжительности её воздействия оказывает преимущественно в среднем по группе спортсменов облегчающие влияния на мотонейронные пулы спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей.

## **ГЛАВА 4. ЭЛЕКТРОМИОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ИМПУЛЬСНАЯ АКТИВНОСТЬ ПЕРВИЧНЫХ И ВТОРИЧНЫХ АФФЕРЕНТОВ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ НИЖНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПРИ СКОРОСТНЫХ ЦИКЛИЧЕСКИХ ДВИЖЕНИЯХ В РАЗЛИЧНЫЕ ФАЗЫ БЕГОВОГО ШАГА У СПОРТСМЕНОВ-ЛЕГКОАТЛЕТОВ БЕЗ И В ПРОЦЕССЕ ЧРЕСКОЖНОЙ СТИМУЛЯЦИИ РАЗНЫХ ЗОН СПИННОГО МОЗГА**

В данной части исследования изучались особенности функционального состояния НМА при скоростных шагательных движениях у спортсменов-легкоатлетов без и в процессе стимуляции разных зон спинного мозга по данным анализа ЭМГ-паттернов, коэффициентов реципрокности и синергии, внутри- и межмышечной координации, импульсной активности первичных и вторичных афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага, а также сравнительный анализ электростимуляционных воздействий разных зон спинного мозга на функциональное состояние НМА (по данным электромиографических показателей) и влияние на повышение скоростных способностей (по данным кинематических показателей) у спортсменов-легкоатлетов при скоростных локомоторных движениях.

### **4.1. Электромиографические характеристики и импульсная активность первичных и вторичных афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов без стимуляции спинного мозга**

Для оценки функциональной активности мотонейронных пулов флексоров и экстензоров билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки проведён анализ электромиограмм. На рисунке 16 представлены характерные ЭМГ-профили мышц бедра и голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки без стимуляции спинного мозга.

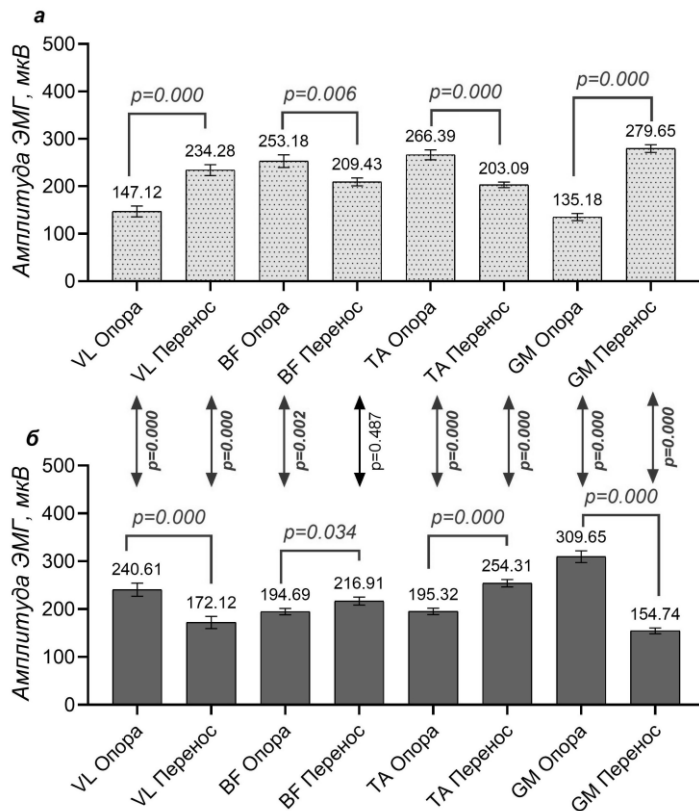


**Рисунок 16** – ЭМГ-профили мышц бедра и голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки без стимуляции спинного мозга, мкВ (n=9).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

На рисунке 17 а, б приведены средние значения амплитуд ЭМГ-активности мышц-антагонистов билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки без стимуляционного воздействия на спинной мозг. Анализ биопотенциалов скелетных мышц правой нижней конечности при проталкивании пассивной ленты тредбана в разные фазы бегового шага показал, что в фазе опоры средняя ЭМГ-активность правого разгибателя коленного сустава VL составляла 147,12 мкВ, что на 37,20% ( $p=0,000$ ) меньше по сравнению с активностью в фазе переноса (234,28 мкВ). Активность сгибателя коленного сустава BF и мышцы-флексора голеностопного сустава TA правой конечности на 20,89% ( $p=0,006$ ) и 31,17% ( $p=0,000$ ) больше в фазе опоры (BF = 253,18 мкВ; TA = 266,39 мкВ), соответственно, чем в фазе переноса (BF = 209,43 мкВ; TA = 203,09 мкВ). Средняя активность экстензора GM в фазе переноса (279,65 мкВ) больше в сравнении с фазой опоры (135,18 мкВ) на

106,87% ( $p=0,000$ ).



**Рисунок 17** – Амплитуда ЭМГ-активности мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки без стимуляции спинного мозга, мкВ ( $n=9$ ).

**Примечание:**  $p$  – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Вилкоксона).

а – правая нижняя конечность; б – левая нижняя конечность; VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Для экстензоров и флексоров мышц левой нижней конечности в разные фазы бегового шага получены иные результаты их функциональной активности их мотонейронных пулов (Рисунок 17б). Зарегистрированная ЭМГ-активность VL в фазе опоры составляла 240,61 мкВ, что на 39,79% ( $p=0,000$ ) больше относительно фазы переноса (172,12 мкВ), а средняя амплитуда BF в фазе опоры, напротив, меньше, чем в фазе переноса на 10,24% ( $p=0,000$ ). В фазу переноса происходит увеличение амплитуды ЭМГ-активности флексора TA (254,31 мкВ) и уменьшение на 23,20% (195,32 мкВ) – в фазу опоры. Напротив, ЭМГ-активность экстензора GM в фазу опоры больше на 100,11% (309,65 мкВ) по сравнению с фазой переноса (154,74 мкВ).

Сравнительный анализ ЭМГ-активности мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы бегового шага, представленный на рисунке 17 а, б показал, что в фазе опоры правой конечности активность VL

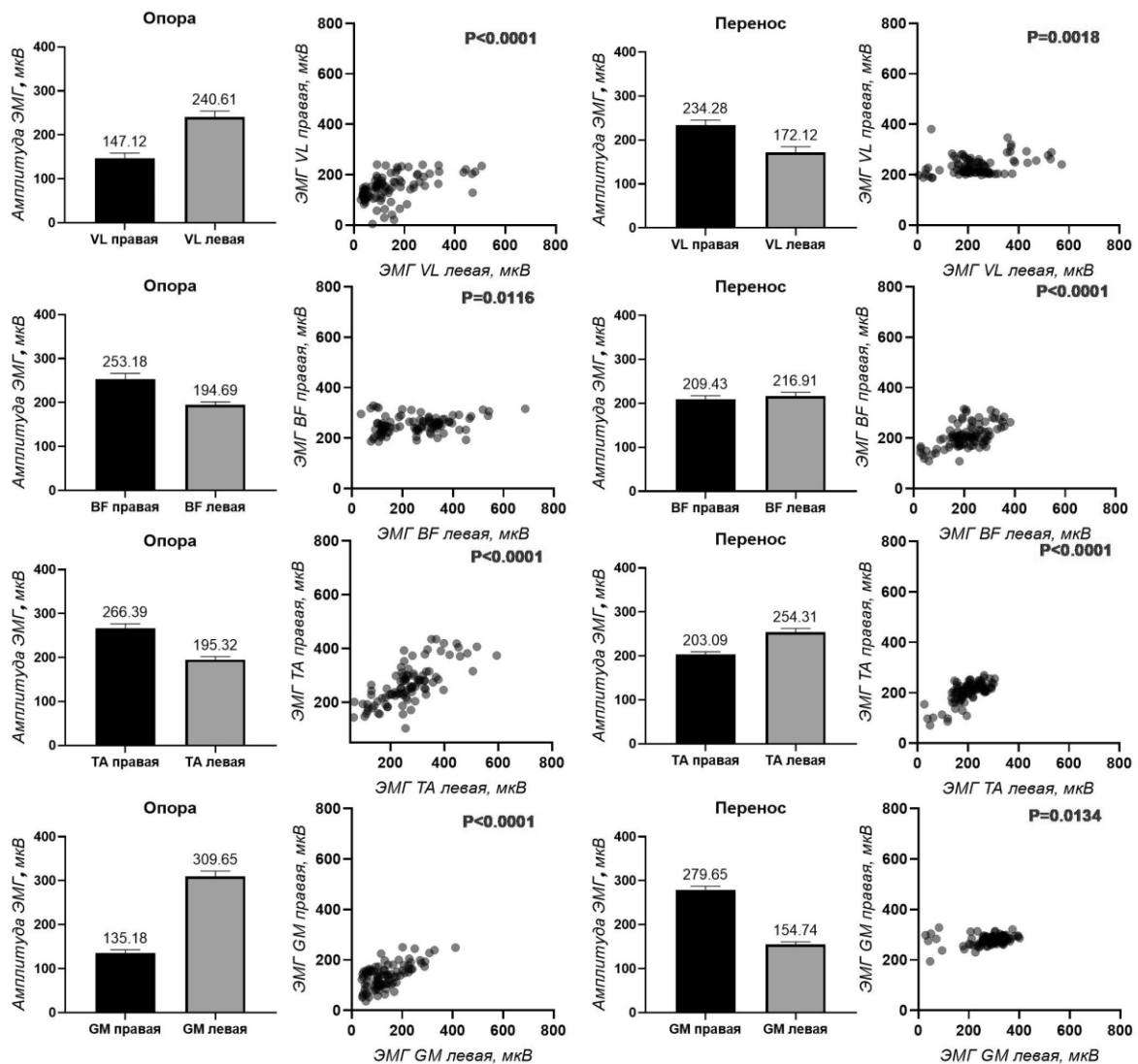
меньше на 98,49 мкВ ( $p=0,000$ ) одноименной мышцы левой конечности, в фазе переноса, наоборот, больше в экстензоре бедра правой конечности на 62,16 мкВ ( $p=0,000$ ) по сравнению с левой конечностью. При опоре правой конечности во время бега превалирует активность BF на 58,49 мкВ ( $p=0,002$ ) относительно левой конечности, а в фазе переноса правой и левой конечностей эти мышцы активны одинаково ( $p=0,487$ ). Активность TA правой конечности больше в фазу опоры на 71,07 мкВ ( $p=0,000$ ) в сравнении с одноименной мышцей левой конечности, а в фазе переноса наблюдается обратное отношение, более активен флексор левой конечности на 51,22 мкВ ( $p=0,000$ ), относительно соответствующей мышцы правой конечности. В опорном периоде активность GM правой конечности ниже на 174,47 мкВ ( $p=0,000$ ) по сравнению с одноименной мышцей левой конечности, а в фазе переноса экстензор голени правой конечности активнее соответствующей мышцы левой конечности на 124,91 мкВ ( $p=0,000$ ).

С помощью регрессионного анализа проводилось сравнение внутримышечной координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки (Рисунок 18), который показал, что внутримышечная координация мышц бедра и голени в фазе опоры характеризуется увеличением амплитуды ЭМГ экстензорных мышц левой конечности (VL, GM) и флексорных мышц правой конечности (BF, TA). В фазе опоры электромиографическая активность VL левой конечности преобладала на 38,86% ( $p<0,0001$ ) над правой конечностью, GM левой конечности – на 56,34% ( $p<0,0001$ ), BF и TA правой конечности – на 30,04% ( $p=0,0116$ ) и 36,39% ( $p<0,0001$ ) соответственно, в сравнении с одноименными мышцами левой конечности.

В отличие от фазы опоры в фазе переноса внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей проявлялась противоположно (Рисунок 18), а именно, повышением функциональной активности экстензорных мышц бедра и

голени (VL, GM) правой конечности и флексорных мышц (BF, TA) левой конечности. Так, ЭМГ-активность VL правой конечности выше на 36,11% ( $p=0,0018$ ) относительно левой конечности, GM правой конечности – на 80,72% ( $p=0,0134$ ) по сравнению с левой конечностью; активность BF и TA левой конечности больше в сравнении с аналогичными мышцами правой конечности на 3,45% ( $p<0,0001$ ) и 20,14% ( $p<0,0001$ ) соответственно.

*Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей без стимуляции спинного мозга*

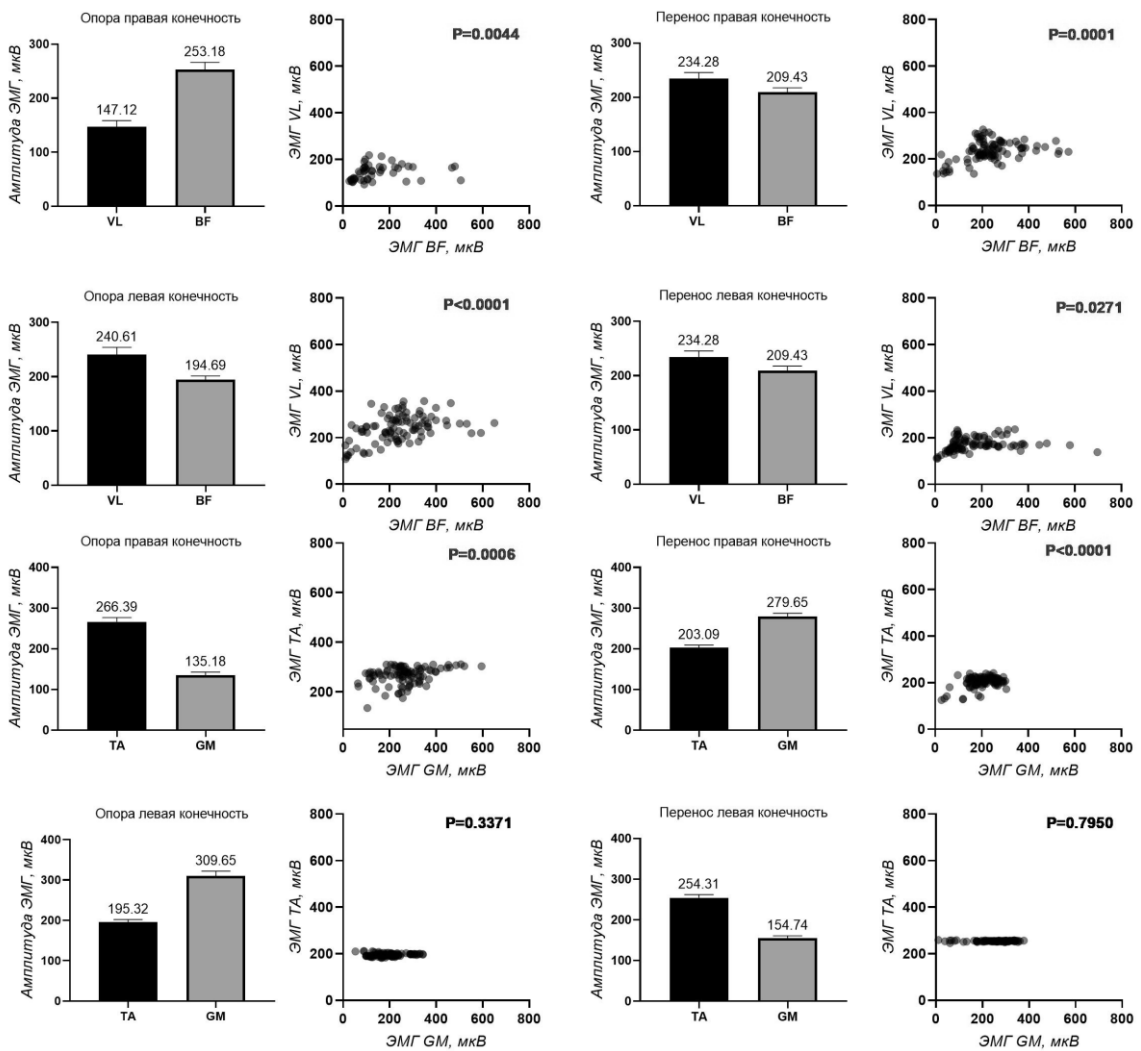


**Рисунок 18** – Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки без стимуляции спинного мозга, мкВ ( $n=9$ ).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Регрессионный анализ ЭМГ-активности флексоров и экстензоров билатеральных конечностей при беге с проталкиванием пассивной беговой дорожки без стимуляции спинного мозга выявил, что беговой шаг в фазах опоры и переноса имеет характерные межмышечные координации (Рисунок 19), сопровождающиеся в фазе опоры правой конечности повышением амплитуды ЭМГ BF на 106,06 мкВ (41,89%;  $p=0,0044$ ) относительно VL, а в фазе переноса правой конечности, наоборот, амплитуда электрической активности VL больше на 24,85 мкВ (11,87%;  $p=0,0001$ ) в сравнении с BF.

*Межмышечная координация флексоров и экстензоров билатеральных конечностей без стимуляции спинного мозга*



**Рисунок 19** – Межмышечная координация флексоров и экстензоров билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки без стимуляции спинного мозга, мкВ ( $n=9$ ).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

При опоре на левую конечность и ее переносе ЭМГ-активность VL выше, чем BF на 45,92 мкВ (23,59%;  $p < 0,0001$ ) и 24,85 мкВ (16,16%;  $p = 0,0271$ ) соответственно. В опорной фазе на правую конечность электромиографическая активность TA больше на 131,21 мкВ (97,06%;  $p = 0,0006$ ) относительно GM, а при её переносе, наоборот, меньше на 76,56 мкВ (27,38%;  $p < 0,0001$ ) в сравнении с GM. Как видно из данных рисунка 19, регрессионный анализ не выявил достоверных зависимостей в ЭМГ-активности антагонистов TA и GM левой конечности как в опорной фазе ( $p = 0,3371$ ), так и фазе переноса ( $p = 0,7950$ ), однако амплитуда ЭМГ GM при опоре левой конечности была больше, чем TA, а при ее переносе, наоборот, активность была выражена больше в TA, чем в GM.

Оценка выраженности реципрокных координационных отношений гомонимных мышц-антагонистов бедра (VL×BF) выявила повышение их реципрокности в фазе опоры правой и переноса левой конечностей во время выполнения бегового шага (Таблица 3). В фазе опоры выраженность реципрокности проксимальных мышц бедра (VL×BF) правой конечности больше ( $p = 0,000$ ), чем в фазе переноса. Реципрокность проксимальных мышц бедра левой конечности выраженнее в фазу переноса конечности ( $p = 0,000$ ). Для дистальных мышц голени правой конечности характерна наибольшая реципрокность в фазу переноса ( $p = 0,000$ ), а для левой конечности – в фазу опоры бегового шага ( $p = 0,000$ ; Таблица 3).

Оценка выраженности синергетических координационных отношений гетеронимных мышц-агонистов бедра и голени выявила снижение коэффициента синергии гетеронимных мышц-флексоров бедра и голени (BF×TA) в фазе опоры правой ( $p = 0,041$ ) и переноса левой конечностей ( $p = 0,000$ ; Таблица 3), что указывает на выраженную синергию между данными мышцами в рассматриваемые фазы бегового шага. Для билатеральных мышц-экстензоров бедра и голени (VL×GM) характерна стабильная синергия независимо от фазы бегового шага ( $p = 0,866$ ;  $p = 0,878$ ; Таблица 3).

**Таблица 3** – Выраженность реципрокных координационных отношений гомонимных мышц-антагонистов и синергетических координационных отношений гетеронимных мышц-агонистов в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки без стимуляции спинного мозга, усл. ед., М [Min-Max].

Показатель	Фаза		Р-значение
	Опора	Перенос	
Гомонимные мышцы-антагонисты			
КР VL пр×BF пр	<b>0,69 [0,19; 4,82]</b>	1,22 [0,13; 6,10]	<b>0,000</b>
КР VL лев×BF лев	1,24 [0,09; 3,45]	<b>0,83 [0,14; 5,81]</b>	<b>0,000</b>
КР ТА пр×GM пр	2,86 [0,25; 12,81]	<b>0,81 [0,26; 3,05]</b>	<b>0,000</b>
КР ТА лев×GM лев	<b>0,85 [0,24; 5,04]</b>	1,89 [0,14; 6,80]	<b>0,000</b>
Гетеронимные мышцы-агонисты			
КС VL пр×GM пр	0,73 [0,31; 0,99]	0,74 [0,11; 0,97]	0,866
КС VL лев×GM лев	0,66 [0,21; 0,99]	0,65 [0,06; 0,98]	0,878
КС BF пр×ТА пр	<b>0,60 [0,14; 0,99]</b>	0,73 [0,15; 0,99]	<b>0,000</b>
КС BF лев×ТА лев	0,77 [0,32; 0,99]	<b>0,71 [0,23; 0,99]</b>	<b>0,041</b>

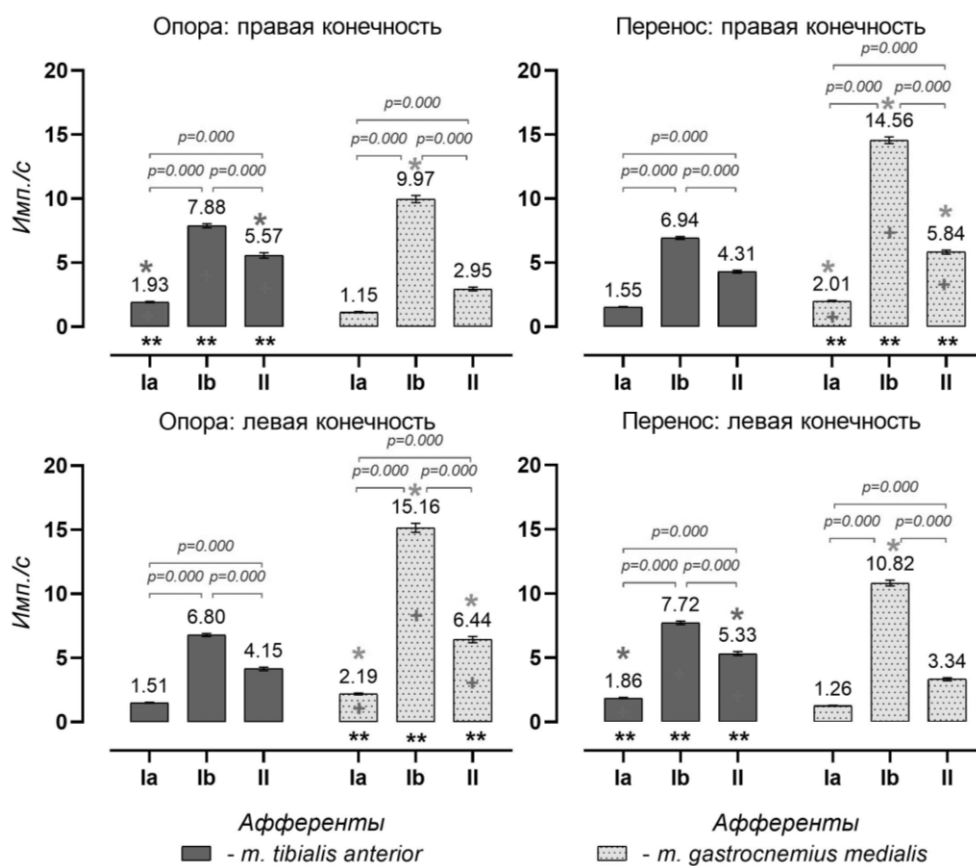
**Примечание:** КР – коэффициент реципрокности; КС – коэффициент синергии; VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; ТА – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; р – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Вилкоксона).

Для характеристики афферентного обеспечения скоростных локомоторных движений у спортсменов нами была рассчитана импульсная активность первичных и вторичных афферентов мышц-антагонистов голени с помощью математической модели, основанной на прогнозировании срабатывания мышечных веретён (Д.А. Гладченко и др., 2024). Как видно из приведённых данных на рисунке 20, что при скоростном движении по пассивной беговой дорожке внутримышечная афферентация мышц-антагонистов голени, вне зависимости от фазы бегового шага, характеризуется сильной импульсной активностью афферентов Ib экстензоров и флексоров голени, умеренной – афферентов II и слабой – Ia афферентов. Следует обратить внимание, что в фазах переноса правой конечности и опоры левой конечности активность афферентов Ib разгибателя стопы GM выражена больше, чем в фазах переноса левой конечности и опоры правой конечности. Однако в разные фазы бегового шага отмечаются изменения в межмышечной афферентации мышц-антагонистов голени, характеризующиеся в фазе опоры правой конечности повышением

импульсной активности афферентных волокон Ia и II ТА на 0,78 имп/с ( $p=0,000^*$ ) и 2,62 имп/с ( $p=0,000^*$ ) соответственно относительно GM, но все же более выраженной активностью Ib афферентов GM, проявляющейся увеличением на 2,09 имп/с ( $p=0,000^*$ ) по сравнению с активностью аналогичных афферентов ТА. В фазе переноса правой конечности активность первичных (Ia и Ib) и вторичных афферентов GM, в сравнении с афферентами ТА, больше на 0,46 имп/с ( $p=0,000^*$ ), 7,62 имп/с ( $p=0,000^*$ ) и 1,53 имп/с ( $p=0,000^*$ ) соответственно. Импульсная активность афферентов Ia, Ib и II афферентов GM в фазе опоры левой конечности проявлялась аналогичным образом, то есть как и при переносе правой конечности: их активность была больше на 0,68 имп/с ( $p=0,000^*$ ), 8,36 имп/с ( $p=0,000^*$ ) и 2,29 имп/с ( $p=0,000^*$ ) соответственно, относительно афферентов ТА. При переносе левой конечности импульсная активность афферентов Ia и II ТА проявлялась таким же образом, как и при опоре правой конечности: их активность была выше на 0,60 имп/с ( $p=0,000^*$ ) и 1,99 имп/с ( $p=0,000^*$ ) соответственно по сравнению с афферентами GM, но у афферентов группы Ib GM активность была больше, чем у сенсорных волокон Ib ТА, на 3,10 имп/с ( $p=0,000^*$ ).

Сравнительный анализ афферентной активности в разные фазы бегового шага, представленный на рисунке 20, выявил, что в фазе опоры правой конечности во время бега наиболее выражена активность Ia, Ib, II ТА ( $p=0,000^+$ ), а в фазе переноса – активность аналогичных афферентов GM ( $p=0,000^+$ ). В фазе опоры левой конечности, наоборот, наиболее выражена активность Ia, Ib, II GM ( $p=0,000^+$ ), а при переносе левой конечности – активность соответствующих афферентов от ТА ( $p=0,000^+$ ). Эти данные указывают также о перекрёстных взаимодействиях 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 ТА больше на 0,42, 1,08, 1,42 имп/с ( $p=0,000^{**}$ ; рисунок 20) соответственно, относительно афферентов ТА

левой конечности, а Ia, Ib, II афферентов GM левой конечности больше на 1,04, 5,19, 3,49 имп/с ( $p=0,000^{**}$ ) в сравнении афферентами правой конечности. В фазу переноса левой конечностей импульсная активность Ia, Ib, II афферентов ГА выше на 0,31, 0,78, 1,02 имп/с ( $p=0,000^{**}$ ) по сравнению с активностью афферентов ГА правой конечности, а Ia, Ib, II афферентов GM правой конечности, относительно больше активности афферентов левой конечности, на 0,75, 3,74, 2,50 имп/с ( $p=0,000^{**}$ ).



**Рисунок 20** – 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 без стимуляции спинного мозга, имп./с ( $n=9$ ).

**Примечание:**  $p$  – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Ньюмана-Кеулса);  $p=0,000$  – 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 перекрёстных эффектах афферентной активности гомологичных мышц билатеральных конечностей; + – достоверные отличия в импульсной активности афферентов мышц-антагонистов между фазами опоры и переноса; активность афферентов Ia и II представлена на графиках в имп./с $\times 10^3$ , афферентов Ib – имп./с $\times 10^4$ .

Подводя итоги изучения электромиографических параметров скоростного локомоторного движения у спортсменов-легкоатлетов во время проталкивания пассивной беговой дорожки в фазах опоры и переноса билатеральных конечностей без стимуляции спинного мозга, выделим следующие его функциональные характеристики:

1. Скоростной беговой шаг в фазу опоры характеризуется повышением функциональной активности мотонейронных пулов экстензоров (VL, GM) левой конечности и флексоров (BF, TA) правой конечности, но уменьшением активности флексоров (BF, TA) левой конечности и экстензоров (VL, GM) правой конечности. В фазу переноса бегового шага паттерн функциональной активности больше в экстензорах (VL, GM) правой конечности и флексоре (TA) левой конечности, и наоборот, меньше в экстензорах (VL, GM) левой конечности и флексоре (TA) правой конечности, при этом флексо́ры бедра (BF) правой и левой конечностей активны одновременно.

2. Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей при скоростном беговом шаге выражается в фазе опоры бегового шага увеличением активности экстензорных мышц бедра и голени левой конечности (VL, GM) и их флексорных мышц правой конечности (BF, TA), а в фазе переноса – наоборот, повышением активности экстензорных мышц бедра и голени правой конечности (VL, GM) и их флексорных мышц левой конечности (BF, TA).

3. Межмышечная координация флексоров и экстензоров билатеральных конечностей при скоростном беговом шаге характеризуется в фазе опоры повышением активности флексоров бедра (BF) и голени (TA) правой конечности, экстензора бедра (VL) левой конечности, а в фазе переноса, наоборот, экстензоров бедра (VL) и голени (GM) правой конечности, экстензора бедра (VL) левой конечности.

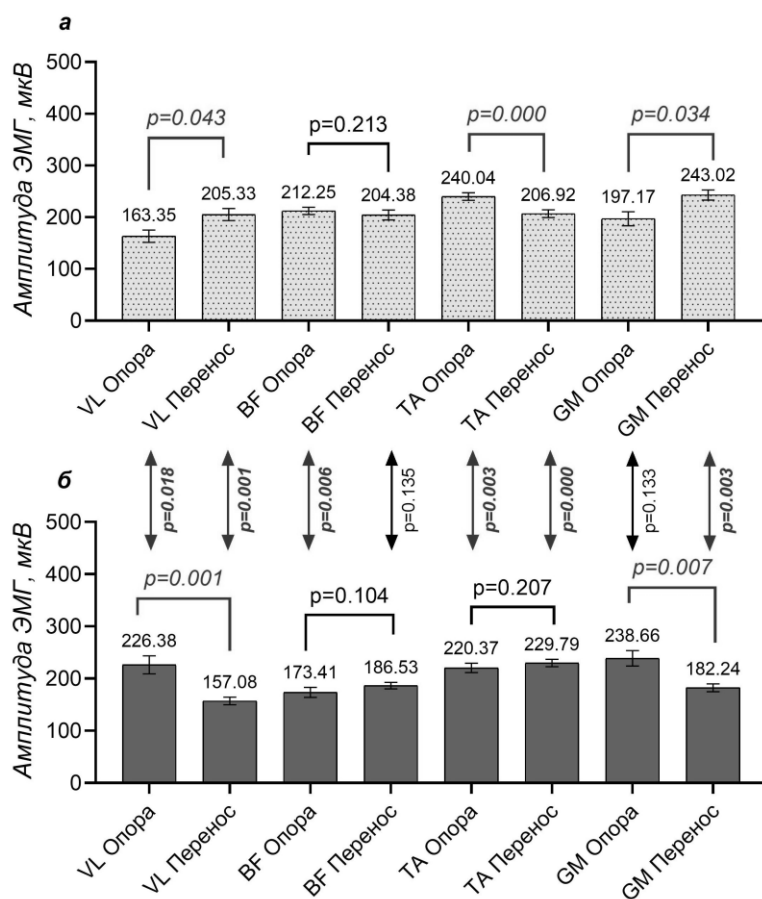
4. При скоростном беге реципрокность гомонимных мышц-антагонистов бедра (VL×BF) выражена больше в фазу опоры правой и переноса левой конечностей, гомонимных мышц-антагонистов голени (TA×GM) – в фазу переноса правой конечности и опорный период левой конечности. В беговом шаге синергия гетеронимных мышц-агонистов бедра и голени (BF×TA) выражена больше в фазу опоры правой и переноса левой конечностей, а гетеронимных мышц-экстензоров бедра и голени (VL×GM) – стабильна независимо от фазы бегового шага.

5. Скоростному локомоторному движению свойственна

внутримышечная афферентация мышц-антагонистов голени, характеризующаяся сильной импульсной активностью афферентов Ib экстензоров и флексоров голени, умеренной – афферентов II и слабой – Ia афферентов, и межмышечная афферентация мышц-антагонистов голени, которой присуща разнонаправленная импульсная активность первичных и вторичных волокон в обеспечении скоростного бегового движения. Перекрёстный афферентный контроль гомологичных мышц при скоростном локомоторном движении зависит от фазы бегового шага, сопровождающийся выраженной активностью афферентов Ia, Ib, II правого сгибателя стопы (TA) в фазу опоры и правого разгибателя стопы (GM) в фазу переноса, чем у гомологичных мышц левой конечности в те же фазы движения. В опорной фазе левой конечности, напротив, наиболее выражена активность афферентов Ia, Ib, II разгибателя стопы (GM), а при ее переносе – активность аналогичных афферентов от сгибателя стопы (TA).

#### **4.2. Особенности электромиографических характеристик и импульсной активности афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов в процессе мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага**

МССМ в зоне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса правой конечности повышала ЭМГ-активность экстензоров VL и GM на 20,45% (p=0,043) и 18,87% (p=0,034; Рисунок 21 а), а в фазе опоры правой конечности при стимуляции зоны поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков – флексора TA на 16,01% (p=0,000). В фазе опоры левой конечности, по сравнению с фазой переноса, отмечалось повышение функциональной активности экстензорных моторных пулов VL и GM на 44,12% (p=0,001) и 30,96% (p=0,007) соответственно (Рисунок 21 б). Следует отметить, что во время МССМ на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу переноса левой конечности амплитуда ЭМГ флексоров BF и TA повышалась на 7,03% (p=0,104) и 4,10% (p=0,207) соответственно, в сравнении с фазой опоры, но не имела достоверных различий.



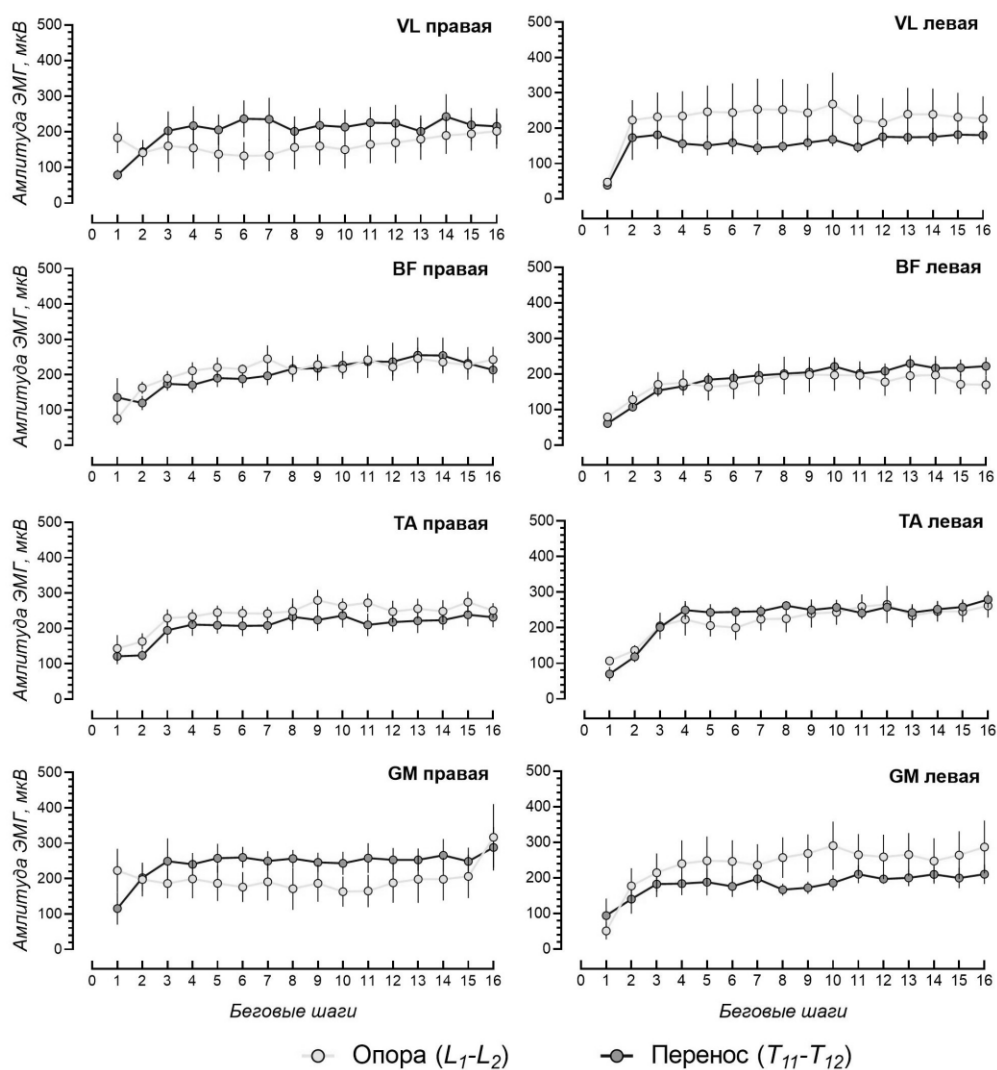
**Рисунок 21** – Изменение амплитуды ЭМГ-активности мышц билатеральных нижних конечностей во время проталкивания пассивной беговой дорожки на фоне МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага, мкВ (n=9).

**Примечание:** p – достоверные отличия при уровне значимости p=0,05 (критерий Вилкоксона). а – правая нижняя конечность; б – левая нижняя конечность; VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Сравнительный анализ ЭМГ-активности мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы бегового шага в сочетании с МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры, представленный на рисунке 21 а, б показал, что данный вид стимуляции повышает в фазу опоры активность VL левой конечности на 63,03 мкВ (p=0,018) относительно одноименной мышцы правой конечности, в фазе переноса, наоборот способствует увеличению активности экстензора бедра правой конечности на 48,25 мкВ (p=0,001) по сравнению с левой конечностью. При опоре правой конечности во время мультисегментарной стимуляции преобладает активность BF на 38,84 мкВ (p=0,006) относительно левой конечности, а в фазе переноса правой и левой конечностей эти мышцы активны одинаково (p=0,135). Сочетание стимуляции спинного мозга в фазу опоры бегового шага увеличивает активность TA правой конечности на 19,67 мкВ (p=0,003) по сравнению с

левой конечностью, а в фазе переноса наблюдается обратное отношение, более активен флексор левой конечности – на 22,87 мкВ ( $p=0,000$ ) – относительно аналогичной мышцы правой конечности. В опорном периоде бегового движения при МССМ активность GM правой и левой конечностей была одинаковой ( $p=0,133$ ), а в фазе переноса экстензор голени правой конечности был активнее в сравнении с левой конечностью на 60,78 мкВ ( $p=0,003$ ).

Мультисегментарная стимуляция спинного мозга в различные фазы движения  
( $T_{11}$ - $T_{12}$ -фаза переноса +  $L_1$ - $L_2$ -фаза опоры)



**Рисунок 22** – ЭМГ-профили мышц бедра и голени билатеральных конечностей во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ на уровне грудных  $T_{11}$ - $T_{12}$  позвонков в фазу переноса и поясничных  $L_1$ - $L_2$  позвонков в фазу опоры бегового шага, мкВ ( $n=9$ ).

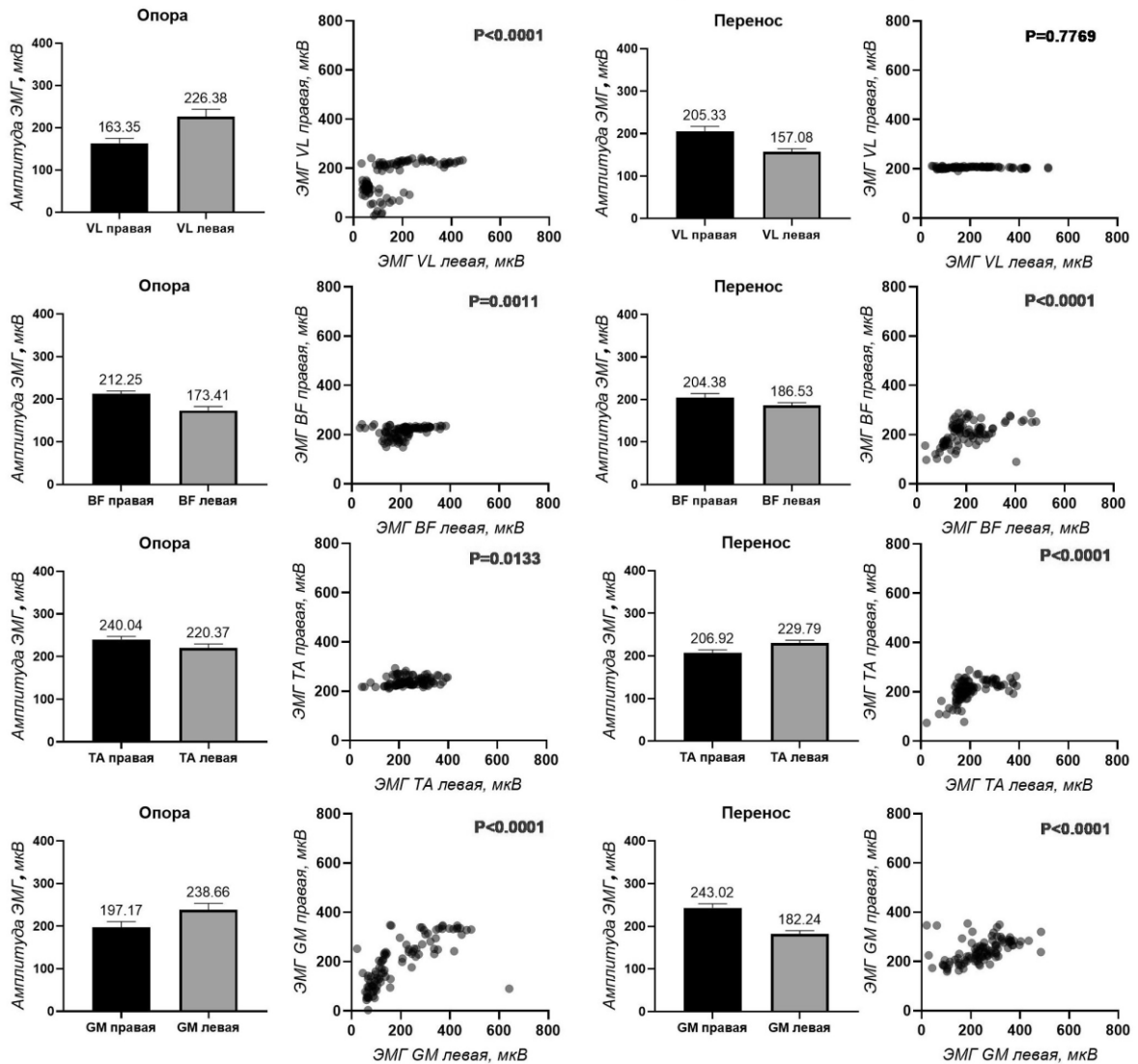
**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

На рисунке 22 показан электромиографический профиль мышц билатеральных нижних конечностей во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага.

По представленным данным регрессионного анализа на рисунке 23 видно, что МССМ на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага повышала внутримышечную координацию, сопровождающуюся увеличением ЭМГ-активности флексорных мышц правой конечности (BF, TA) и экстензорных мышц левой конечности (VL, GM). В фазе опоры левой конечности амплитуда ЭМГ VL была больше на 27,84% ( $p < 0,0001$ ) в сравнении с правой конечностью, GM – на 17,38% ( $p < 0,0001$ ), BF правой конечности – на 22,40% ( $p = 0,0011$ ) и TA – на 8,93% ( $p < 0,0133$ ) в сравнении с одноименными мышцами левой конечности. Аналогичные паттерны внутримышечной координации наблюдались в беговом шаге без электрического воздействия на спинной мозг (см. рисунок 19).

Однако внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц нижних конечностей в фазе переноса бегового шага, в отличие от экспериментальных условий без стимуляции спинного мозга, сопровождалась иными эффектами, вызываемыми МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков. В фазе переноса внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных нижних конечностей проявлялась повышением функциональной активности флексора BF и экстензора GM правой конечности, а также флексора TA левой конечности. Так, ЭМГ-активность флексора BF правой конечности была больше на 9,57% ( $p < 0,0001$ ), экстензора GM этой же конечности – на 33,35% ( $p < 0,0001$ ) и флексора TA левой конечности – на 9,95% ( $p < 0,0001$ ). Регрессионный анализ не выявил достоверных зависимостей внутримышечной координации в фазу переноса экстензоров VL правой и левой конечностей ( $p = 0,7769$ ; Рисунок 23).

*Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей при мультисегментарной стимуляции спинного мозга в различные фазы движения (T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>-фаза переноса + L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-фаза опоры)*

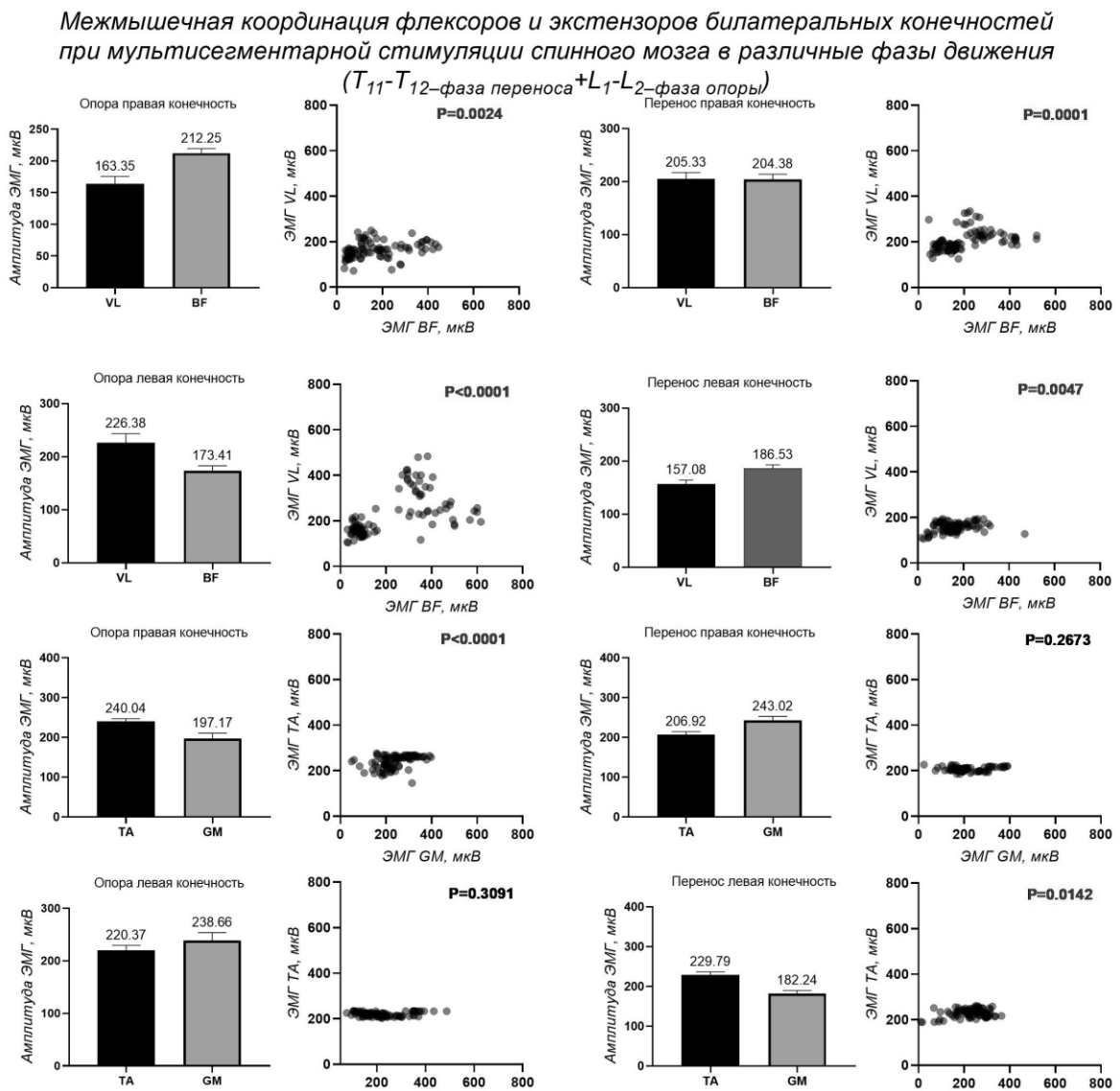


**Рисунок 23** – Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных нижних конечностей при МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага, мкВ (n=9).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Электрическая стимуляция, наносимая на уровне нижнегрудных и верхнепоясничных отделов позвоночника в различные фазы бегового шага, повышала межмышечную координацию флексоров и экстензоров билатеральных конечностей (Рисунок 24). Это выразалось в том, что в фазу опоры бегового шага при стимуляции зоны L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> спинного мозга выявлено увеличение амплитуды электрической активности флексора бедра BF правой

конечности на 48,90 мкВ (23,04%;  $p=0,0024$ ) относительно флексора VL. В фазе переноса бедра правой конечности во время стимуляции зоны T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>, отмечались противоположные изменения в межмышечной координации: амплитуда ЭМГ VL правой конечности была больше на 0,95 мкВ (0,46%;  $p=0,0001$ ) по сравнению с BF. Во время опоры на левую конечность и её переносе активность экстензора бедра VL была больше, чем BF на 52,97 мкВ (30,55%;  $p<0,0001$ ) и 29,45 мкВ (15,79%;  $p=0,0047$ ), соответственно.



**Рисунок 24** – Межмышечная координация флексоров и экстензоров билатеральных конечностей во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага, мкВ (n=9).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

В опорной фазе правой конечности электромиографическая активность флексора голени ТА была выше на 42,87 мкВ (21,74%;  $p < 0,0001$ ) относительно экстензора GM, а при ее переносе, наоборот, наблюдалась меньшая активность ТА – на 36,10 мкВ (14,85%;  $p = 0,2673$ ) в сравнении с GM, но достоверно значимых различий не обнаружено. Аналогично правой конечности, не выявлено достоверно значимого повышения амплитуды ЭМГ GM при опоре на левую конечность, но в фазе ее переноса отмечалось достоверное увеличение активности ТА на 47,55 мкВ (26,09%;  $p = 0,0142$ ; Рисунок 24) в сравнении с GM.

Стимуляция спинного мозга на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага увеличивает реципрокность мышц-антагонистов бедра (VL×BF) правой конечности по сравнению со стимуляцией зоны грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса ( $p = 0,002$ ; Таблица 4).

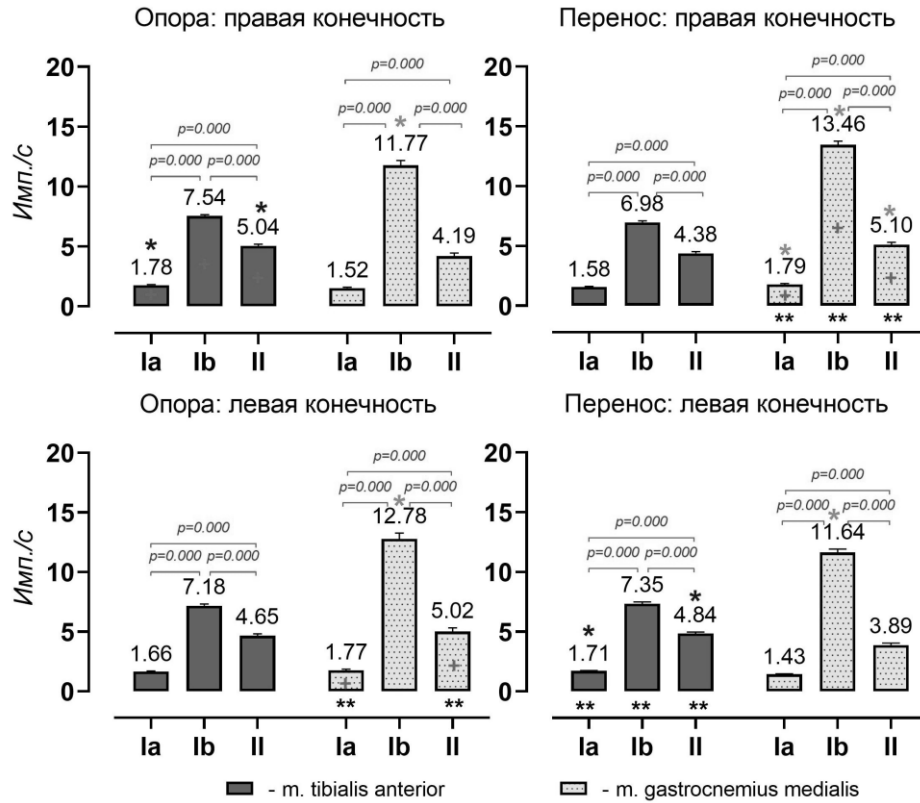
**Таблица 4** – Выраженность реципрокных координационных отношений гомонимных мышц-антагонистов и синергетических координационных отношений гетеронимных мышц-агонистов в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага, усл. ед., М [Min-Max].

Показатель	Фаза		Р-значение
	Опора (стимуляция L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> )	Перенос (стимуляция T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> )	
Гомонимные мышцы-антагонисты			
КР VL пр×BF пр	<b>0,85 [0,18; 5,83]</b>	1,10 [0,11; 5,34]	<b>0,002</b>
КР VL лев×BF лев	1,31 [0,28; 5,44]	<b>0,91 [0,29; 4,75]</b>	<b>0,000</b>
КР ТА пр×GM пр	2,03 [0,24; 7,20]	<b>1,13 [0,23; 5,07]</b>	<b>0,000</b>
КР ТА лев×GM лев	2,52 [0,28; 14,05]	1,52 [0,24; 4,73]	0,362
Гетеронимные мышцы-агонисты			
КС VL пр×GM пр	0,72 [0,10; 0,99]	0,73 [0,15; 0,98]	0,527
КС VL лев×GM лев	0,64 [0,28; 0,99]	0,69 [0,17; 0,99]	0,100
КС BF пр×ТА пр	0,71 [0,22; 0,99]	0,67 [0,28; 0,99]	0,166
КС BF лев×ТА лев	0,67 [0,22; 0,99]	0,72 [0,23; 0,99]	0,254

**Примечание:** КР – коэффициент реципрокности; КС – коэффициент синергии; VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; ТА – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости  $p = 0,05$  (критерий Вилкоксона).

При МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса выраженность реципрокных отношений мышц бедра левой конечности (p=0,000) и голени правой конечности (p=0,000) больше, чем в фазу опоры. Реципрокность гомонимных мышц голени левой конечности в фазы опоры и переноса бегового шага одинаковая (p=0,362). При МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага выявлены идентичные синергетические координационные отношения гетеронимных мышц-агонистов бедра и голени билатеральных конечностей (p от 0,100 до 0,527; Таблица 4).

Во время МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры скоростного бегового шага внутримышечному афферентному обеспечению мышц-антагонистов голени характерна сильная импульсная активность афферентов Ib мышц-антагонистов голени, умеренная активность – афферентов II и слабая – Ia афферентов (Рисунок 25). Стоит заметить, что отличия при данной стимуляции в разные фазы движения проявлялись различной выраженностью межмышечной афферентации мышц-антагонистов голени. Так, при стимуляции спинного мозга на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазе опоры бегового шага активность афферентов Ia и II ТА правой конечности была выше на 0,26 имп/с (p=0,005\*) и 0,85 имп/с (p=0,005\*) соответственно относительно GM, но активность Ib афферентов GM отличалась большей выраженностью по сравнению с активностью аналогичных афферентов ТА на 4,23 имп/с (p=0,000\*). Во время стимуляции спинного мозга на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса правой конечности импульсная активность первичных (Ia и Ib) и вторичных афферентов GM, в сравнении с афферентами ТА, был больше соответственно на 0,21 имп/с (p=0,003\*), 6,48 имп/с (p=0,000\*) и 0,72 имп/с (p=0,003\*). Активность афферентов Ia и II GM в фазе опоры левой конечности не отличалась от активности аналогичных афферентов ТА (p=0,293), а по афферентам Ib указанных мышц достоверно значимая разница составила 5,60 имп/с (p=0,000\*).



**Рисунок 25** – Изменение импульсной активности афферентов Ia, Ib и II групп мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага, имп./с (n=9).

**Примечание:** p – достоверные отличия при уровне значимости p=0,05 (критерий Ньюмана-Кеулса); p=0,000 – 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 перекрёстных эффектах афферентной активности гомологичных мышц билатеральных конечностей; + – достоверные отличия в импульсной активности афферентов мышц-антагонистов между фазами опоры и переноса; активность афферентов Ia и II представлена на графиках в имп./с×10<sup>3</sup>, афферентов Ib – имп./с×10<sup>4</sup>.

На фоне применения стимуляции на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазе переноса левой конечности импульсная активность афферентов Ia и II ТА проявлялась «зеркально», т.е. как в фазе опоры правой конечности: их активность была больше, на 0,28 имп/с (p=0,000\*) и 0,95 имп/с (p=0,000\*) соответственно, по сравнению с афферентами GM, но активность Ib афферентов GM была значительно выше активности аналогичных волокон ТА, а именно на 4,29 имп/с (p=0,000\*).

Сравнительный анализ афферентной активности в зависимости от фазы бегового шага показал, что при МССМ на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазе опоры правой конечности во время бега по пассивному тредбану наиболее выражена активность афферентов Ia, Ib и II ТА ( $p=0,001^+$ ), а при опоре левой конечности – афферентов Ia и II GM ( $p=0,002^+$ ; Рисунок 25). В условиях МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазе переноса правой конечности наиболее выражена была активность афферентов Ia, Ib, II GM ( $p=0,017^+$ ;  $p=0,002^+$ ;  $p=0,017^+$ ), а при переносе левой конечности активность афферентов различных групп мышц-антагонистов проявлялась в равной мере ( $p>0,05$ ).

Перекрестные взаимодействия афферентной активности гомологичных мышц голени билатеральных конечностей в разные фазы скоростного движения проявлялись в фазу опоры правой конечности незначительным повышением импульсной активности Ia, Ib, II афферентов ТА на 0,12 ( $p=0,087^{**}$ ), 0,36 ( $p=0,052^{**}$ ), 0,39 имп/с ( $p=0,087^{**}$ ; рисунок 25) соответственно, чем афферентов ТА левой конечности, а активность Ia и II афферентов GM левой конечности была достоверно больше на 0,25 ( $p=0,028^{**}$ ) и 0,83 имп/с ( $p=0,039^{**}$ ) относительно правой конечности. В фазу переноса левой конечности импульсная активность Ia, Ib, II афферентов ТА была достоверно выше на 0,13 ( $p=0,028^{**}$ ), 0,37 ( $p=0,049^{**}$ ), 0,46 имп/с ( $p=0,028^{**}$ ) по сравнению с афферентами ТА правой конечности, а Ia, Ib, II афферентов GM правой конечности превалировала относительно левой конечности на 0,36, 1,82, 1,21 имп/с ( $p=0,000^{**}$ ).

Исходя из вышесказанного, необходимо выделить следующие функциональные характеристики скоростных беговых движений у спортсменов-легкоатлетов во время проталкивания пассивной беговой дорожки в фазах опоры и переноса билатеральных конечностей на фоне мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в различные фазы движения.

1. МССМ на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага повышает активность флексоров бедра (BF) и голени (ТА) правой конечности, экстензора бедра (VL) левой конечности, а стимуляция на уровне

грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазе переноса – экстензоров бедра (VL) и голени (GM) правой конечности, флексора голени (TA) левой конечности.

2. Электрическая стимуляция спинного мозга на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага повышает внутримышечную координацию проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей, характеризующуюся увеличением активности экстензоров (VL, GM) левой конечности, флексоров (BF, TA) правой конечности, в фазу переноса при воздействии на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков – флексора бедра (BF) и экстензора голени (GM) правой конечности, а также флексора голени (TA) левой конечности.

3. Воздействие МССМ на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага усиливает межмышечную координацию билатеральных нижних конечностей, сопровождающуюся повышением активности флексоров бедра (BF) и голени (TA) правой конечности, экстензора бедра (VL) левой конечности, а в фазе переноса при стимуляции на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков – экстензоров бедра (VL) правой и левой конечностей, флексора голени (TA) левой конечности.

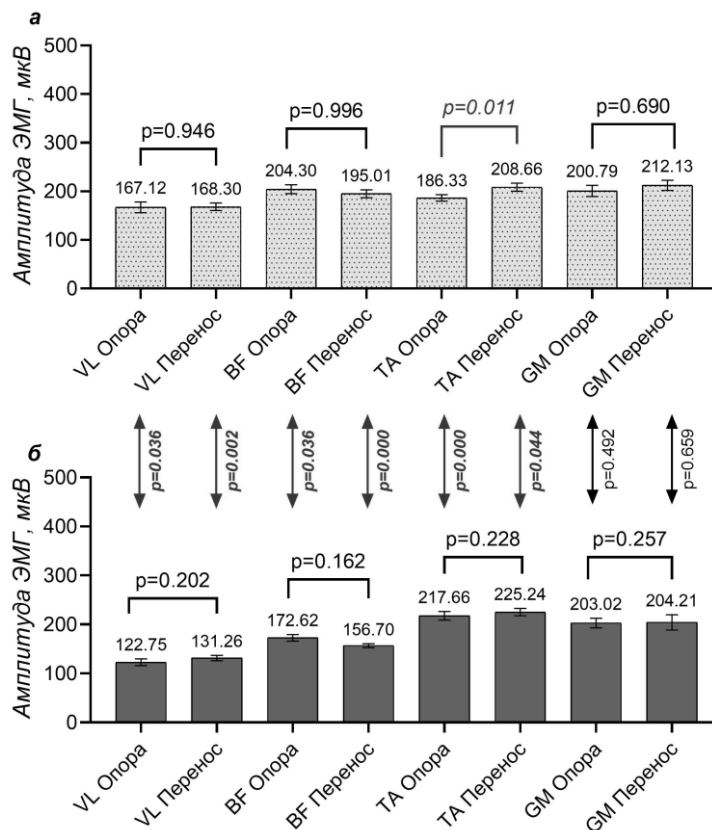
4. МССМ на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага повышает реципрокность гомонимных мышц-антагонистов бедра (VL×BF) правой конечности, а при стимуляции на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса – мышц-антагонистов бедра (VL×BF) левой конечности и голени (TA×GM) правой конечности. При чередующейся электрической стимуляции спинного мозга на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры скоростного циклического движения выраженность синергии мышц правой и левой конечностей одинаковая независимо от фазы бегового шага.

5. Неинвазивное электрическое воздействие на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага повышает активность афферентов Ia, Ib, II флексора стопы (TA) правой конечности и афферентов Ia, II экстензора стопы (GM) левой конечности, при воздействии на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса – активность Ia, Ib, II экстензора стопы (GM) правой конечности, а афферентная активность различных групп мышц-антагонистов голени левой конечности проявляется в равной мере. При этом перекрёстные афферентные взаимодействия гомологичных мышц в фазу опоры проявляются наибольшей активностью Ia и II афферентов GM левой конечности, в фазу переноса – Ia, Ib, II

афферентов ТА левой конечности и Ia, Ib, II афферентов GM правой конечности.

### 4.3. Особенности электромиографических характеристик и импульсной активности афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов в процессе ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения на уровне $S_{01-S_{02}}$

Из приведённых данных на рисунке 26 а видно, что стимуляция копчикового сплетения (СКС) достоверно значимо повышала электромиографическую активность флексора ТА в фазу переноса правой конечности на 11,98% ( $p=0,011$ ). В фазу переноса правой конечности в ответ на СКС выявлено незначительное увеличение амплитуды ЭМГ флексоров VL (0,70%;  $p=0,946$ ) и GM (5,35%;  $p=0,690$ ) по отношению к фазе опоры, а также флексора BF в фазу опоры (4,76%;  $p=0,996$ ). Однако в фазу переноса левой конечности активность экстензоров (VL и GM) и флексора (ТА) повысилась незначительно ( $p>0,05$ ; Рисунок 26 б). Аналогичная тенденция наблюдалась в фазе опоры левой конечности для флексора BF ( $p=0,162$ ).

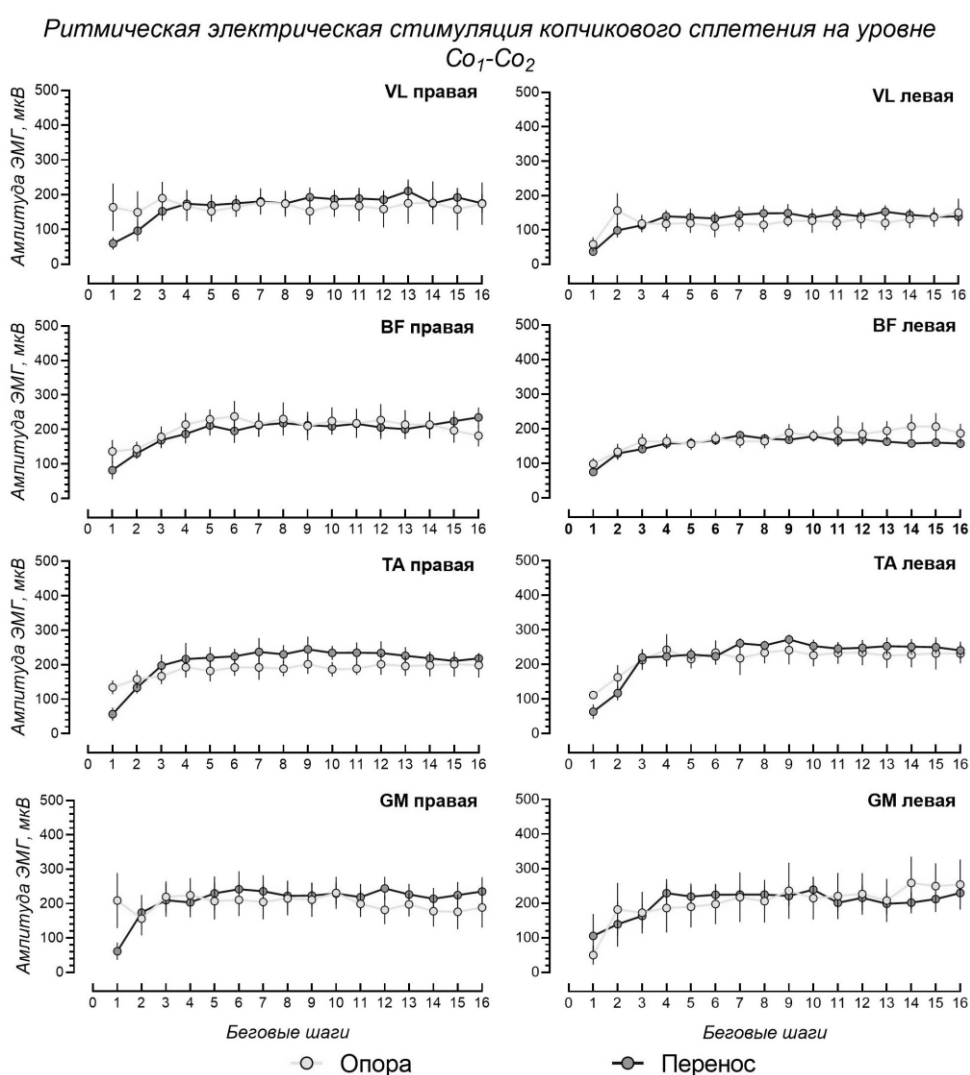


**Рисунок 26** – Изменение амплитуды ЭМГ-активности скелетных мышц билатеральных нижних конечностей во время проталкивания пассивной беговой дорожки в фазах опоры и переноса бегового шага во время СКС в области  $S_{01-S_{02}}$ , мкВ ( $n=9$ ).

**Примечание:**  $p$  – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Вилкоксона).

**а** – правая нижняя конечность; **б** – левая нижняя конечность; VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

По данным рисунка 26 а, б видно, что СКС в фазах опоры и переноса правой конечности повышает активность VL на 44,37 мкВ ( $p=0,018$ ) и 37,04 мкВ ( $p=0,002$ ) относительно одноименной мышцы левой конечности. В фазах опоры и переноса левой конечности, соответственно, ЭМГ-активность BF больше соответственно, чем флексора правой конечности на 31,68 мкВ ( $p=0,036$ ) и 38,31 мкВ ( $p=0,000$ ). СКС в фазах опоры и переноса левой конечности повышала активность ТА, в сравнении с правой конечностью на 31,33 мкВ ( $p=0,000$ ) и 16,58 мкВ ( $p=0,044$ ) соответственно, а активность билатеральных GM не различалась ( $p=0,492$ ;  $p=0,659$ ).

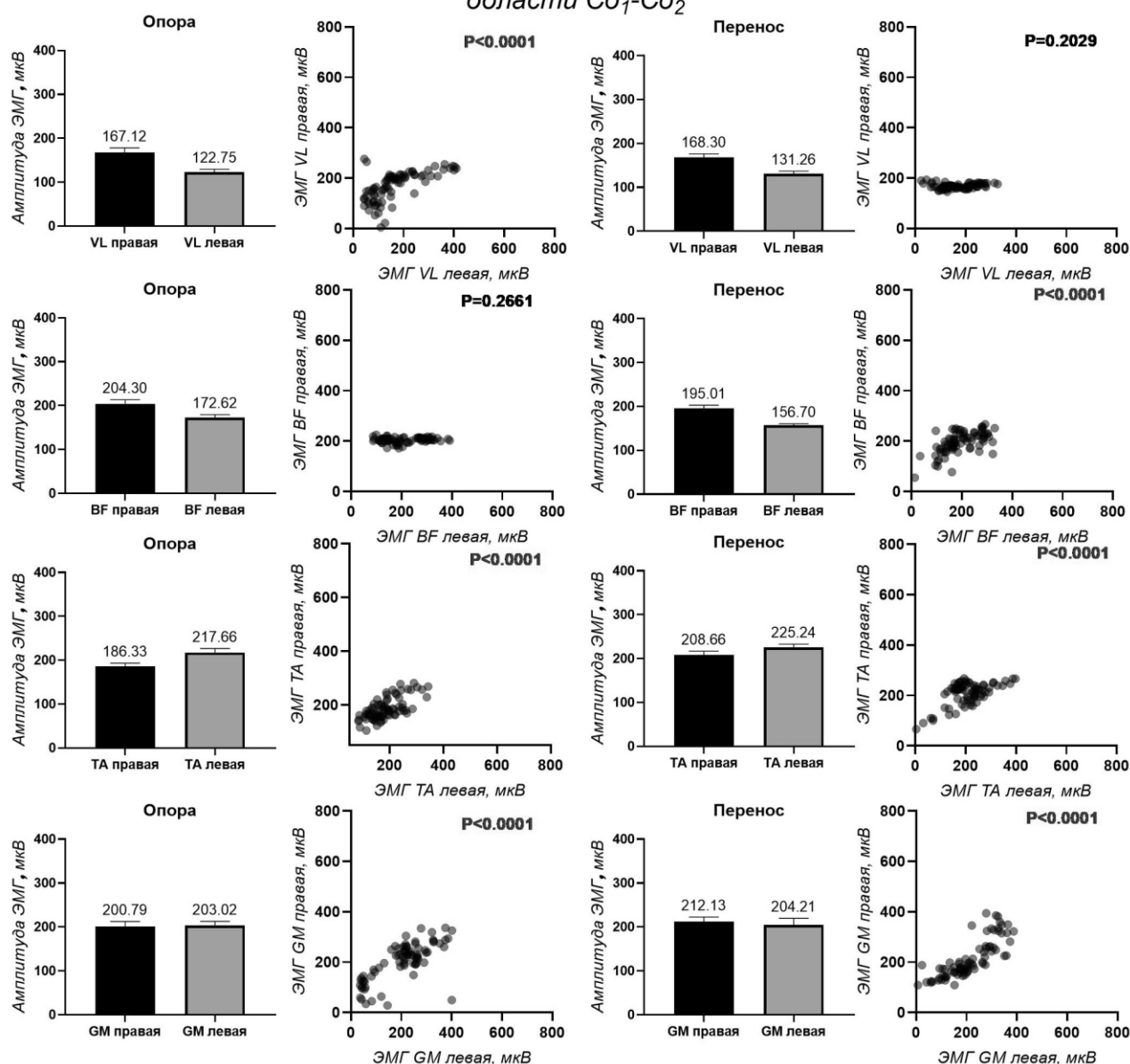


**Рисунок 27** – ЭМГ-профили мышц бедра и голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с СКС в области  $Co_1-Co_2$ , мкВ ( $n=9$ ).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

На рисунке 27 представлены электромиографические профили мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с СКС.

*Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей при ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения в области  $Co_1-Co_2$*



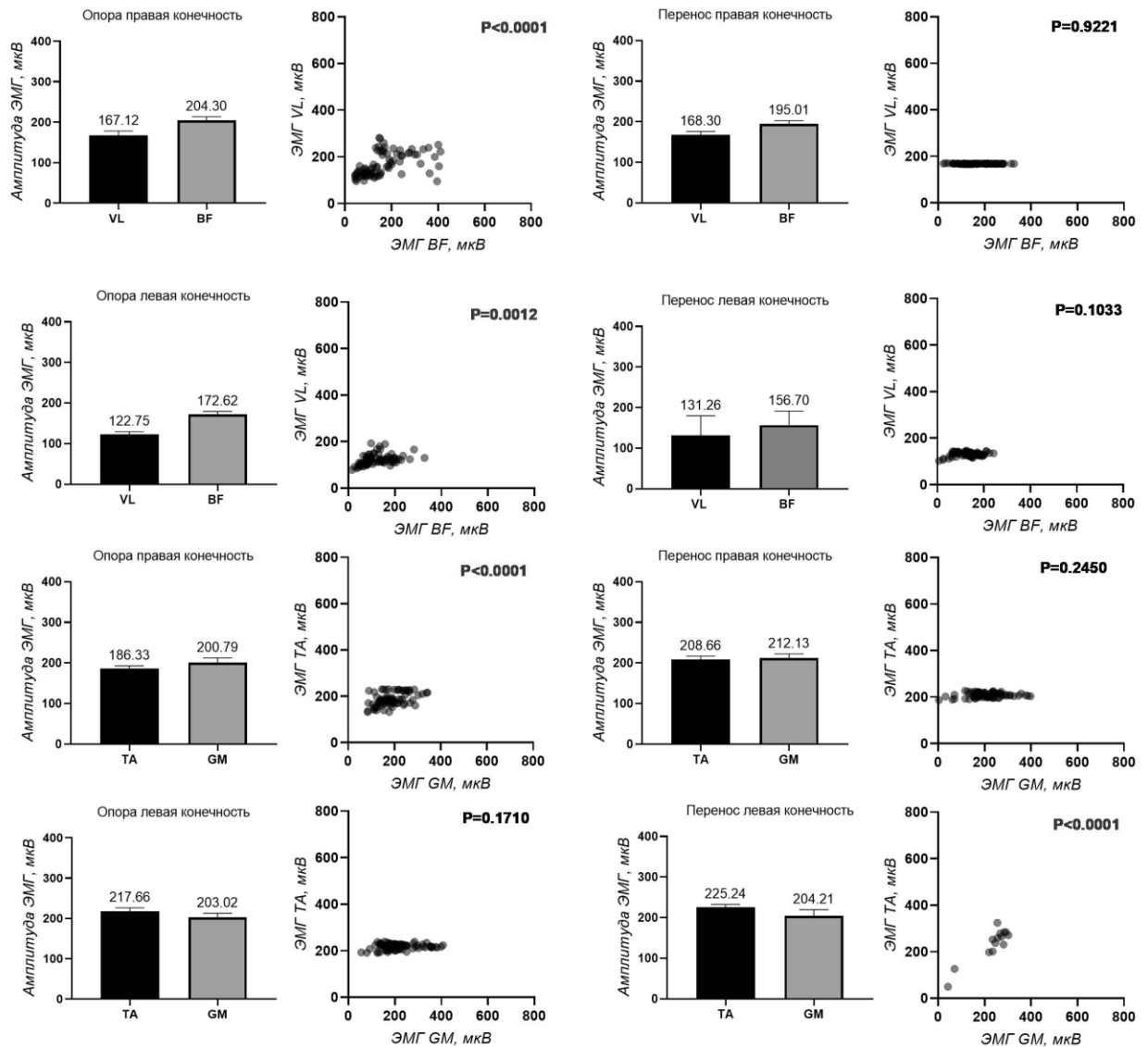
**Рисунок 28** – Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с СКС в области  $Co_1-Co_2$ , мкВ (n=9).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

По данным регрессионного анализа, представленного на рисунке 28, видно, что внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага на фоне СКС характеризуется увеличением ЭМГ-активности экстензора VL в фазу опоры правой конечности, GM – в фазу опоры левой конечности и в фазу переноса правой конечности, флексора BF – в фазу переноса правой конечности и TA – в фазы опоры и переноса левой конечности. Так, ЭМГ-активность VL в фазу опоры правой конечности превалировала на 36,15% ( $p < 0,0001$ ), GM в фазу опоры левой конечности – на 1,10% ( $p < 0,0001$ ) и в фазу переноса правой конечности – на 3,88% ( $p < 0,0001$ ), BF в фазу переноса правой конечности – на 24,45% ( $p < 0,0001$ ), TA в фазы опоры и переноса левой конечности – на 14,39% ( $p < 0,0001$ ) и 7,36% ( $p < 0,0001$ ) соответственно. Статистически значимых изменений во внутримышечной координации флексоров бедра (BF;  $p = 0,2661$ ) в фазе опоры и экстензоров бедра в фазе переноса бегового шага не выявлено (VL;  $p = 0,2029$ ).

Регрессионный анализ показал, что при СКС межмышечная координация флексоров и экстензоров билатеральных нижних конечностей характеризуется повышением ЭМГ-активности BF по сравнению с VL в фазу опоры правой и левой конечностей, на 37,18 мкВ (18,20%;  $p < 0,0001$ ) и 49,87 мкВ (28,89%;  $p = 0,0012$ ) соответственно, а также увеличением активности GM правой конечности – на 14,46 мкВ (7,20%;  $p < 0,0001$ ) относительно TA (Рисунок 29). В фазе переноса выявлено достоверно значимое повышение амплитуды ЭМГ TA левой конечности по сравнению с GM, на 20,03 мкВ (10,30%;  $p < 0,0001$ ). Регрессионный анализ не выявил достоверных зависимостей в межмышечной координации мышц-антагонистов голени (TA, GM) в фазу опоры левой конечности ( $p = 0,1710$ ) и переноса правой конечности ( $p = 0,2450$ ), а также мышц-антагонистов бедра (VL, BF) в фазу переноса правой ( $p = 0,9221$ ) и левой конечностей ( $p = 0,1033$ ; Рисунок 29).

*Межмышечная координация флексоров и экстензоров билатеральных конечностей при ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения в области Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>*



**Рисунок 29** – Межмышечная координация флексоров и экстензоров билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с СКС в области Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>, мкВ (n=9).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Ритмическая СКС в фазу опоры бегового шага повышает реципрокность гомонимных мышц-антагонистов бедра (VL×BF) правой и левой конечностей по сравнению с фазой переноса (p=0,022; p=0,024; Таблица 5). Гетеронимные синергетические связи более выражены в фазу опоры у экстензоров правой и левой конечностей (VL×GM) (p=0,000;

$p=0,003$ ) и флексоров правой конечности (BF×ТА) ( $p=0,000$ ).

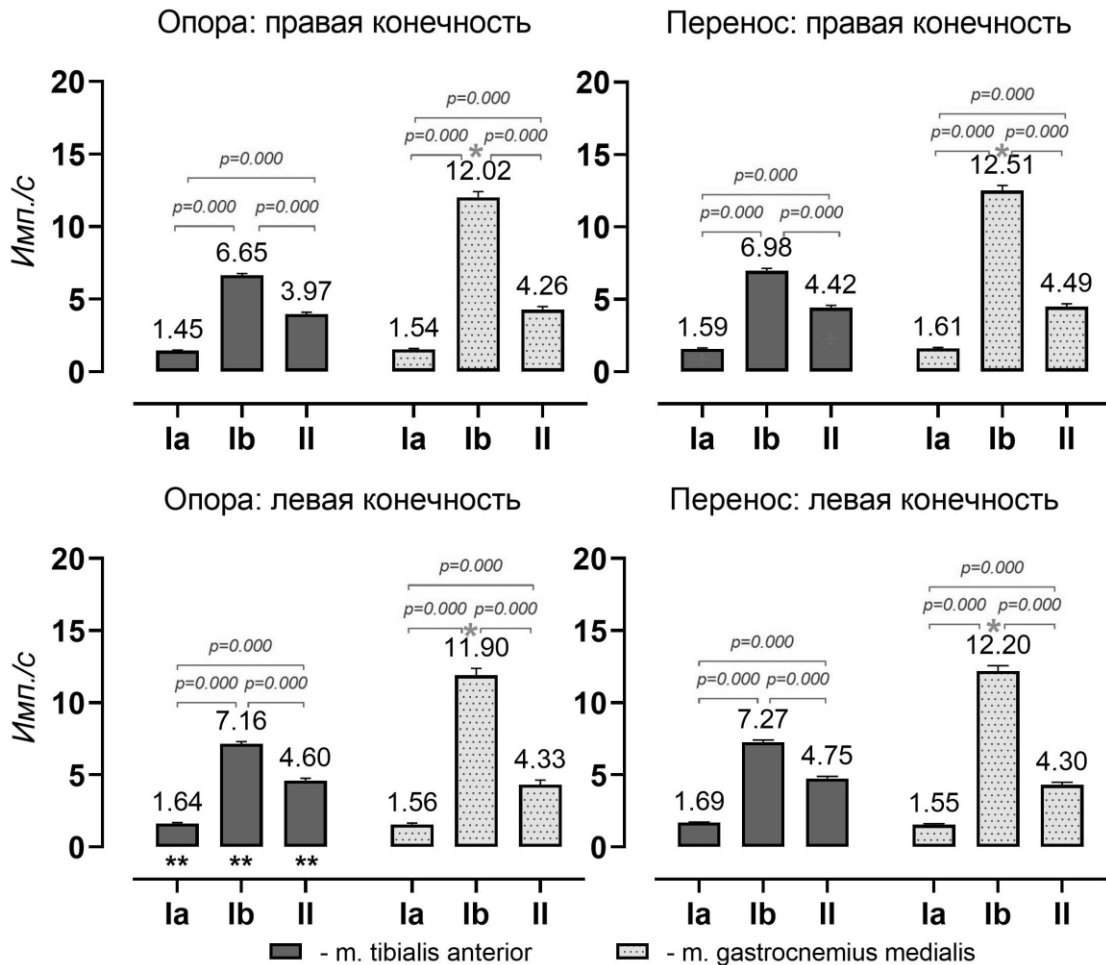
**Таблица 5** – Выраженность реципрокных координационных отношений гомонимных мышц-антагонистов и синергетических координационных отношений гетеронимных мышц-агонистов в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с СКС в области  $Co_1-Co_2$ , усл. ед., М [Min-Max].

Показатель	Фаза		Р-значение
	Опора	Перенос	
Гомонимные мышцы-антагонисты			
КР VL пр×BF пр	<b>0,85 [0,33; 4,54]</b>	0,99 [0,14; 3,34]	<b>0,022</b>
КР VL лев×BF лев	<b>0,73 [0,26; 1,77]</b>	0,85 [0,15; 1,59]	<b>0,024</b>
КР ТА пр×GM пр	1,65 [0,21; 7,28]	1,20 [0,21; 3,25]	0,996
КР ТА лев×GM лев	1,84 [0,25; 10,89]	1,48 [0,17; 6,33]	0,126
Гетеронимные мышцы-агонисты			
КС VL пр×GM пр	<b>0,62 [0,24; 0,99]</b>	0,74 [0,15; 0,99]	<b>0,000</b>
КС VL лев×GM лев	<b>0,57 [0,26; 0,99]</b>	0,66 [0,07; 0,99]	<b>0,003</b>
КС BF пр×ТА пр	<b>0,61 [0,33; 0,97]</b>	0,74 [0,20; 0,99]	<b>0,000</b>
КС BF лев×ТА лев	0,65 [0,28; 0,99]	0,67 [0,14; 0,99]	0,434

**Примечание:** КР – коэффициент реципрокности; КС – коэффициент синергии; VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; ТА – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Вилкоксона).

Под воздействием СКС в фазы опоры и переноса бегового шага внутримышечная афферентация мышц-антагонистов голени скоростного локомоторного движения характеризуется сильной импульсной активностью афферентов Ib мышц-антагонистов голени, умеренной активностью – афферентов II и слабой – Ia афферентов (Рисунок 30). Отличия при данной стимуляции в различные фазы движения проявлялись разной выраженностью межмышечной афферентации мышц-антагонистов. Так, при СКС в фазах опоры и переноса правой конечности во время бегового шага активность афферентов Ia и II ТА не отличалась от активности аналогичных афферентов GM ( $p>0,05$ ), но выявлена большая активность Ib афферентов GM относительно ТА в фазах опоры и переноса, на 5,37 имп/с ( $p=0,000^*$ ) и 5,53 имп/с ( $p=0,000^*$ ) соответственно. Импульсная активность афферентов Ia и II ТА в фазах опоры и переноса левой конечности не отличалась от активности афферентов GM ( $p>0,05$ ), но имела достоверно значимую разницу в

выраженности афферентации волокон Ib GM относительно TA в фазе опоры – на 4,74 имп/с ( $p=0,000^*$ ) и в фазе переноса – 4,93 имп/с ( $p=0,000^*$ ).



**Рисунок 30** – Изменение импульсной активности афферентов Ia, Ib и II групп мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с СКС в области  $Co_1-Co_2$ , имп./с ( $n=9$ ).

**Примечание:**  $p$  – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Ньюмана-Кеулса);  $p=0,000$  – 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 перекрёстных эффектах афферентной активности гомологичных мышц билатеральных конечностей; + – достоверные отличия в импульсной активности афферентов мышц-антагонистов между фазами опоры и переноса; активность афферентов Ia и II представлена на графиках в имп./с $\times 10^3$ , афферентов Ib – имп./с $\times 10^4$ .

Сравнительный анализ афферентной активности в зависимости от фазы бегового шага показал, что при СКС достоверно значимые изменения в импульсной активности афферентных волокон обнаружены только в фазе переноса правой конечности во время бегового шага (Рисунок 30). Так, в

фазе переноса правой конечности наиболее выражена активность Ia и II афферентов ТА, которая превалировала над активностью этих волокон в фазе опоры, на 0,14 имп/с ( $p=0,045^+$ ) и 0,45 имп/с ( $p=0,045^+$ ) соответственно, а активность афферентов Ib при переносе правой конечности не отличалась от фазы опоры ( $p=0,105$ ).

Перекрестные взаимодействия афферентной активности гомологичных мышц голени билатеральных конечностей в разные фазы скоростного движения проявлялись только в фазу опоры левой конечности достоверно значимым повышением импульсной активности Ia, Ib, II афферентов ТА на 0,19 ( $p=0,004^{**}$ ), 0,51 ( $p=0,006^{**}$ ), 0,63 имп/с ( $p=0,004^{**}$ ; рисунок 30) соответственно, относительно афферентов ТА правой конечности.

Подводя итоги, необходимо выделить следующие функциональные характеристики скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов во время проталкивания пассивной беговой дорожки в фазах опоры и переноса билатеральных конечностей на фоне СКС в области  $Co_1-Co_2$ .

1. СКС повышает в фазах опоры и переноса скоростного бегового шага активность экстензора бедра (VL) и флектора бедра (BF) правой конечности, флектора голени (ТА) левой конечности.

2. Электрическое воздействие в области копчикового сплетения повышает внутримышечную координацию проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей, характеризующуюся в фазе опоры увеличением активности мотонейронных пулов экстензора бедра (VL) правой конечности, экстензора (GM) и флектора голени (ТА) левой конечности, в фазе переноса – экстензоров бедра (BF) и голени (GM) правой конечности, флектора голени (ТА) левой конечности.

3. СКС усиливает межмышечную координацию экстензоров и флексоров билатеральных нижних конечностей, характеризующуюся в фазу опоры скоростного бегового шага повышением активности флектора бедра (BF) правой и левой конечностей, экстензора голени (GM) правой конечности, а в фазу переноса – флектора голени (ТА) левой конечности.

4. СКС повышает в фазу опоры скоростного бегового шага реципрокность гомонимных мышц-антагонистов бедра (VL×BF) билатеральных конечностей, синергию гетеронимных мышц-экстензоров (VL×GM) билатеральных

конечностей и мышц-флексоров (BF×TA) правой конечности.

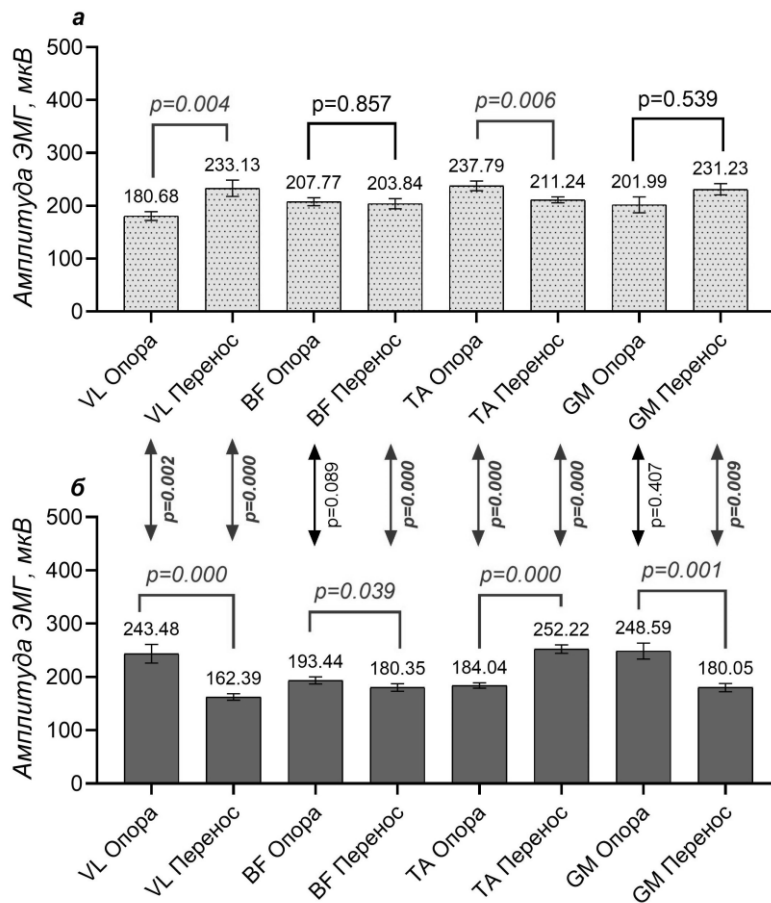
5. Электрическое воздействие в области копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> повышает в фазу переноса бегового шага активность Ia и II афферентов флексора стопы (TA) правой конечности. Наиболее выраженные перекрёстные афферентные взаимодействия гомологичных мышц при данном виде стимуляционного воздействия проявлялись в фазу опоры с наибольшей активностью Ia, Ib, II афферентов TA левой конечности, чем правой конечности.

#### **4.4. Особенности электромиографических характеристик и импульсной активности афферентов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов в процессе сочетанной мультисегментарной (T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>-перенос+L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-опора) стимуляции спинного мозга совместно с ритмической стимуляцией копчикового сплетения (Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>)**

МССМ в различные фазы движения совместно с СКС во время проталкивания пассивной беговой дорожки достоверно значимо повышала среднюю ЭМГ-активность экстензора VL в фазу переноса правой конечности на 29,03% ( $p=0,004$ ; Рисунок 31 а), а в фазу опоры – флексора TA на 12,57% ( $p=0,006$ ). Из данных рисунка 31 а видно, что стимуляция незначительно повышала активность флексора BF в фазу опоры ( $p=0,857$ ) и экстензора GM – в фазу переноса ( $p=0,857$ ). В фазе опоры левой конечности в сравнении с фазой переноса, отмечалось достоверное увеличение амплитуды ЭМГ экстензоров VL, GM и флексора BF, на 49,94% ( $p=0,000$ ), 38,07% ( $p=0,001$ ) и 7,26% ( $p=0,039$ ) соответственно (Рисунок 31 б). Также мультисегментарная стимуляция в сочетании с ритмической стимуляцией в фазу переноса левой конечности повышала амплитуду ЭМГ флексора TA на 27,03% ( $p=0,000$ ) относительно фазы опоры бегового шага.

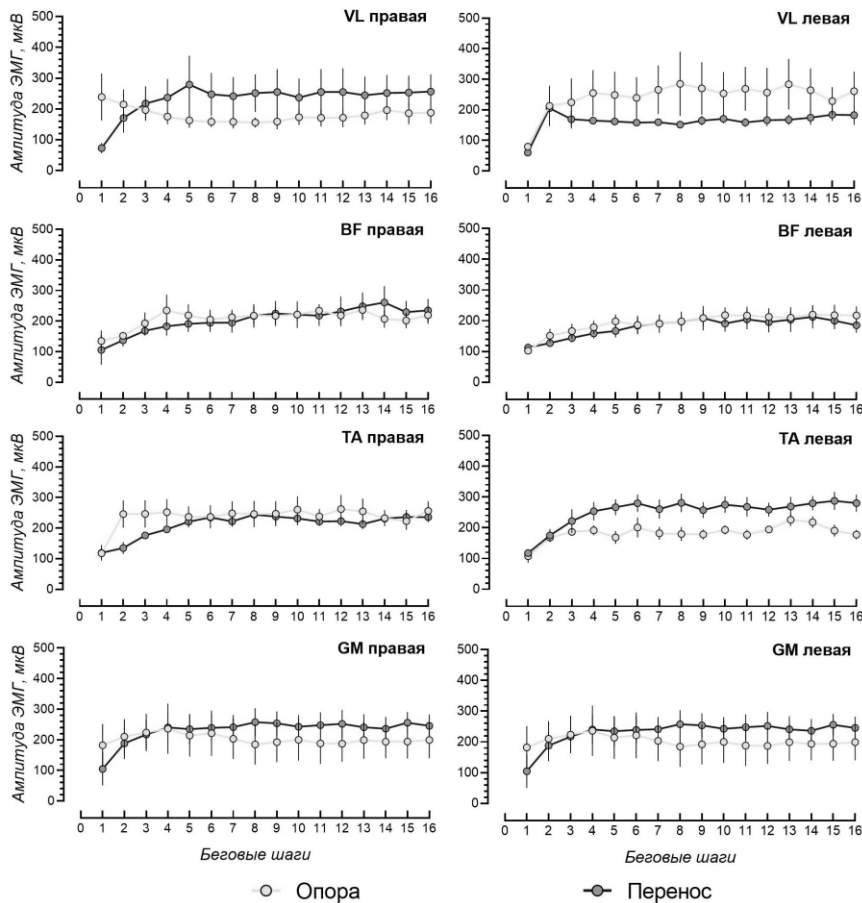
Данные рисунка 31 а, б показывают, что МССМ в различные фазы движения совместно с СКС во время проталкивания беговой дорожки повышает в опорную фазу левой конечности активность VL на 62,80 мкВ ( $p=0,002$ ) по сравнению с одноименной мышцей правой конечности, в фазе переноса, противоположно, – экстензора бедра правой конечности на 70,74

мкВ ( $p=0,000$ ) относительно левой конечности. В опорной фазе правой и левой конечностей активность ВФ не различалась ( $p=0,089$ ), а в фазе переноса правой конечности возбудимость данной мышцы превалировала на 23,49 мкВ ( $p=0,000$ ) в сравнении с левой конечностью. При данном мультисегментарном симуляционном воздействии на спинной мозг в фазу опоры правой конечности повышалась активность ТА на 53,71 мкВ ( $p=0,000$ ) относительно активности, проявляемой при опоре на левую конечность, а в фазе переноса наблюдалось обратное отношение, – более активен был флексор стопы левой конечности, на 40,98 мкВ ( $p=0,000$ ) по сравнению с правой конечностью. В опорном периоде бегового шага активность GM билатеральных конечностей проявляла себя одинаково ( $p=0,407$ ), а в фазе переноса активность экстензора стопы правой конечности была выше на 51,18 мкВ ( $p=0,009$ ) относительно левой конечности.



**Рисунок 31** – Изменение амплитуды ЭМГ-активности скелетных мышц билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ (Т<sub>11</sub>-Т<sub>12</sub>-перенос+L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-опора) совместно со СКС на уровне С<sub>01</sub>-С<sub>02</sub>, мкВ (n=9). **Примечание:** p – достоверные отличия при уровне значимости p=0,05 (критерий Вилкоксона). а – правая нижняя конечность; б – левая нижняя конечность; VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Мультисегментарная стимуляция спинного мозга в областях  $T_{11}$ - $T_{12}$  (фаза перенос) +  $L_1$ - $L_2$  (фаза опоры) совместно с ритмической стимуляцией копчикового сплетения в области  $Co_1$ - $Co_2$



**Рисунок 32** – ЭМГ-профили мышц бедра и голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -перенос +  $L_1$ - $L_2$ -опора) совместно с СКС на уровне  $Co_1$ - $Co_2$ , мкВ (n=9).

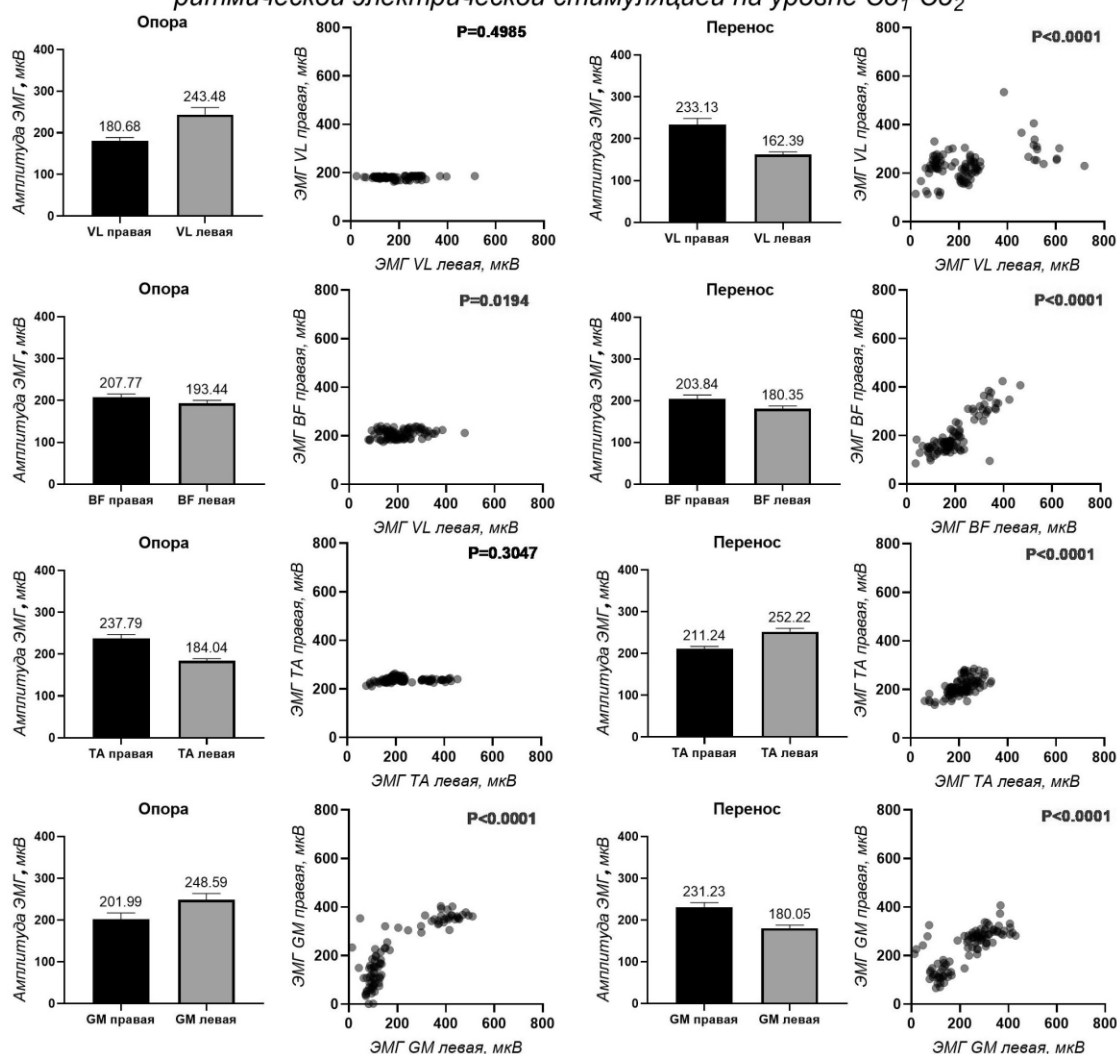
**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

На рисунке 32 представлены характерные ЭМГ-профили мышц бедра и голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -перенос +  $L_1$ - $L_2$ -опора) совместно с СКС в области  $Co_1$ - $Co_2$ .

При МССК в различные фазы движения совместно с СКС внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей в фазе опоры бегового шага характеризуется увеличением электромиографической активности экстензора (GM) левой конечности и флексора (BF) правой конечности (Рисунок 33). В фазе опоры левой конечности ЭМГ-активность мышцы голени GM превалировала на 18,75% ( $p < 0,0001$ ) над активностью GM правой конечности, а ЭМГ-активность мышцы бедра BF правой конечности – на 7,41% ( $p = 0,0194$ ) относительно одноименной мышцы левой конечности. При трёхуровневой

стимуляции зон  $T_{11}$ - $T_{12}$ -перенос+ $L_1$ - $L_2$ -опора+ $Co_1$ - $Co_2$  в фазу переноса повышалась ЭМГ-активность VL и GM правой конечности, на 43,56% ( $p<0,0001$ ) и на 28,43% ( $p<0,0001$ ) соответственно, относительно левой конечности, BF левой конечности – на 13,02% ( $p<0,0001$ ) и TA левой конечности – на 16,28% ( $p<0,0001$ ) в сравнении с аналогичными мышцами правой конечности.

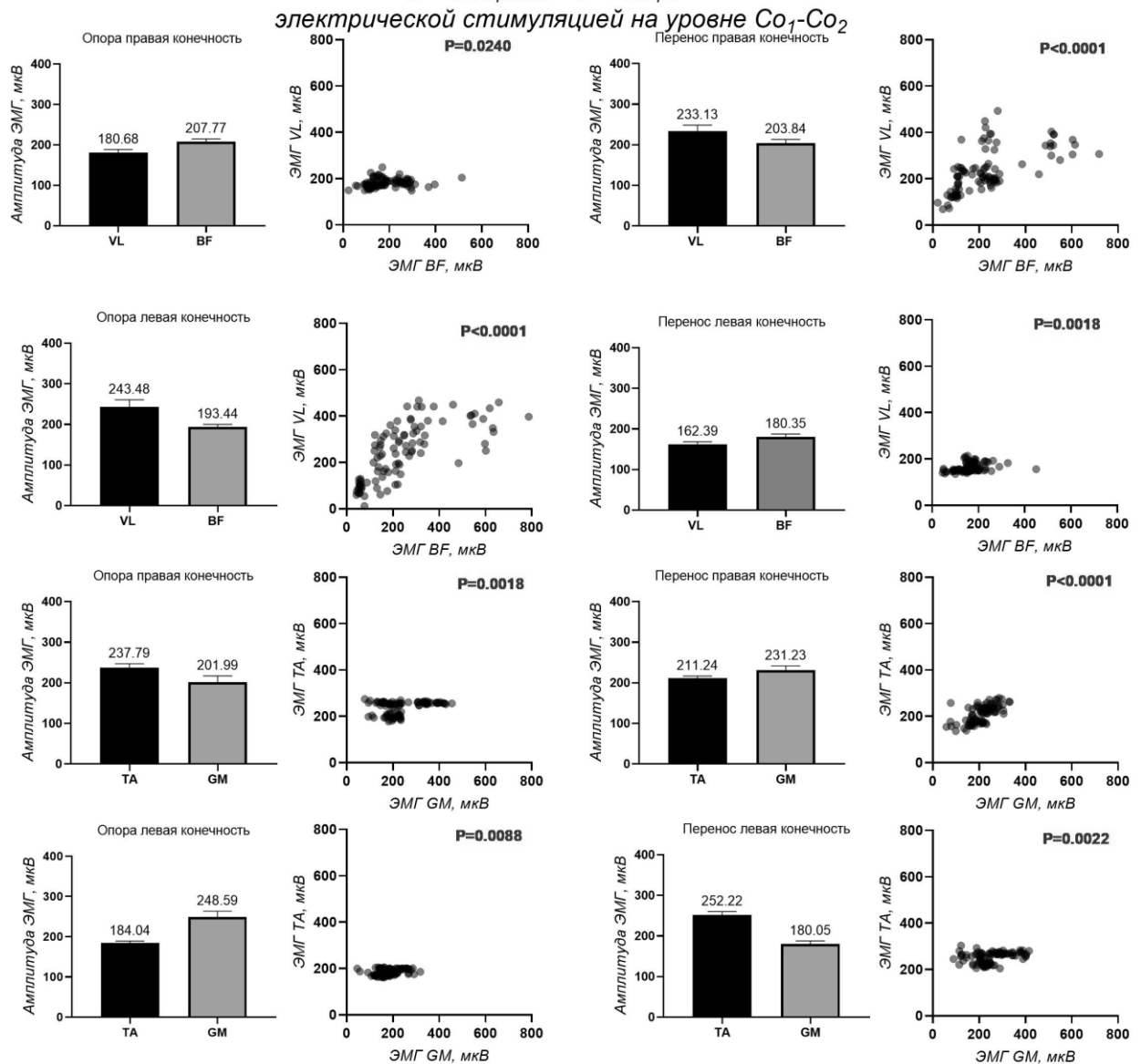
*Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей при мультисегментарной ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -перенос+ $L_1$ - $L_2$ -опора) совместно с ритмической электрической стимуляцией на уровне  $Co_1$ - $Co_2$*



**Рисунок 33** – Внутримышечная координация проксимальных и дистальных мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССК ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -перенос+ $L_1$ - $L_2$ -опора) совместно с СКС на уровне  $Co_1$ - $Co_2$ , мкВ ( $n=9$ ).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Межмышечная координация флексов и экстензоров билатеральных конечностей при мультисегментарной ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -перенос+ $L_1$ - $L_2$ -опора) совместно с ритмической



**Рисунок 34** – Межмышечная координация флексов и экстензоров билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССК ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -перенос+ $L_1$ - $L_2$ -опора) совместно с СКС на уровне  $Co_1$ - $Co_2$ , мкВ (n=9).  
**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis.

Мультисегментарное воздействие ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -перенос+ $L_1$ - $L_2$ -опора) на спинной мозг совместно с СКС в области  $Co_1$ - $Co_2$  повышает межмышечные координации флексов и экстензоров билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага (Рисунок 34). В фазе опоры бегового шага отмечалось увеличение амплитуды ЭМГ флексора бедра BF правой конечности на 27,09 мкВ (13,04%;  $p=0,0240$ ) относительно VL, а в фазе

переноса правой конечности, противоположно, активность экстензора бедра VL была больше на 29,29 мкВ (14,37%;  $p < 0,0001$ ) в сравнении с BF.

При опоре на правую конечность электромиографическая активность флексора голени ТА была больше на 35,80 мкВ (17,72%;  $p = 0,0006$ ) по сравнению с, а при переносе – выше в GM, чем в ТА, на 19,99 мкВ (8,65%;  $p < 0,0001$ ) (Рисунок 34). При опоре на левую конечность ЭМГ-активность экстензора бедра VL больше на 20,04 мкВ (25,85%;  $p < 0,0001$ ), при ее переносе флексора бедра BF – на 17,96 мкВ (9,96%;  $p = 0,0018$ ). В фазе опоры левой конечности активность экстензора голени GM больше на 64,55 мкВ (25,97%;  $p = 0,0088$ ), в фазе переноса флексора голени ТА – на 72,17 мкВ (40,08%;  $p = 0,0022$ ).

**Таблица 6** – Выраженность реципрокных координационных отношений гомонимных мышц-антагонистов и синергетических координационных отношений гетеронимных мышц-агонистов в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ ( $T_{11}-T_{12-перенос}+L_1-L_{2-опора}$ ) совместно с СКС на уровне  $Co_1-Co_2$ , усл. ед., М [Min-Max].

Показатель	Фаза		Р-значение
	Опора	Перенос	
Гомонимные мышцы-антагонисты			
КР VL пр×BF пр	<b>0,94 [0,28; 3,70]</b>	1,16 [0,32; 2,57]	<b>0,000</b>
КР VL лев×BF лев	1,78 [0,41; 3,05]	<b>0,97 [0,30; 2,90]</b>	<b>0,026</b>
КР ТА пр×GM пр	2,00 [0,23; 6,14]	<b>1,20 [0,21; 7,85]</b>	<b>0,000</b>
КР ТА лев×GM лев	<b>1,46 [0,24; 9,35]</b>	1,78 [0,40; 7,85]	<b>0,000</b>
Гетеронимные мышцы-агонисты			
КС VL пр×GM пр	<b>0,57 [0,18; 0,99]</b>	0,81 [0,33; 0,99]	<b>0,000</b>
КС VL лев×GM лев	0,69 [0,28; 0,98]	<b>0,64 [0,16; 0,99]</b>	<b>0,034</b>
КС BF пр×ТА пр	<b>0,70 [0,33; 0,99]</b>	0,74 [0,25; 0,99]	<b>0,049</b>
КС BF лев×ТА лев	0,71 [0,41; 0,99]	0,69 [0,30; 0,99]	0,742

**Примечание:** КР – коэффициент реципрокности; КС – коэффициент синергии; VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; ТА – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости  $p = 0,05$  (критерий Вилкоксона).

При МССМ совместно с СКС во время выполнения скоростных циклических движений выявлено повышение реципрокности гомонимных мышц-антагонистов бедра (VL×BF) в фазе опоры правой ( $p = 0,000$ ) и переносе левой ( $p = 0,026$ ) конечностей (Таблица 6). Для дистальных мышц

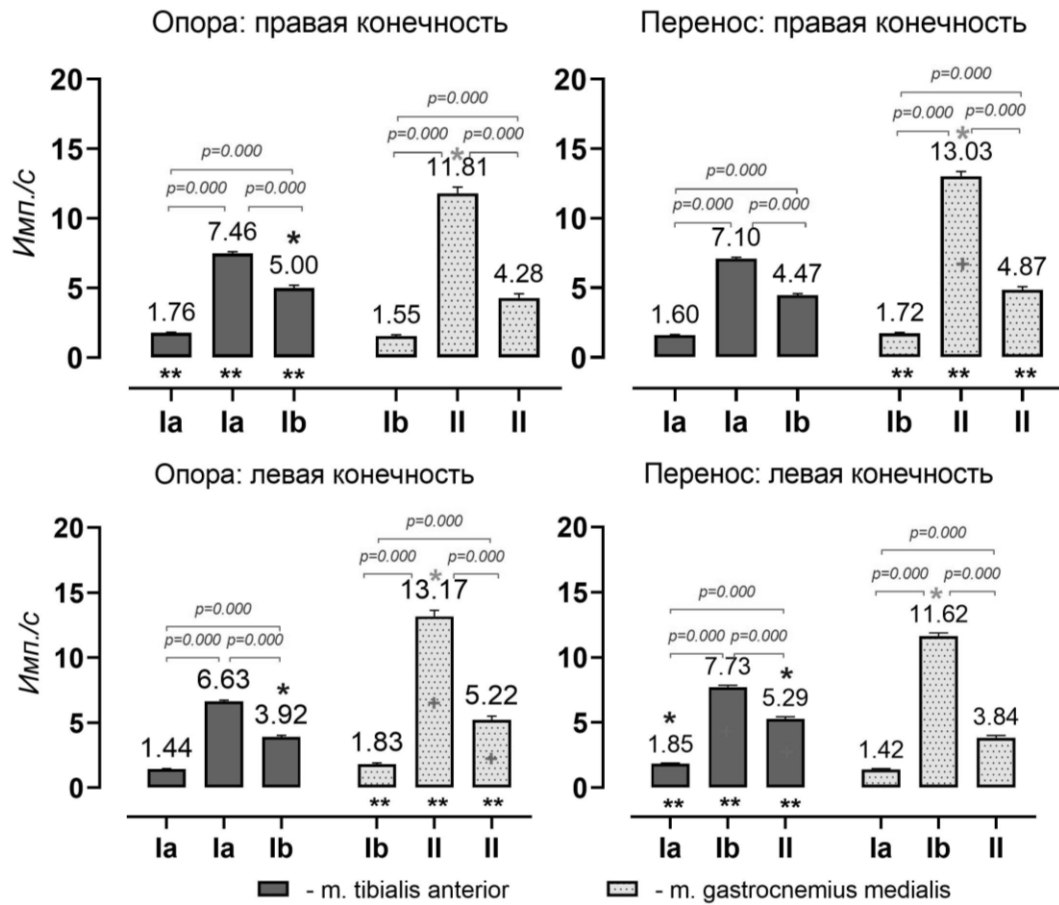
голении правой конечности (ТА×GM) характерна выраженная реципрокность в фазу переноса ( $p=0,000$ ), а для левой конечности – в фазу опоры бегового шага ( $p=0,000$ ).

МССМ совместно с СКС во время бегового шага повышала синергию гетеронимных мышц-экстензоров (VL×GM) в фазах опоры правой конечности ( $p=0,000$ ) и переноса левой конечности ( $p=0,034$ ; Таблица 6), мышц-флексоров (BF×ТА) правой конечности в фазу опоры ( $p=0,049$ ). В фазы опоры и переноса левой конечности выявлена одинаковая синергия мышц-флексоров (BF×ТА) ( $p=0,742$ ; Таблица 6).

Сравнительный анализ афферентной активности в зависимости от фазы бегового шага, представленный на рисунке 35 показал, что при мультисегментарной стимуляции на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры в сочетании с СКС во время бега по пассивной беговой дорожке наиболее выражена активность Ib и II афферентов GM ( $p=0,000^+$ ) левой конечности. При мультисегментарной стимуляции на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса совместно с СКС наиболее выражена активность Ib афферентов GM правой конечности ( $p=0,000^+$ ), а во время переноса левой конечности – афферентов Ib и II ТА ( $p=0,000^+$ ).

Перекрестные взаимодействия афферентов гомологичных мышц голени билатеральных конечностей в разные фазы скоростного движения при МССК+СКС (рисунок 35) было аналогичным, как без электростимуляционного воздействия на спинной мозг (см. рисунок 20). Так, при беге в фазу опоры правой конечности импульсная активность Ia, Ib, II афферентов ТА была больше на 0,32, 0,83, 1,08 имп/с ( $p=0,000^{**}$ ) соответственно относительно аналогичных афферентов ТА левой конечности, а активность Ia, Ib, II афферентов GM левой конечности больше на 0,28 ( $p=0,027^{**}$ ), 1,36 ( $p=0,034^{**}$ ), 0,94 имп/с ( $p=0,027^{**}$ ) в сравнении с афферентами правой конечностью. В фазу переноса левой конечностей импульсная активность Ia, Ib, II афферентов ТА была выше на 0,25, 0,63, 0,82 имп/с ( $p=0,000^{**}$ ) по сравнению с афферентами ТА правой конечности, а Ia,

Ib, II афферентов GM правой конечности больше на 0,30, 1,41, 1,03 имп/с ( $p=0,000^{**}$ ) относительно тех же афферентов левой конечностью.



**Рисунок 35** – Изменение импульсной активности афферентов Ia, Ib и II групп мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки в сочетании с МССМ ( $T_{11}-T_{12}$ -перенос $^+$  $L_1-L_2$ -опора) совместно со СКС на уровне  $Co_1-Co_2$ , имп./с ( $n=9$ ).

**Примечание:**  $p$  – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Ньюмана-Кеулса);  $p=0,000$  – 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 перекрёстных эффектах афферентной активности гомологичных мышц билатеральных конечностей; + – достоверные отличия в импульсной активности афферентов мышц-антагонистов между фазами опоры и переноса; активность афферентов Ia и II представлена на графиках в имп./с $\times 10^3$ , афферентов Ib – имп./с $\times 10^4$ .

Во время МССМ+СКС в фазы опоры и переноса скоростного бегового шага внутримышечному афферентному обеспечению мышц-антагонистов голени характерна сильная импульсная активность афферентов Ib мышц-

антагонистов голени, умеренная активность – афферентов II и слабая – Ia афферентов (Рисунок 35). Данный вид стимуляции оказывал влияние на выраженность межмышечной афферентации мышц-антагонистов голени в разные фазы скоростного локомоторного движения. Стимуляция на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков с СКС в фазе опоры бегового шага повышала активность афферентов II ТА правой конечности, на 0,72 имп/с (p=0,036\*) по сравнению с афферентами GM, и активность Ib афферентов GM – на 4,35 имп/с (p=0,000\*) в сравнении с активностью аналогичных афферентов ТА. При стимуляции на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков с СКС в фазе переноса правой конечности во время бегового шага повышалась импульсная активность только афферентов Ib GM, на 5,93 имп/с (p=0,000\*) в сравнении с афферентами ТА.

При МССК на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков с СКС в фазе опоры левой конечности афферентные волокна проявляли себя аналогично фазе опоры правой конечности, т.е. повышалась импульсная активность афферентов II ТА на 1,30 имп/с (p=0,000\*) и Ib афферентов GM – на 6,54 имп/с (p=0,000\*). Во время МССМ на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков с СКС в фазе переноса левой конечности повышалась активность афферентов Ia, II ТА и Ib GM на 0,43 имп/с (p=0,041\*), 1,45 имп/с (p=0,000\*) и 3,89 имп/с (p=0,000\*) соответственно.

В заключении следует выделить следующие функциональные характеристики скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов во время проталкивания пассивной беговой дорожки в фазах опоры и переноса билатеральных конечностей на фоне МССМ в различные фазы движения совместно со СКС на уровне Со<sub>1</sub>-Со<sub>2</sub>.

1. МССМ на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры бегового шага совместно с СКС повышает активность флексора голени (ТА) правой конечности и экстензора бедра (VL) левой конечности, а стимуляция на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазе переноса совместно с ритмической стимуляцией копчикового сплетения – экстензоров бедра (VL) и голени (GM) правой конечности, флексора бедра (BF) правой конечности и флексора голени (ТА)

левой конечности.

2. МССМ в различные фазы движения совместно с СКС усиливает внутримышечную координацию проксимальных и дистальных билатеральных мышц нижних конечностей, сопровождающуюся в фазу опоры бегового шага увеличением активности флексора бедра (BF) правой конечности и экстензора голени (GM) левой конечности, а в фазу переноса – экстензоров бедра (VL) и голени (GM) правой конечности, флексора бедра (BF) правой конечности и флексора голени (TA) левой конечности.

3. МССМ в различные фазы движения совместно со СКС повышает межмышечную координацию экстензоров и флексоров билатеральных нижних конечностей, характеризующуюся в фазу опоры бегового шага повышением активности флексоров бедра (BF) и голени (TA) правой конечности, экстензоров бедра (VL) и голени (GM) левой конечности, а в фазу переноса – экстензоров бедра (VL) и голени (GM) правой конечности, флексоров бедра (BF) и голени (TA) левой конечности.

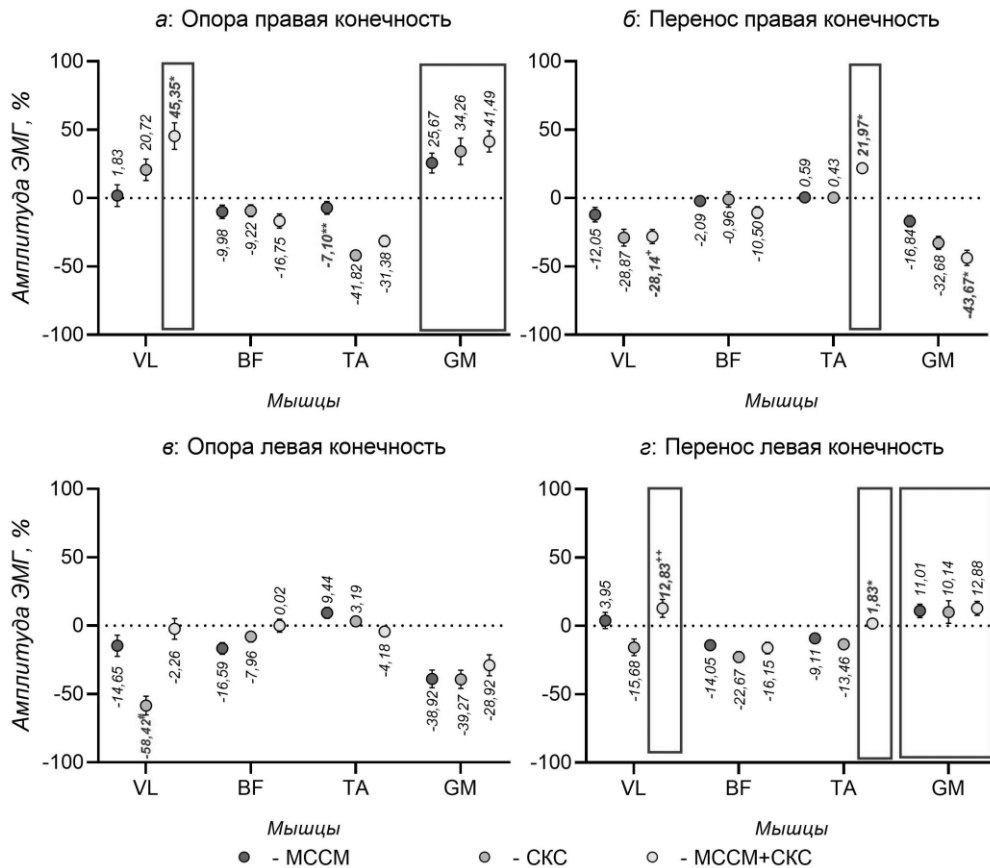
4. МССМ совместно с СКС повышает реципрокность мышц-антагонистов бедра (VL×BF) в фазах опоры правой и переноса левой конечностей, а мышц-антагонистов голени (TA×GM) – в фазы опоры левой и переноса правой конечностей. Данная трёхуровневая стимуляция во время бегового шага в фазе опоры правой конечности повышает синергию гетеронимных мышц-экстензоров (VL×GM) и флексоров (BF×TA), в фазе переноса – мышц-экстензоров (VL×GM) левой конечности.

5. Неинвазивное мультисегментарное электрическое воздействие в различные фазы движения бегового шага совместно с СКС повышает в фазу опоры левой конечности активность Ib и II афферентов экстензора стопы (GM), в фазу переноса – активность Ib экстензора стопы (GM) правой конечности и афферентов Ib, II флексора стопы (TA) левой конечности. При этом перекрёстные афферентные взаимодействия гомологичных мышц проявляются наибольшей активностью афферентов Ia, Ib, II правого сгибателя стопы (TA) в фазу опоры и правого разгибателя стопы (GM) в фазу переноса, а фазу опоры левой конечности, напротив, наиболее выражена активность афферентов Ia, Ib, II разгибателя стопы (GM), при ее переносе аналогичных афферентов от сгибателя стопы (TA).

#### **4.5. Сравнительный анализ электростимуляции разных зон спинного мозга на электромиографические и кинематические показатели при скоростных локомоторных движениях у спортсменов-легкоатлетов**

Сравнительный анализ нейромодуляции моторной системы посредством чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга при скоростных локомоторных движениях у спортсменов-легкоатлетов проводился по показателям приростов ЭМГ-активности проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей, коэффициентов реципрокности и синергии, импульсной активности первичных и вторичных афферентов мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей. Бег представляет собой циклические движения динамического характера (Э.С. Озолин, 2010; С.Н. Павлов, И.Х. Вахитов, 2013; В.И. Никитин, 2016), поэтому для оценки эффективности электростимуляционных воздействий разных зон спинного мозга мы применяли модифицированную формулу С. Броди (П.З. Сирус, 1973, 1983; И.В. Алексеева, 2020), позволяющую проанализировать темпы прироста показателей в динамике по циклам выполненных шагов. С этой целью у каждого спортсмена рассчитывался темп прироста исследуемых показателей за каждый цикл бегового шага из 16 без воздействия и при разных зонах стимуляционных влияний на спинной мозг. Затем для каждого экспериментального условия данные по каждому показателю сводились в один массив для вычисления среднего значения. Следует отметить, что темп прироста может иметь положительные и отрицательные величины, а также быть равным нулю. В наших исследованиях показано, что скоростной бег в зависимости от фазы движения без электрического воздействия и во время представляет собой определённый ЭМГ-паттерн напряжения или расслабления мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей. Следовательно, стоило ожидать положительные и отрицательные показатели, и поэтому для оценки электростимуляционных воздействий разных зон спинного мозга на функциональное состояние НМА спортсменов-легкоатлетов при скоростных

ЛОКОМОТОРНЫХ ДВИЖЕНИЯХ МЫ УЧИТЫВАЛИ ТОЛЬКО ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ ПРИРОСТЫ ПОКАЗАТЕЛЕЙ.



**Рисунок 36** – Приросты амплитуды ЭМГ-активности мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки при стимуляции разных зон спинного мозга, % от условий без стимуляции спинного мозга, % (n=9).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости p=0,05 (критерий Краскела-Уоллиса); \* – достоверные отличия в показателях амплитуды ЭМГ при МССМ+СКС в сравнении со СКС и МССМ; \*\* – достоверные отличия в показателях амплитуды ЭМГ при МССМ в сравнении с СКС и МССМ+СКС; + – достоверные отличия в показателях амплитуды ЭМГ при МССМ+СКС в сравнении с МССМ; ++ – достоверные отличия в показателях амплитуды ЭМГ при МССМ+СКС в сравнении с СКС; # – достоверные отличия в показателях амплитуды ЭМГ при СКС в сравнении с МССМ+СКС и МССМ.

Из приведённых данных на рисунке 36 а, б видно, что нейромодуляционное влияние чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга при выполнении скоростных локомоторных движений спортсменами-легкоатлетами характеризуется в фазе опоры бегового шага более выраженными темпами приростов амплитуды ЭМГ

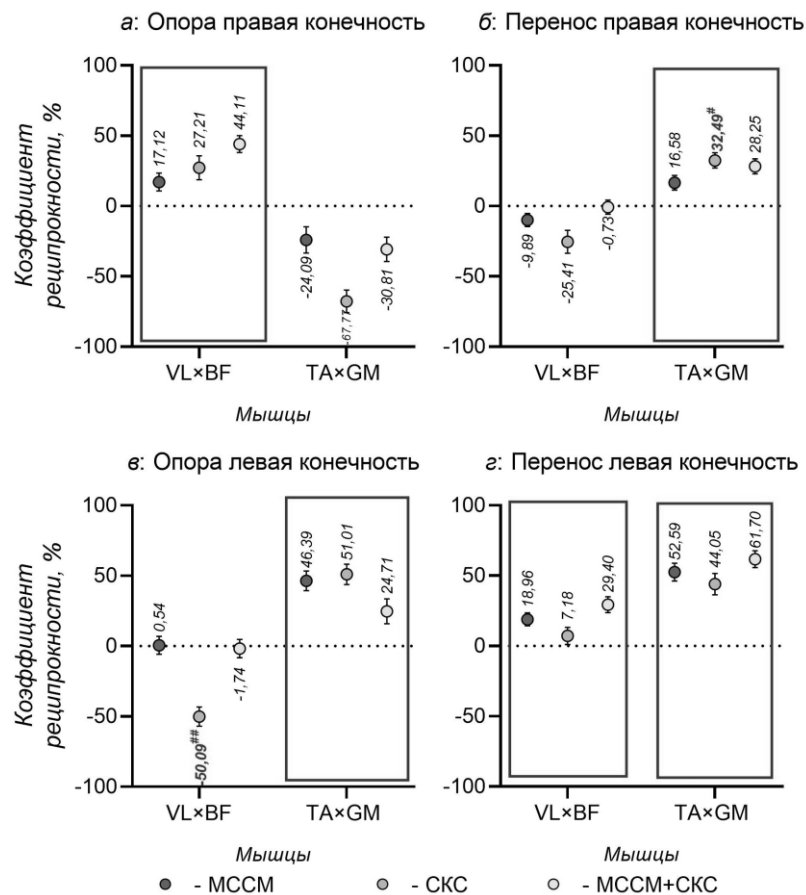
экстензоров бедра (VL) и голени (GM) правой конечности, а в фазе ее переноса – повышением активности флексора (TA) голени. Наибольшее стимуляционное влияние во время проталкивания пассивной беговой дорожки был получен при МССМ в различные фазы движения ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -фаза переноса +  $L_1$ - $L_2$ -фаза опоры) совместно с СКС ( $Co_1$ - $Co_2$ ) при опоре и переносе правой конечности. Так, прирост амплитуды ЭМГ-активности экстензора (VL) при опоре на правую конечность и флексора (TA) при ее переносе достоверно значимо больше на 24,63-43,52% ( $p^*$  от 0,000 до 0,045) и 21,38-21,54% ( $p^*=0,000$ ) по сравнению с МССМ и СКС (Рисунок 36 а, б).

Однако при МССМ в сочетании с СКС зарегистрирован незначительный прирост амплитуды ЭМГ BF в фазе опоры левой конечности и достоверно значимых различий при сравнении с двумя другими стимуляциями не обнаружено ( $p^*$  от 0,099 до 0,742; Рисунок 36 в). В фазу переноса левой конечности при данном стимуляционном воздействии на спинной мозг обнаружены достоверно значимые приросты амплитуды ЭМГ экстензора (VL) и флексора (TA) относительно двух других стимуляционных воздействий ( $p^{++}=0,022$ ;  $p^*$  от 0,000 до 0,025; Рисунок 36 г).

Следует отметить, что при всех применяемых видах стимуляционных воздействий на спинной мозг при скоростном беговом шаге зафиксированы большие величины приростов электрической активности экстензоров (GM) в фазу опоры правой конечности (Рисунок 36 а) и в фазу переноса левой конечности (Рисунок 36 г), причём при опоре правой конечности данные показатели были выше, чем при переносе левой конечности.

Как видно из данных на рисунке 36 а-г, при чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга имеет место определённое количество отрицательных приростов, сопровождающихся снижением амплитуды ЭМГ-активности билатеральных мышц в фазе опоры и переноса бегового шага. При всех видах неинвазивного электрического воздействия на спинной мозг выявлены отрицательные приросты амплитуды ЭМГ флексоров (BF) в фазах опоры правой конечности, переноса правой и левой

конечностей, флексоров (ТА) – в фазах опоры правой конечности, экстензоров (VL, GM) – в фазе опоры правой и переносе левой конечности. Во время МССМ и СКС приросты ЭМГ-активности снизились в флексоре бедра (BF) в фазу опоры левой конечности (Рисунок 36 в), а также в флексоре голени (ТА) в фазу переноса левой конечности (Рисунок 36 г), при МССМ+СКС – в флексоре (ТА) во время опоры на левую конечность (Рисунок 36 в), а при СКС – в экстензоре (VL) при переносе левой конечности (Рисунок 36 г).



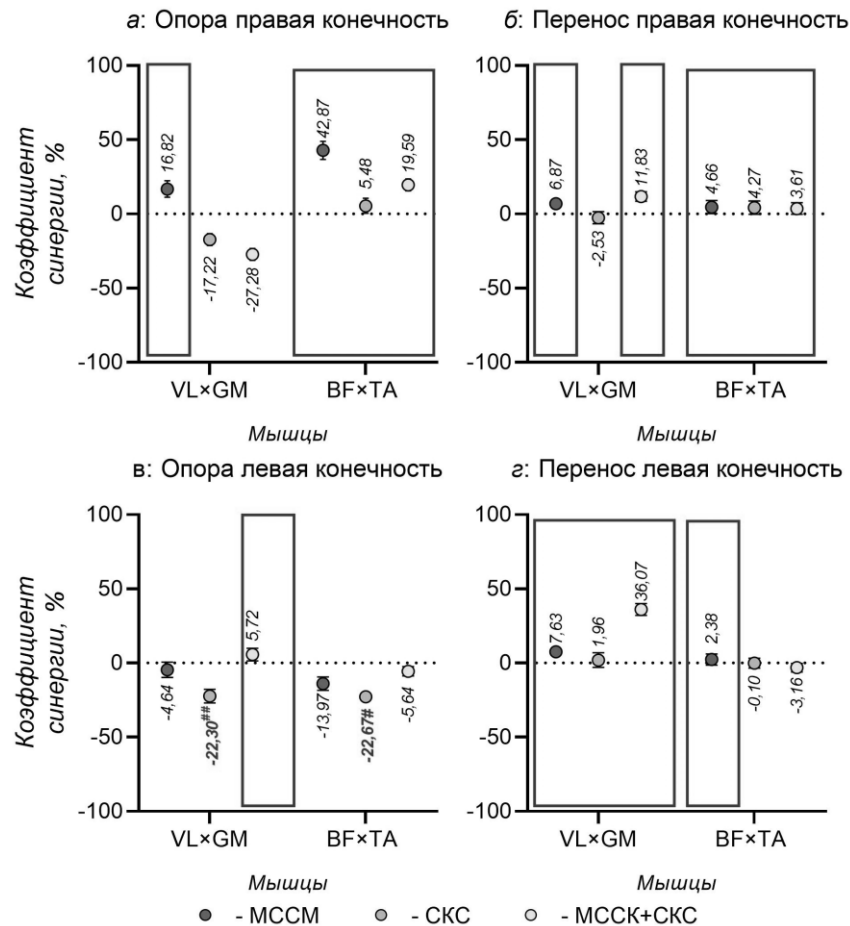
**Рисунок 37** – Приросты коэффициентов реципрокности гомонимных мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки при стимуляции разных зон спинного мозга, % от условий без стимуляции спинного мозга, % (n=9).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости p=0,05 (критерий Краскела-Уоллиса); # – достоверные отличия в коэффициентах реципрокности при СКС в сравнении с МССМ; ## – достоверные отличия в коэффициентах реципрокности при СКС в сравнении с МССМ+СКС и МССМ.

На рисунке 37 а-г представлены приросты коэффициентов реципрокности гомонимных мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки при стимуляции разных зон спинного мозга у спортсменов-легкоатлетов. Анализ этих данных показал, что при всех видах стимуляционного воздействия на спинной мозг наибольшие приросты коэффициентов реципрокности выявлены в мышцах-антагонистах бедра в фазу опоры (Рисунок 37 а) и мышцах-антагонистах голени в фазу переноса правой конечности (Рисунок 37 б). Можно также заметить, что в фазу переноса правой конечности наибольшее воздействие ЧЭССМ отмечалось при СКС в сравнении с МССМ ( $p^{\#}=0,035$ ; Рисунок 37 б).

Также обращает на себя внимание, что влияния всех видов ЧЭССМ проявляются положительными приростами коэффициентов реципрокности мышц-антагонистов голени в фазе опоры левой конечности (Рисунок 37 в), мышц-антагонистов бедра и голени левой конечности в фазе ее переноса (Рисунок 37 г). Между тем при различных видах неинвазивного электрического воздействия на спинной мозг установлены отрицательные приросты коэффициентов реципрокности мышц-антагонистов билатеральных конечностей в фазе опоры правой и левой конечностей мышц голени и бедра соответственно (Рисунок 37 а, в), а также мышц бедра в фазе переноса правой конечности (Рисунок 37 б).

Иные результаты, представленные на рисунке 38 а-г, получены при анализе приростов коэффициентов синергии гетеронимных мышц билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки при стимуляции разных зон спинного мозга. Видно, что при всех стимуляционных воздействиях на спинной мозг приросты коэффициентов синергии в большинстве случаев преобладали во флексорах (BF×TA) при опоре и переносе правой конечности (Рисунок 38 а, б), а также в экстензорах (VL×GM) при переносе левой конечности (Рисунок 38 г).

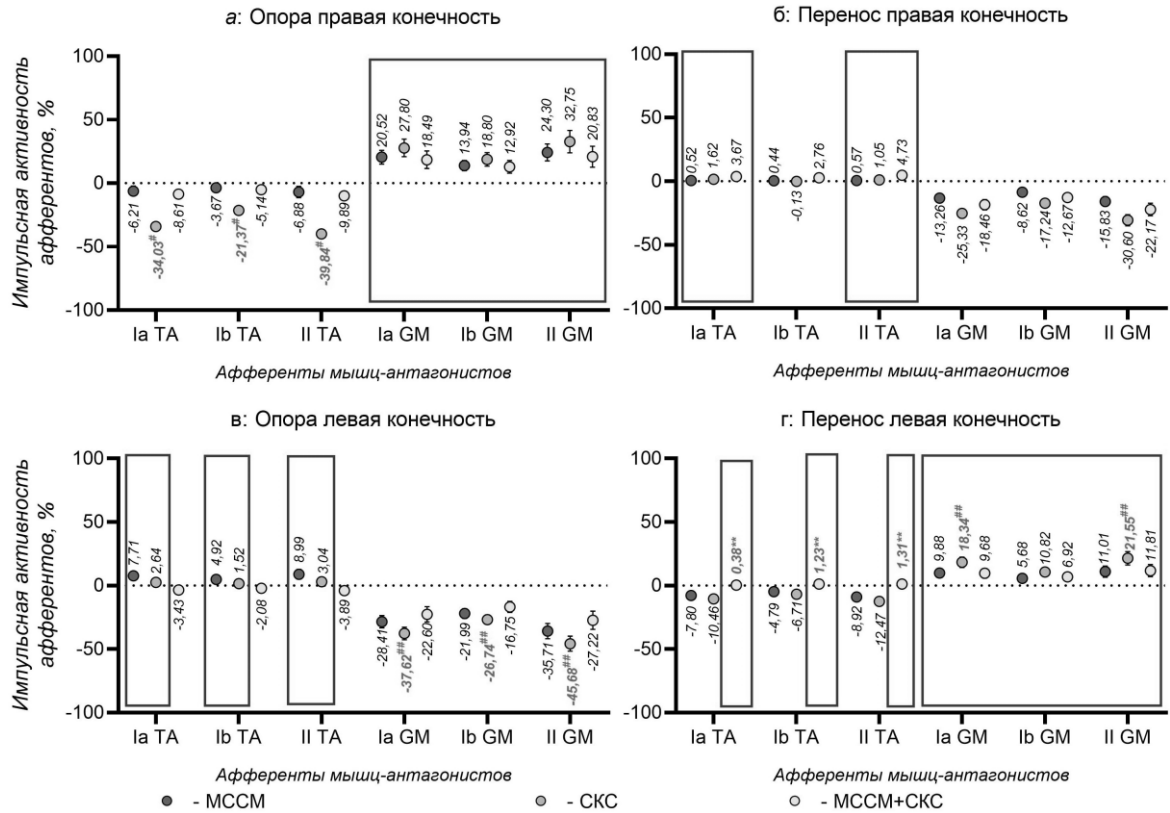


**Рисунок 38** – Приросты коэффициентов синергии гетеронимных мышц-агонистов билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки при стимуляции разных зон спинного мозга, % от условий без стимуляции спинного мозга, % (n=9).

**Примечание:** VL – m. vastus lateralis; BF – m. biceps femoris; TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Краскела-Уоллиса); # – достоверные отличия в коэффициентах синергии при СКС в сравнении с МССМ; ## – достоверные отличия в коэффициентах синергии при СКС в сравнении с МССК+СКС и МССМ.

При МССМ в зонах  $T_{11}$ - $T_{12}$ -фаза переноса+ $L_1$ - $L_2$ -фаза опоры выявлен незначительный прирост коэффициентов синергии экстензоров (VL×GM) в фазу опоры правой конечности, а при селективной стимуляции области  $Co_1$ - $Co_2$  и МССМ в трёх зонах  $T_{11}$ - $T_{12}$ -фаза переноса+ $L_1$ - $L_2$ -фаза опоры+ $Co_1$ - $Co_2$ , напротив, отмечалось их снижение (Рисунок 38 а). Аналогичные влияния разных видов ЧЭССМ выявлены во флексорах (BF×TA) при переносе левой конечности во время бегового шага (Рисунок 38 г). Отметим, что при трёхуровневой МССМ+СКС прирост коэффициентов синергии больше в экстензорах

(VL×GM) при опоре правой и левой конечностей (Рисунок 38 б, в), а при двухуровневой МССМ – в экстензорах (VL×GM) при переносе правой конечности (Рисунок 38 б).



**Рисунок 39** – Приросты импульсной активности первичных и вторичных афферентов мышц-антагонистов голени билатеральных нижних конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага во время проталкивания пассивной беговой дорожки при стимуляции разных зон спинного мозга, % от условий без стимуляции спинного мозга, % (n=9).

**Примечание:** TA – m. tibialis anterior; GM – m. gastrocnemius medialis; p – достоверные отличия при уровне значимости  $p=0,05$  (критерий Краскела-Уоллиса); # – достоверные отличия в импульсной активности при СКС в сравнении с МССМ+СКС и МССМ; ## – достоверные отличия в импульсной активности при СКС в сравнении с МССМ+СКС; \* – достоверные отличия в импульсной активности при МССМ+СКС в сравнении с СКС и МССМ; \*\* – достоверные отличия в импульсной активности при МССМ в сравнении с СКС и МССМ+СКС.

Данные, представленные на рисунке 39 а-г свидетельствуют, что на фоне применения различных видов ЧЭССМ во время проталкивания пассивной беговой дорожки спортсменами в фазу опоры правой конечности (Рисунок 39 а) и переноса левой конечности (Рисунок 39 г) отмечались наибольшие приросты в импульсной активности первичных и вторичных

афферентных волокон экстензора GM, а при переносе правой конечности наблюдались незначительные влияния различных видов ЧЭССМ на приросты в импульсной активности афферентов Ia и II флексора ТА (Рисунок 39 б). Стоит отметить, что трёхуровневая МССМ+СКС при переносе левой конечности оказывала наибольшее нейромодулятивное влияние на активность первичных и вторичных афферентных волокон флексора ТА в сравнении с двухуровневой МССМ ( $p^{**}=0,000$ ; Рисунок 39 г) и одноуровневой СКС ( $p^{**}=0,000$ ; Рисунок 39 г). Нейромодулятивное влияние одноуровневой СКС выражался в наибольших приростах импульсной активности афферентов Ia и II групп левого экстензора GM по сравнению с трёхуровневой МССМ ( $p^{\#\#}=0,033$ ;  $p^{\#\#}=0,047$ ; Рисунок 39 г).

Вместе с тем влияния различных видов неинвазивного электрического воздействия на спинной мозг сопровождались отрицательными приростами, указывающими на снижение импульсной активности первичных и вторичных афферентов в фазы опоры и переноса бегового шага. По нашим данным, при всех стимуляционных воздействиях обнаружено снижение приростов импульсной активности афферентов I и II групп флексора ТА в фазе опоры правой конечности (Рисунок 39 а), в фазе опоры левой конечности (Рисунок 39 в), а также в фазе переноса правой конечности – экстензора GM (Рисунок 39 б). Причём при СКС во время опоры на правую конечность отмечен выраженный эффект воздействия, проявляющийся наибольшими приростами активности первичных и вторичных афферентов флексора ТА в сравнении с МССМ+СКС ( $p^{\#}=0,000$ ; Рисунок 39 а) и МССМ ( $p^{\#}=0,000$ ; Рисунок 39 а), а при опоре на левую конечность во время бегового шага – приростами активности аналогичных афферентов экстензора GM по сравнению с МССМ+СКС ( $p^{\#\#}$  от 0,031 до 0,033; Рисунок 39 в).

Нами проведён анализ кинематических показателей, зарегистрированных во время проталкивания спортсменами пассивной ленты тредбана в течение 10 секунд, без чрескожной электрической стимуляции спинного мозга и во время элетровоздействия на разные зоны спинного

мозга. Для каждого экспериментального условия оценивали следующие кинематические параметры скоростных локомоторных движений в цикле двойного бегового шага: темп бега, дистанцию, скорость и ускорение антропометрических точек (вертельной, верхнеберцовой, нижеберцовой и конечной) билатеральных сторон тела в 3D-пространстве (Таблица 7).

**Таблица 7** – Кинематические характеристики скоростных локомоторных движений в цикле двойного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов во время проталкивания пассивной беговой дорожки при неинвазивной электрической стимуляции разных зон спинного мозга и без электровоздействия, n=9, M [Min-Max].

Показатели	Без стимуляции (контроль) (1)	Зоны стимуляции спинного мозга			Р-уровень
		МССК T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> -фаза переноса + L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> -фаза опоры (2)	СКС Co <sub>1</sub> -Co <sub>2</sub> (3)	МССК+СКС T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> -фаза переноса + L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> -фаза опоры + Co <sub>1</sub> -Co <sub>2</sub> (4)	
Темп бега, количество шагов в течение 10 секунд	17,78 [16; 19]	18,44 [16; 20]	17,67 [16; 19]	<b>18,67</b> [17; 19]	P <sub>1-2</sub> =0,064 P <sub>1-3</sub> =0,575 <b>P<sub>1-4</sub>=0,030</b> <b>P<sub>2-3</sub>=0,005</b> P <sub>2-4</sub> =0,346 <b>P<sub>3-4</sub>=0,001</b>
Дистанция антропометрических точек Врт×Вбц×Нбц×Кнч, мм	0,73 [0,01; 2,67]	0,73 [0,01; 2,42]	0,72 [0,02; 2,27]	0,77 [0,01; 4,26]	P <sub>1-2</sub> =1,000 P <sub>1-3</sub> =0,905 P <sub>1-4</sub> =0,164 P <sub>2-3</sub> =0,159 P <sub>2-4</sub> =0,346 P <sub>3-4</sub> =0,408
Скорость перемещения антропометрических точек Врт×Вбц×Нбц×Кнч, мм/с	2,80 [0,03; 14,84]	2,76 [0,02; 12,92]	2,77 [0,02; 6,84]	<b>2,87</b> [0,04; 26,65]	<b>P<sub>1-2</sub>=0,030</b> <b>P<sub>1-3</sub>=0,039</b> <b>P<sub>1-4</sub>=0,011</b> P <sub>2-3</sub> =0,942 <b>P<sub>2-4</sub>=0,000</b> <b>P<sub>3-4</sub>=0,003</b>
Ускорение антропометрических точек Врт×Вбц×Нбц×Кнч, мм/с*м	0,29 [0,03; 14,84]	0,28 [0,01; 7,37]	0,29 [0,01; 6,40]	<b>0,55</b> [0,01; 33,70]	P <sub>1-2</sub> =0,094 P <sub>1-3</sub> =0,420 <b>P<sub>1-4</sub>=0,006</b> P <sub>2-3</sub> =0,239 <b>P<sub>2-4</sub>=0,001</b> P <sub>3-4</sub> =0,073

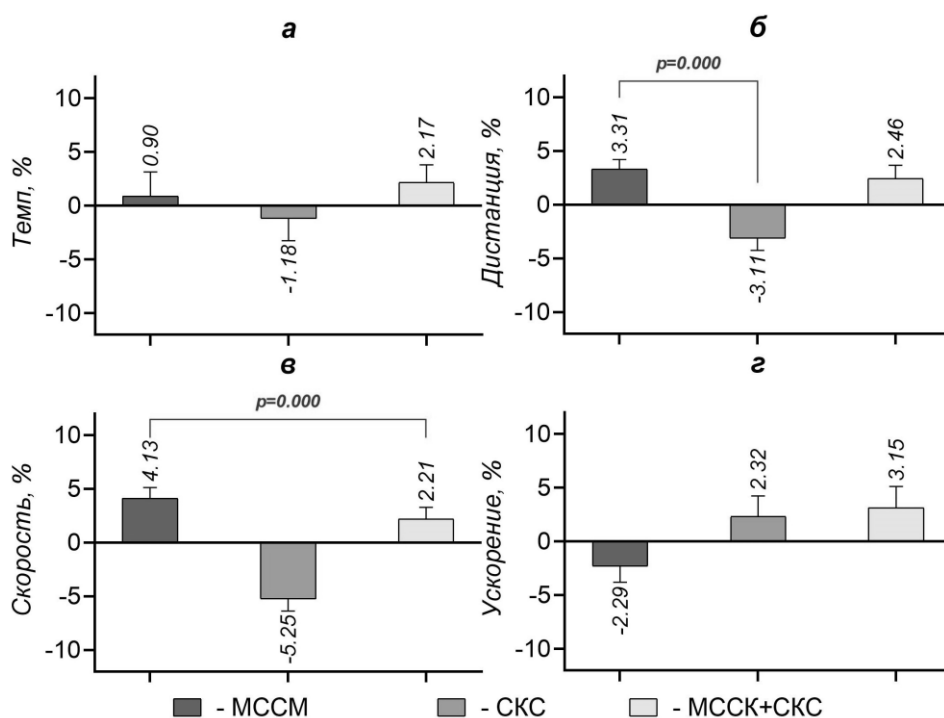
**Примечание:** Врт – вертельная, Вбц – верхнеберцовая, Нбц – нижеберцовая, Кнч – конечная; р – достоверные отличия при уровне значимости p=0,05 (критерий Вилкоксона).

Как видно из данных, приведённых в таблице 7, под влиянием неинвазивной электрической стимуляции разных зон спинного мозга изменяются основные кинематические характеристики скоростных локомоторных движений в цикле двойного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов. Так, число беговых шагов при проталкивании пассивной ленты тредбана в течение 10 секунд спортсменами без воздействия электрической стимуляции на спинной мозг составило в среднем по группе 17,78 шагов, а при МССМ в различные фазы движения ( $T_{11}-T_{12}$ -фаза переноса+ $L_1-L_2$ -фаза опоры) совместно со СКС ( $Co_1-Co_2$ ) темп бега достоверно значимо повышался на 1,05 раза ( $p=0,030$ ) в сравнении с контролем. Отметим, что не выявлено достоверных изменений в темпе бега при двух других стимуляционных воздействиях на спинной мозг (Таблица 7;  $p=0,064$ ;  $p=0,575$ ), однако повышение данного показателя прослеживалось при МССМ на 1,04 раза ( $p=0,064$ ).

Существенных различий величин дистанции антропометрических точек в разных экспериментальных условиях в сравнении с контролем выявлено не было (Таблица 7), наблюдалась всего лишь незначительная разница при МССМ+СКС, не превышающая 5,48% ( $p=0,164$ ).

Наиболее значимые различия обнаружены при сопоставлении скорости и ускорения перемещений антропометрических точек при МССМ+СКС (Таблица 7). Так, скорость и ускорение антропометрических точек билатеральных сегментов тела при данном трёхуровневом воздействии была больше контрольных значений на 2,44% ( $p=0,011$ ) и 47,27% ( $p=0,006$ ). Заслуживает внимание то, что скорость антропометрических точек при МССК в различные фазы движения и СКС по сравнению в условиях без стимуляции снижалась на 1,45% ( $p=0,030$ ) и 1,08% ( $p=0,039$ ) соответственно, а показатель ускорения антропометрических точек снизился только при МССК на 3,57% ( $p=0,094$ ) и значимо не отличался от контрольных значений ( $p=0,094$ ).

Результаты сравнения темпов прироста, представленных на рисунке 40, указывают на то, что по большинству кинематических показателей наиболее выраженные стимуляционные влияния во время проталкивания пассивной беговой дорожки в течение 10 секунд были получены при двух методах стимуляционного воздействия на спинной мозг – как отдельно при мультисегментарной стимуляции в различные фазы движения (МССК), так и совместно с применением ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения (МССМ+СКС). При двух данных стимуляционных воздействиях на спинной мозг выявлено повышение темпов прироста в таких показателях, как темп бега (Рисунок 40 а), дистанция (Рисунок 40 б) и скорость антропометрических точек билатеральных сегментов тела (Рисунок 40 в), а при СКС и совместном ее использовании с мультисегментарной стимуляцией в различные фазы движения (МССМ+СКС) – только в показателе ускорения антропометрических точек (Рисунок 40 г).



**Рисунок 40** – Приросты кинематических показателей скоростных локомоторных движений в цикле двойного бегового шага спортсменов-легкоатлетов во время проталкивания пассивной беговой дорожки при неинвазивной электрической стимуляции разных зон спинного мозга, % (n=9).

**Примечание:** p – достоверные отличия при уровне значимости p=0,05 (критерий Краскела-Уоллиса).

Обращает на себя внимание, что положительные приросты по всем изучаемым кинематическим показателям скоростных циклических движений отмечаются только при мультисегментарном симуляционном воздействии на спинной мозг в зонах T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> в фазу переноса и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> в фазу опоры в сочетании с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения (Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>) (Рисунок 40 а-г), а следовательно, данный трёхуровневый метод неинвазивного электростимуляционного воздействия на спинной мозг является наиболее эффективным для повышения скоростных способностей у спортсменов-легкоатлетов.

В целом анализ приведённых данных свидетельствует о том, что эффективными зонами спинного мозга для неинвазивного электрического воздействия является мультисегментарная стимуляция в различные фазы движения (T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub>-фаза переноса+L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>-фаза опоры) совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения (Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>). Эффект данного стимуляционного воздействия на спинной мозг сопровождается наибольшими темпами приростов амплитуды ЭМГ-активности экстензора бедра в фазах опоры правой и переносе левой конечностей, флексора голени в фазе переноса правой и левой конечностей, импульсной активности афферентных Ia, Ib, II волокон флексора стопы при переносе левой конечности.

Сравнение абсолютных значений кинематических показателей скоростных локомоторных движений у спортсменов-легкоатлетов в условиях их выполнения при неинвазивной электрической стимуляции разных зон спинного мозга и без электровоздействия на спинной мозг, показывает существенное повышение темпа бега, скорости и ускорении антропометрических точек посредством мультисегментарного электростимуляционного воздействия на спинной мозг на уровне T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в фазу переноса и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков в фазу опоры в сочетании с ритмической электрической стимуляцией зоны копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>. Влияние данного сочетанного стимуляционного воздействия проявляется и в положительных тенденциях прироста темпа ритма бега, дистанции, скорости и ускорений антропометрических точек, характеризующих скоростные способности у спортсменов-легкоатлетов.

## ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

В результате собственных исследований на основании изучения особенностей вызванных моторных ответов скелетных мышц билатеральных нижних конечностей было установлено, что у спортсменов-легкоатлетов при накожном электростимуляционном воздействии зон нижнегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков, верхнепоясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков и копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> в положении лёжа на кушетке лицом вниз в состоянии относительного мышечного покоя, имели место отличительные особенности в возбудимости спинальных центров мышц бедра и голени билатеральных конечностей. Рефлекторные моторные ответы у спортсменов-легкоатлетов различались в зависимости от зоны стимуляции спинного мозга, направления расположения мышц (проксимально и дистально) и стороны (правая и левая) конечности, с которой мышечные ответы были вызваны одиночным максимальным стимулом (90 мА). Например, однократная стимуляция зоны грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков вызывала большую рефлекторную возбудимость спинальных  $\alpha$ -мотонейронов мышц-антагонистов бедра (RF, BF) билатеральных нижних конечностей, но меньшую – в спинальных центрах мышц-антагонистов голени (TA, GM), а мышечные ответы экстензора стопы (GM) правой и левой конечностей превалировали над ответами флексоров (TA) билатеральных конечностей. Мышечные ответы проксимальных мышц-антагонистов бедра (RF, BF) и дистальных мышц голени (GM) билатеральных конечностей, вызываемые стимуляцией зоны поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков, превышали ответы проксимальных мышц-голени (TA) одноименных конечностей, возбудимость спинального центра экстензора бедра (RF) правой конечности доминировала над возбудимостью флексора (TA) голени, флексора бедра (BF) правой конечности – над дистальными мышцами-антагонистами (TA, GM), проксимальных мышц-антагонистов (RF, BF) левой конечности – над флексором (TA) голени симметричной конечности. Анализ и систематизация накопившихся данных показал, что в

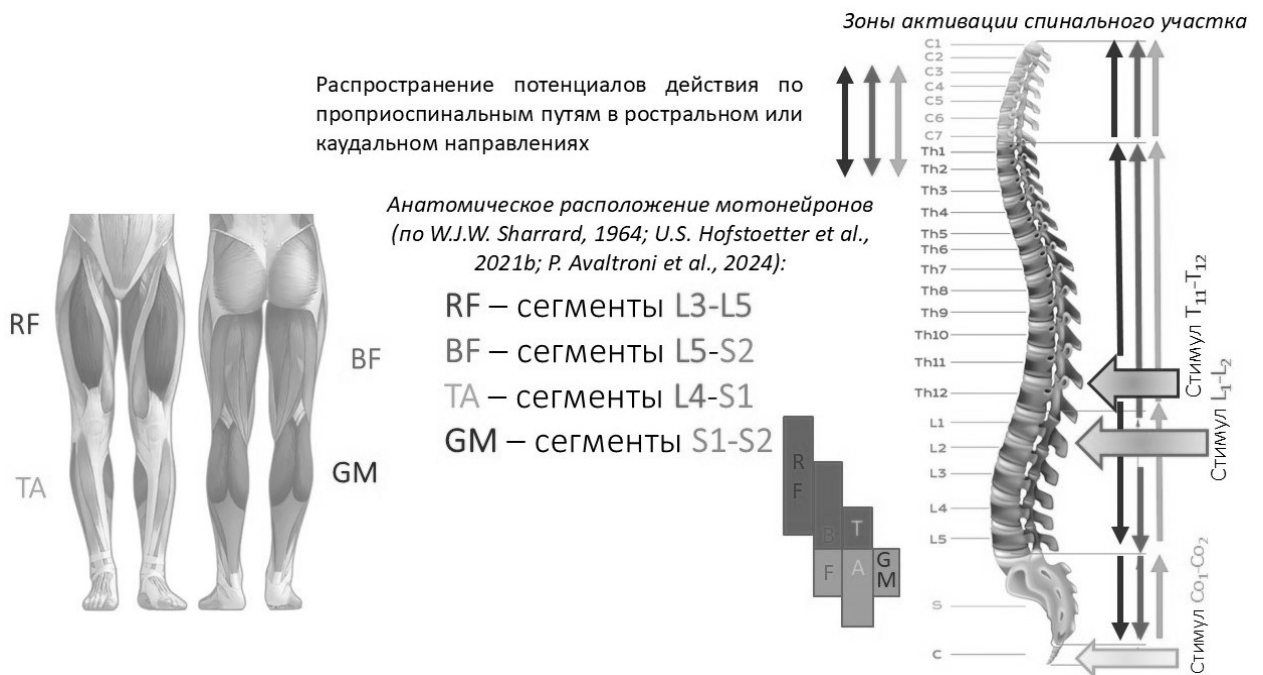
настоящее время накопилось многочисленное количество исследований в области изучения рефлекторных мышечных ответов билатеральных конечностей, вызываемых стимуляцией зон шейных, грудных, поясничных и крестцовых сегментов спинного мозга у здоровых людей (О.В. Ланская, 2014; K. Minassian et al., 2007, 2020; G. Courtine et al., 2007; K. Kitano et al., 2009; M.A. Sabbahi, Y.S. Sengul, 2011, 2012; F.D. Roy et al., 2012; A. Saito et al., 2019), при стимуляции зон шейного, пояснично-крестцового утолщений у спортсменов разной квалификации, специализирующихся в баскетболе, волейболе, лыжных гонках, лёгкой атлетике (О.В. Ланская, 2014), при стимуляции зоны нижегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков у спортсменов, специализирующихся в беге на короткие дистанции (Е.А. Михайлова и др., 2010), и при патологических состояниях (см. обзоры S. Tajali et al., 2024; A.K. Kanakis et al., 2024). Однако, теоретические сведения целенаправленного изучения особенностей ВМО скелетных мышц билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов при чрескожном электростимуляционном воздействии зон нижегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков, верхнепоясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков и копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> нами не обнаружены. Следовательно, полученные нами результаты о различии в моторных ответах билатеральных конечностей дополняют их более точными данными о рефлекторной возбудимости спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей у спортсменов, специализирующихся в беге на короткие дистанции.

Совершенно новые данные ВМО билатеральных нижних конечностей получены нами при однократной стимуляции зоны копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>. Ещё в работе Н. Gabby с соавторами (2002) установлена возможность активации нейронных сетей крестцовых позвонков спинного мозга и копчикового сплетения (L<sub>4</sub>-Co<sub>3</sub>), обеспечивающих ритмические движения хвоста у новорожденных спинальных крыс, фармакологическими и стимуляционными воздействиями. По данным М. Cherniak с соавторами (2017), на моторный ритм нижних конечностей можно влиять с помощью

фармакологической стимуляции копчикового и крестцового отделов. В данной работе чередующиеся ритмические пачки нервных импульсов пулов сгибательных мотонейронов вызывались посредством активации метоксалином крестцово-копчиковых нейронных сетей у пациентов с травмами спинного мозга. До настоящего времени не изучались возможности вызова мышечных ответов у человека с помощью неинвазивной электростимуляции спинного мозга в области копчикового сплетения на уровне  $S_0$ - $S_2$ . Нами впервые установлено, что при максимальной одиночной силе стимула в зоне копчикового сплетения на уровне  $S_0$ - $S_2$  амплитуда ВМО мышц-экстензоров голени (GM) билатеральных конечностей больше в сравнении с проксимальными мышцами-антагонистами (RF, BF) и дистальными флексорами (TA) правой и левой конечностей, при этом наибольшая рефлекторная возбудимость мотонейронного пула выражена в спинальных центрах флексора бедра (BF) и экстензора голени (GM) левой конечности по сравнению с одноименными мышцами контралатеральной конечности.

Одним из результатов нашей работы является тот факт, что при стимуляции вышележащих зон позвоночника на уровне грудных  $T_{11}$ - $T_{12}$  позвонков и поясничных  $L_1$ - $L_2$  позвонков выявлена большая рефлекторная активность проксимальных мышц билатеральных конечностей, а при стимуляции нижележащей зоны позвоночника в области копчикового сплетения – мышц-экстензоров голени (GM) симметричных конечностей. Мы полагаем, что такой эффект может быть связан с различным расстоянием анатомического расположения мотонейронных пулов мышц бедра и голени в сегментах спинного мозга (RF – сегменты  $L_3$ - $L_5$ , BF – сегменты  $L_5$ - $S_2$ , TA – сегменты  $L_4$ - $S_1$ , GM – сегменты  $S_1$ - $S_2$ ; W.J.W. Sharrard, 1964; U.S. Hofstoetter et al., 2021b; P. Avaltroni et al., 2024) и зонами активации спинального участка ( $T_{11}$ - $T_{12}$ ,  $L_1$ - $L_2$ ,  $S_0$ - $S_2$ ) (Рисунок 41), при которых потенциалы действия будут распространяться по проприоспинальным путям в ростральном или каудальном направлениях к двигательным ядрам флексоров и экстензоров

бедр и голени, вызывая наибольшие рефлекторные ответы мышц от близлежащих стимуляционных зон спинного мозга.



**Рисунок 41** – Анатомическое расположение мотонейронных пулов мышц бедра и голени в сегментах спинного мозга и зонами активации спинального участка.

В литературе накопилось большое количество работ о постактивационных влияниях неинвазивной стимуляции спинного мозга её влиянии на функциональное состояние моторной системы человека (Р.М. Городничев и др., 2013; С.А. С. А. Федоров, Р. М. Городничев, 2016; Федоров и др., 2017; Л.В. Рощина, А.А. Челноков, 2020; А.А. Челноков и др., 2022; D.A. Gladchenko et al., 2022; Д.А. Гладченко и др., 2024; T. Yamaguchi et al., 2017; Y. Al'joboori et al., 2021; S. Massey et al., 2024). В то же время мы не располагаем данными о том, как проявляют себя спинальные нейрональные структуры мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей на воздействие кратковременной ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения в области Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>. Наши исследования показали, что кратковременная ритмическая электрическая стимуляция копчикового сплетения продолжительностью 10 и 60 секунд приводит к изменению амплитуды моторных ответов, вызываемых однократной электрической

стимуляцией спинного мозга на уровне нижнегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков (по средней линии). Такая динамика амплитуды ВМО отражала опосредованное постактивационное влияние стимуляции копчикового сплетения на возбудимость мотонейронных пулов. Кратковременное воздействие 10- и 60-секундной ритмической стимуляции копчикового сплетения в области Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> у спортсменов-легкоатлетов приводило к разнонаправленным изменениям в возбудимости спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей: у части спортсменов возбудимость повышалась, у части – снижалась. В целом постактивационное влияние ритмической электрической стимуляции в области копчикового сплетения у спортсменов, вне зависимости от продолжительности стимуляционного воздействия, проявлялся преимущественно облегчающими влияниями на мотонейронные пулы спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей.

При рассмотрении возможных физиологических механизмов, лежащих в основе облегчения/торможения спинальных центров мышц-антагонистов бедра и голени билатеральных конечностей, можно предположить, что причиной этого, вероятно, может быть изменение свойств синапсов, локализующихся в нейрональных сетях, обеспечивающих генерирование вызванных моторных ответов. Литературные данные последних лет (Ю.К. Столбков, Ю.П. Герасименко, 2021; Л.В. Рощина, 2021; K.L. Thatcher et al., 2025) указывают, что ритмическое электрическое воздействие на структуры моторной системы приводит к разнообразным функциональным изменениям в нервно-мышечных синапсах, которые определяются размещением электродов для ЧЭССМ, интенсивностью стимуляции, частотой и продолжительностью. Многократная активация синапсов повышает потенциал покоя пресинаптической мембраны, и таким образом, способствует генерации потенциала действия в мышечном волокне, увеличению его амплитуды. Значительный по амплитуде потенциал действия обеспечивает выброс большого количества медиаторов в синаптическую

щель. Помимо этого, при ритмической стимуляции возрастает запас медиатора, готового к выделению. Следовательно, можно полагать, что синаптические изменения, обусловленные ритмическим электрическим воздействием, по-видимому, могут создавать более благоприятные условия для генерации потенциала действия в мышечных волокнах (Г.М. Барканов, Р.М. Городничев, 2022). Что касается других возможных физиологических процессов, определяющих облегчение/торможение (или подавление) мотонейронных пулов при чрескожной ритмической стимуляции копчикового сплетения, то вероятной причиной этого может быть активация спинальных интернейрональных тормозных сетей. На такую возможность указывают результаты исследования о влиянии электрической стимуляции спинного мозга на функциональную активность спинального торможения в системе мышц-антагонистов и синергистов голени у человека, которые показали, что в течение 20-минутной стимуляции спинного мозга на уровне T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков в состоянии относительного мышечного покоя выраженность реципрокного, нереципрокного, возвратного торможения снижалась, инвертируясь на их облегчение, а пресинаптического торможения (D2-торможение), по сравнению с другими видами, была больше и не отличалась на всем протяжении электрического воздействия на спинной мозг (Л.В. Рощина, 2021; А.А. Челноков и др., 2022; D. A. Gladchenko et al., 2022). Таким образом, для понимания нейрофизиологических механизмов воздействия ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения в перспективе дальнейших исследований необходимо более детально изучить ее влияние на активности спинальных тормозных механизмов в системе мышц-антагонистов и агонистов у здоровых людей и лиц с двигательными расстройствами. В недавних исследованиях, проведенных К. Minassian с коллегами (2024) также приводятся убедительные данные, что последствие 30-минутной неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга на уровне T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков временно восстанавливает пре- и постсинаптические тормозные сети спинного мозга мышц-антагонистов

бедра и голени у пациентов со спастичностью.

Как известно, локомоция – это динамический двигательный акт, запускаемый нисходящей командой из локомоторных областей, расположенных в стволе головного мозга, а затем выполняемый без сознательных усилий автоматически и стереотипно благодаря существованию нейронных сетей, расположенных в спинном мозге, так называемых центральных генераторов автоматизированных движений (O. Kiehn, 2016; A. Frigon et al., 2021). Большинство последних работ по локомоции человека направлены на анализ электронейромиографических и кинематических параметров нормальной ходьбы и бега (Р.М. Городничев и др., 2021; М. Г. Барканов, Р. М. Городничев, 2022; С.А. Моисеев и др., 2022; С.А. Моисеев, 2024; Д.А. Гладченко и др., 2024). Кроме того, в этих работах представлены электромиографические параметры, особенности мышечных синергий и кинематических характеристик ходьбы и бега ведущей конечности, обычно правой. В некоторых работах представлены данные об изменении функциональных различий мышц билатеральных нижних конечностей и их афферентного обеспечения при ходьбе (S. Liang et al., 2016; S. Gervasio et al., 2017). Однако, следует отметить, что данных по этой тематике ещё немного, поэтому, перед тем как исследовать нейромодулятивные влияния чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга на функциональное состояние НМА спортсменов-легкоатлетов во время скоростных локомоторных движений, мы изучили функциональные особенности активности билатеральных мышц нижних конечностей и их афферентного обеспечения при скоростном беге в различные фазы движения (опора и перенос) без стимуляционного воздействия на спинной мозг. Нами показано, что скоростной бег представляет собой перекрёстный внутримышечный паттерн напряжения мышц-антагонистов бедра и 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 экстензоров и флексоров, выраженными реципрокными отношениями гомонимных мышц-антагонистов бедра в фазу опоры правой конечности и переноса левой конечности, мышц-антагонистов голени – в фазу переноса правой конечности и опорный период левой конечности, синергетическими отношениями гетеронимных мышц-агонистов бедра и голени в фазу опоры правой конечности и переноса левой конечности, специфическими внутри- и межмышечными взаимодействиями первичных и вторичных афферентных волокон мышц-антагонистов голени, а также перекрёстными взаимодействиями афферентной активности гомологичных мышц голени билатеральных конечностей в разные фазы скоростного движения. Следует отметить, что при электромиографических исследованиях нами было обнаружено в фазу переноса бегового шага одновременное напряжение флексоров бедра (BF) правой и левой конечностей. О сходных изменениях биоэлектрической активности антагонистов билатеральных конечностей при реализации координированных действий сообщают многие авторы (Р.С. Персон, 1965; Я.Л. Славущкий, А.А. Бороздин, 1968; А.С. Витерзон, 1998; S. Rossignol et al., 2006; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; M.P. Côté et al., 2018). На основании полученных нами данных, можно предположить, что всю совокупность количественных сдвигов в ЭМГ-активности мышц бедра и 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 соответствующих мышц и опосредуемого взаимными модуляциями различных афферентных сигналов на интернейрональный аппарат спинного мозга.

Так, нами выявлена общая закономерность внутримышечных изменений импульсной активности первичных и вторичных афферентов мышц-антагонистов голени вне зависимости от фазы скоростных

локомоторных движений, проявляющаяся сильной импульсной активностью афферентов Ib экстензоров и флексоров голени, умеренной активностью – афферентов II и слабой – Ia афферентов. Сразу акцентируем внимание, что такая закономерность внутримышечного афферентного контроля скоростного локомоторного движения выявлена при неинвазивной электрической стимуляции разных зон спинного мозга у спортсменов-легкоатлетов.

Специальных исследований, направленных на изучение афферентного контроля беговых движений у человека, мы не обнаружили. Имеется несколько работ, посвящённых изучению афферентного Ib контроля локомоции у человека, на основе методики подавления H-рефлекса коротколатентной кондиционирующей стимуляцией высокопороговых афферентов (M.J. Stephens, J.F. Yang, 1996; M. Faist et al., 2006; M.J. Grey et al., 2007). Например, накожная 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 H-рефлекса камбаловидной мышцы, т.е. снижению нерцепторного торможения (M.J. Stephens, J.F. Yang, 1996; M. Faist et al., 2006; M.J. Grey et al., 2007). С другой стороны, показано, что в начале опоры шагательного цикла афференты Ib претиббиальной группы мышц правой конечности активируют  $\alpha$ -мотонейроны двуглавой мышцы правого бедра, способствуя устойчивости коленного сустава, что также указывает на синергетические гетеронимные связи проксимальных и дистальных мышц при ходьбе (M. Faist et al., 2006; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012). Проведённые нами исследования показывают, что в беговом шаге синергетические связи гетеронимных мышц-агонистов бедра и голени (BF×TA) выражены больше в фазу опоры правой и переноса левой конечностей.

Установлено, 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. Данный факт 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 может обуславливать более сильное нерцепрокное (Ib) торможение  $\alpha$ -мотонейронов мышц экстензоров (GM) и менее выраженное – мышц флексов (TA). Учитывая физиологическую роль нерцепрокного торможения – предохранение от чрезмерного напряжения скелетных мышц и растяжения сухожилий, обеспечивая координацию в активности разных мышечных групп и суставов, можно выразить мнение, что данные нерцепрокные тормозные взаимодействия мышц-антагонистов голени отражают мощность, развиваемую мышцами в течение цикла скоростного локомоторного движения.

Во время скоростного бега при проталкивании пассивной беговой дорожки умеренное влияние оказывали афференты II группы. Роль афферентов II группы в нейрональном контроле локомоторных движений у человека менее изучена по сравнению с афферентами I группы, вероятно, из-за отсутствия их селективной стимуляции (M.P. Côté et al., 2018; Д.А. Гладченко и др., 2024). 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 (И.Н. Плещинский, Н.Л. Алексеева, 1996; V. Day et al., 1987; C. Labrecque, M. Bélanger, 1994; C. Haridas, E.P. Zehr, 2003; S. Suzuki et al., 2016; S. Gervasio et al., 2017). Применяя ту же математическую модель, которая использовалась в нашем исследовании, S. Gervasio с соавторами (2017) показали, что внутримышечный афферентный контроль ходьбы человека по тредмиллу в нормальном темпе сопровождается наибольшей импульсной активностью афферентов II группы икроножной мышцы правой конечности относительно

афферентов I группы (Ia и Ib). В недавних наших исследованиях (Д.А. Гладченко и др., 2024) 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 ТА, сильной активностью II афферентов, умеренной – Ia афферентов и слабой – Ib афферентов GM.

Самый слабый афферентный приток при скоростном локомоторном движении выявлен от волокон Ia мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей. Как показали исследования, при увеличении скорости локомоторных движений и во время бега неперенным атрибутом является повышение электрической активности скелетных мышц голени и фазозависимая модуляция Н-рефлекса мышц-синергистов голени (SOL и GM), причём модуляция моносинаптического рефлекса упомянутых мышц осуществляется синхронно изменению ЭМГ-активности мышц в течение цикла ходьбы и бега (А.С. Витерзон, 1998; С. Capaday, R.B. Stein, 1987; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; M.P. Côté et al., 2018). Сенсорные входы афферентов Ia являются важнейшими в контроле произвольных и локомоторных движений. Активность Ia афферентов от мышц-антагонистов голени во время ходьбы и бега подвергается модуляции при непосредственном участии системы пресинаптического торможения. Вышесказанное хорошо согласуется с данными С. С.К. Mummidisetty с коллегами (2013), которые показали, что при стимуляции низкопороговых Ia афферентов правого сгибателя стопы (ТА) во время ходьбы длиннолатентное пресинаптическое ( $D_2$ -торможение) торможение усиливается при опоре на пятку, затормаживая активность  $\alpha$ -мотонейронов разгибателя стопы (SOL), но снижается в поздней фазе опоры и начальной фазе переноса конечности. При беговом шаге, как указывают данные С. Capaday и R.B. Stein (1987), активация электрической стимуляцией афферентных волокон Ia ТА

подавляет возбудимость мотонейронного пула, вследствие усиления функциональной активности пресинаптического торможения Ia терминалей, проецирующих влияния на мотонейроны SOL. 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. Подчеркнём, 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 (Л.О. Бадалян, И.А. Скворцов, 1986; В.Н. Команцев, 2006; Д.А. Гладченко, 2018; Л.В. Рощина, 2021). Результаты собственных исследований свидетельствуют, что при скоростном беге реципрокность гомонимных мышц-антагонистов бедра и голени фазозависима и сопровождается повышением реципрокности гомонимных мышц-антагонистов бедра ( $VL \times BF$ ) в фазу опоры правой и переноса левой конечностей, гомонимных мышц-антагонистов голени ( $TA \times GM$ ) – в фазу переноса правой конечности и опорный период левой конечности. Исследования других авторов подтверждают наличие фазозависимых реципрокных отношений гомонимных мышц-антагонистов при нормальной ходьбе (С.К. Mummidisetty et al., 2013). При коротколатентной стимуляции

афферентов Ia группы флексора стопы установлена фазозависимая модуляция реципрокного торможения гомонимных  $\alpha$ -мотонейронов экстензора стопы при ходьбе, сопровождающегося его уменьшением в середине фазы переноса конечности, но усилением – в ее поздней фазе, а также на протяжении всей фазы переноса. Другие авторы (A. Kido et al., 2004) свидетельствуют, что коротколатентная стимуляция афферентов Ia ТА 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  $\alpha$ -мотонейронов гомонимной мышцы-экстензора возрастает.

Проведённые нами исследования также показывают, что кроме внутримышечной афферентации мышц-антагонистов голени для скоростных локомоторных движений 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 (Д.А. Гладченко и др., 2024), что межмышечное афферентное обеспечение при локомоции по подвижной ленте тредбана сопровождалось сильной импульсной активностью афферентов I (Ia и Ib) и II групп GM и ослаблением афферентной активности ТА. 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, вероятно всего, с помощью систем пресинаптического и реципрокного торможения (Д.А. Гладченко и др., 2024).

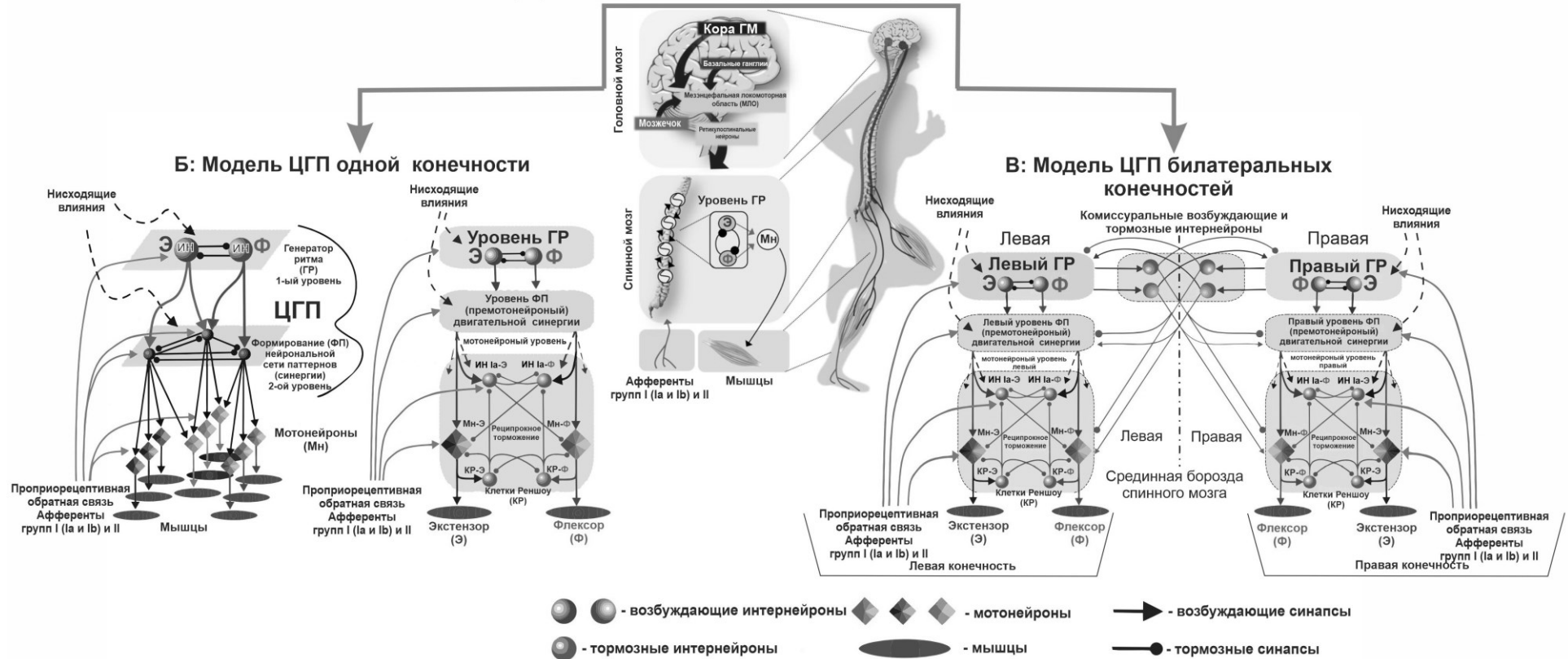
Кроме того, нами установлено, что афферентные влияния наиболее выражены в те фазы скоростного движения, когда отмечается наибольшая ЭМГ-активность мышц. Так, в фазе опоры бегового шага наиболее активны афференты Ia, Ib, II правого флексора (TA) и левого экстензора (GM) и, соответственно, их ЭМГ-активность значительно выражена, а в фазу переноса преобладает импульсация афферентов левого флексора (TA) и правого экстензора (GM), проявляющаяся высокой ЭМГ-активностью данных мышц. Роль афферентных влияний заметно снижается в фазы низкоамплитудной ЭМГ-активности мышц-антагонистов голени.

Обнаруженные нами перекрёстные явления в афферентной активности, вероятно, обусловлены афферентным перекрёстным торможением через комиссуральные интернейроны спинного мозга при альтернирующей активации билатеральных флексоров и экстензоров в фазы опоры и переноса конечностей. Коротколатентные перекрёстные тормозные пути афферентов группы I и II к экстензорам голени билатеральных конечностей у человека обнаружены сравнительно недавно (P.W. Stubbs, N. Mrachacz-Kersting, 2009; P.W. Stubbs et al., 2011a). Авторы показали, что электрическая кондиционирующая стимуляция Ia афферентов ипсилатерального большеберцового нерва, иннервирующего SOL ипсилатеральной конечности, наносимая за 37-41 мс до тестирующего раздражения, вызывает снижение ЭМГ-активности (или H-рефлекса) SOL контралатеральной конечности во время выполнения слабого по величине изометрического сокращения (10-20% от максимального произвольного сокращения) сидя и при ходьбе (P.W. Stubbs et al., 2011a). Предполагают, что возможным механизмом перекрёстного торможения спинальных  $\alpha$ -мотонейронов SOL контралатеральной конечности является коротколатентное дисинаптическое реципрокное торможение, опосредованное активацией Ia афферентов гомологичной мышцы ипсилатеральной конечности через комиссуральные

интернейроны на тормозные интернейроны Ia реципрокного торможения (N. Mrachacz-Kersting et al., 2017). Перекрестный эффект кожных афферентов II при стимуляции тыльной поверхности контралатеральной стопы, облегчает  $\alpha$ -мотонейроны SOL ипсилатеральной конечности в положении стоя и подавляет в начале опорной фазы постановки конечности, поздних фазах опоры и переноса (P.W. Stubbs et al., 2011b, S. Suzuki et al., 2014, 2016). Современные электрофизиологические данные показывают, что комиссуральные интернейроны как группы I, так и II участвуют в перекрестных сгибательных рефлексах мышц голени у человека (S. Gervasio et al., 2013, 2017; V. Hanna-Boutros et al., 2014), а их функциональная активность подавляется нисходящими сигналами, активируемыми ТМС первичной моторной коры или во время локомоторного движения (V. Hanna-Boutros et al., 2014; N. Mrachacz-Kersting et al., 2018; K. Hiraoka, 2021).

С точки зрения существующей концепции двухуровневой нейронной модели ЦГП (I.A. Rybak et al., 2006, 2015; K. Takakusaki, 2017) и известных взаимодействий различных проприорецептивных афферентных входов на интернейрональный аппарат спинного мозга (И.Н. Плещинский, Н.Л. Алексеева, 1996; E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke, 2012; I.A. Rybak et al., 2006; E. Jankowska, 2016a,b) можно предположить, что в реализации сложно-координированных скоростных движений в разные его фазы конвергенция афферентных потоков от билатеральных мышц-флексоров и экстензоров модулируют спинальные интернейроны,  $\alpha$ -,  $\gamma$ -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 вестибулоспинальные тракты) влияниям от коры головного мозга, мозжечка, ядер ствола мозга, ретикулярной формации, оказывающих возбуждающие и тормозные влияния, адресованные интернейронам и мотонейронам моно-, поли- и олигосинаптических рефлекторных дуг спинного мозга (Рисунок 42).

**A: Иерархическая организация управления автоматизированными движениями**



**Рисунок 42** – Двухуровневая («two-level half-center») нейронная модель центрального генератора паттернов и propriоцептивные аfferентные входы на интернейронный аппарат спинного мозга (адаптировано из I.A. Rybak et al., 2006, 2015; K. Takakusaki, 2017).

Одной из задач настоящей работы являлась оценка нейромодулятивных влияний чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга на нейрофизиологические показатели скелетных мышц билатеральных нижних конечностей в зависимости от фазы скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов. Согласно полученным в исследовании результатам, значительное нейромодулятивное влияние, сопровождающееся в определённые фазы скоростного бегового шага повышением приростов амплитуды ЭМГ-активности проксимальных и дистальных мышц билатеральных конечностей, коэффициентов реципрокности и синергии, импульсной активности первичных и вторичных волокон и скоростных способностей у спортсменов-легкоатлетов, оказывала трёхуровневая мультисегментарная стимуляция спинного мозга в различные фазы движения совместно со стимуляцией копчикового сплетения ( $T_{11}$ - $T_{12}$ -фаза переноса+ $L_1$ - $L_2$ -фаза опоры+ $Co_1$ - $Co_2$ ). Полученные нами результаты могут быть подкреплены исследованиями У.Р. Gerasimenko с соавторами (2015a,b), в которых установлена эффективность регуляции локомоторной активности при горизонтальной вывеске (шагание в воздухе) у здоровых испытуемых при трёхуровневой мультисегментарной стимуляции над зонами шейного ( $C_5$ ), нижнегрудного ( $T_{11}$ ) и верхнепоясничного ( $L_1$ ) отделов позвоночника в отличие от одноуровневого стимуляционного воздействия над  $T_{11}$  позвонком, а также показана успешность применения у лиц с полным моторным параличом (AIS B) двухуровневой стимуляции на уровне  $T_{11}$ - $T_{12}$  совместно со стимуляцией над копчиковым сплетением ( $Co_1$ ).

В ряде работ высказано предположение, что нейромодулятивное влияние ЧЭССМ основано на последовательной активации афферентных волокон группы I (Ia и Ib), группы II, возбуждающих и тормозных спинальных интернейронов, реализующих поли- и олигосинаптические рефлексы, а также пирамидного, ретикулоспинального и симпатического трактов (Р.М. Городничев и др., 2012; А.А. Челноков и др., 2022; У. Gerasimenko et al., 2010; D.A. Gladchenko et al., 2022). В последующей нашей

работе (Д.А. Гладченко и др., 2024) было установлено, что неинвазивная электрическая стимуляция дорсальных корешков спинного мозга на уровне T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> при ходьбе на тредбане с постоянной скоростью 3 км/ч вызывала сильную импульсную активность афферентов II группы мышцы-экстензора и умеренную – мышцы-флексора, при этом активность волокон Ia мышц-антагонистов голени снижалась до умеренной импульсации, самая слабая импульсная активность регистрировалась в сенсорных волокнах Ib мышц-экстензоров и флексоров. На основе известного факта о влиянии неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга в области T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> грудных позвонков на нейромодуляцию интернейрональных сетей – пунктов конвергенции различных афферентных сигналов, в системе мышц-антагонистов и синергистов голени человека, мы предположили, что выраженная импульсная активность афферентов II группы мышцы-экстензора и умеренная активность мышцы-флексора, вероятно опосредована дополнительной активацией восходящих влияний от опорных поверхностей стоп во время ЧЭССМ на фоне ходьбы, а также коррекцией нисходящих супраспинальных влияний на  $\alpha$ -мотонейроны мышц-антагонистов голени. Наши данные подтверждаются исследованиями Y.P. Gerasimenko с соавторами (2016) о влиянии механической стимуляции опорной поверхности стопы в сочетании со спинальной неинвазивной стимуляцией на нейрональные сети, которые различаются и эффективно облегчают активность локомоторного генератора у испытуемых в вертикальном положении. Все это свидетельствует, что используемое нами электрическое воздействие на разные зоны спинного мозга у спортсменов-легкоатлетов характеризует свойственные каждому виду стимуляции модификации афферентной активности и ритмической деятельности ГШД, сопровождающиеся своеобразными функциональными изменениями в интернейрональном аппарате спинного мозга, которые возбуждают и/или тормозят мотонейронные пулы мышц билатеральных конечностей в определённом порядке, согласно фазе скоростного бегового шага.

Действительно, на фоне электрической стимуляции разных зон спинного мозга наибольшая активность афферентов мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей в фазах опоры и переноса бегового шага была сопоставима с наибольшей ЭМГ-активностью мышц. Такое явление мы наблюдали при скоростных локомоторных движениях спортсменов без неинвазивного электрического воздействия на спинной мозг.

Результаты исследования влияний кратковременной 10-ти секундной мультисегментарной стимуляции спинного мозга в различные фазы движения совместно со стимуляцией копчикового сплетения при скоростном беге проявлялись наибольшими приростами ритма бега, дистанции, скорости и ускорений антропометрических точек, характеризующих скоростные способности спортсменов-легкоатлетов в сравнении с одноуровневой стимуляцией копчикового сплетения и двухуровневой стимуляцией в различные фазы движения. Можно предположить, что при продолжительных воздействиях трёхуровневой стимуляции спинного мозга возможно также постаktivационное влияние, сопровождающееся повышением скоростно-силовых способностей легкоатлетов. В пользу рассмотренной гипотезы свидетельствуют и представленные факты в работе Р.М. Городничева с соавторами (2013), подтверждающие возможность развития скоростно-силовых качеств спринтеров во время выполнения произвольных движений с помощью двухуровневой электростимуляции спинного мозга в области грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> и поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков. Последние данные Л.В. Рошиной (2021) указывают на такие положительные влияния продолжительной электрической стимуляции спинного мозга в области T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> грудных позвонков, как повышение силовых способностей здоровых людей, характеризующиеся сопутствующим приростом максимального момента сил, увеличением активности кортикоспинальных влияний на двигательные центры спинного мозга и нейромодуляции интернейронов Ib нерцепторного торможения мышц-агонистов голени, обеспечивающего эффективное функционирование поддержания напряженности скелетных

мышц.

Вышеизложенные результаты, полученные в экспериментальных и модельных исследованиях, позволили уточнить зоны спинного мозга, стимуляция которых вызывает преимущественную активацию проприоцептивных афферентных входов к мотонейронным пулам проксимальных и дистальных мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей в определённые фазы бегового шага. Показано, как различные виды неинвазивного электрического воздействия на спинной мозг нейромодулируют нервно-мышечные структуры опорно-двигательного аппарата спортсменов-легкоатлетов в структуре бегового шага с максимальной скоростью. Тот факт, что при мультисегментарной стимуляции спинного мозга совместно со стимуляцией копчикового сплетения происходит увеличение показателей темпа бега, скорости и ускорений антропометрических точек, повышение биоэлектрической активности рабочих мышц и их афферентной активности в различные периоды бегового шага, позволяет предположить, что такое воздействие на спинной мозг может быть использовано как дополнительное средство целенаправленной регуляции бега с максимальной скоростью. Выявленные нами закономерности изменения функционального состояния НМА спортсменов-легкоатлетов при скоростных локомоторных движениях в процессе электрической стимуляции разных зон спинного мозга подтверждают результаты, полученные Р.М. Городничевым с соавторами (2021) при выполнении ходьбы в условиях адресного воздействия на моторные пулы посредством неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга.

## ВЫВОДЫ

1. Закономерное проявление амплитуды ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов зависит от зоны воздействия на спинной мозг чрезкожной электрической стимуляции, и обоснованно различным расстоянием анатомического расположения мотонейронных пулов мышц бедра и голени в сегментах спинного мозга и зонами активации спинального участка. Стимуляция зон спинного мозга на уровне грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков вызывает большую рефлекторную возбудимость проксимальных мышц (*m. rectus femoris*, *m. biceps femoris*) билатеральных конечностей, на уровне поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков – проксимальных (*m. rectus femoris*, *m. biceps femoris*) и дистальных (*m. gastrocnemius medialis*) мышц, а стимуляция нижележащей зоны, в области копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> позвоночника, – билатеральных мышц-экстензоров (*m. gastrocnemius medialis*) голени. Постактивационное влияние кратковременной ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения закономерно оказывает преимущественно облегчающие влияния на мотонейронные пулы спинальных центров мышц билатеральных нижних конечностей, вне зависимости от продолжительности самого воздействия.

2. Скоростной бег характеризуется закономерными всплесками ЭМГ-активности экстензоров левой и флексоров правой конечностей в фазу опоры, экстензоров правой и флексора левой конечностей в фазу переноса, спадами активности флексоров левой и экстензоров правой конечностей в опорный период, в переносную фазу – экстензоров левой и флексора правой конечностей, а флексоры бедра билатеральных конечностей активны одновременно. При этом выявлены: эффективная согласованная внутримышечная координация проксимальных/дистальных мышц билатеральных конечностей и межмышечная координация экстензоров/флексоров бедра билатеральных конечностей и голени правой

конечности в фазы опоры и переноса; выраженные реципрокные отношения гомонимных мышц-антагонистов бедра в фазу опоры правой и переноса левой конечностей, мышц-антагонистов голени – в фазу переноса правой конечности и опорный период левой конечности; синергетические отношения гетеронимных мышц-агонистов бедра и голени в фазу опоры правой и переноса левой конечностей; специфическая внутри-, межмышечная и перекрёстная проприоцептивная афферентация первичных и вторичных афферентных волокон мышц голени.

3. Внутримышечная афферентация мышц-антагонистов голени, вне зависимости от фазы скоростных локомоторных движений, закономерно характеризуется проявлением сильной импульсной активностью афферентов Ib экстензоров и флексоров голени, умеренной активностью – афферентов II и слабой – Ia афферентов. Межмышечной афферентации мышц-антагонистов голени присуща разнонаправленная импульсная активность первичных и вторичных афферентов в разные фазы скоростного движения. Перекрёстный афферентные взаимодействия гомологичных мышц при скоростном локомоторном движении закономерно зависят от фазы бегового шага, сопровождающиеся выраженной активностью Ia, Ib, II правого флексора стопы в фазу опоры и правого экстензора стопы в фазу переноса, чем у гомологичных мышц левой конечности в те же фазы движения. В опорной фазе левой конечности, напротив, наиболее выражена активность афферентов Ia, Ib, II экстензора стопы, а при её переносе – аналогичных афферентов от флексора стопы.

4. Влияния мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в зонах T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> в фазу переноса и L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> в фазу опоры, селективной ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения на уровне Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> и мультисегментарной стимуляции в различные фазы движения совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения в цикле скоростного бегового шага у спортсменов-легкоатлетов проявляются закономерной для каждого вида неинвазивного

воздействия фазовисимой нейромодуляцией ЭМГ-активности флексоров и экстензоров билатеральных нижних конечностей, внутри- и межмышечной координации, реципрокных и синергетических отношений, афферентной активности Ia, Ib, II входов, регулирующих нейронные сети генераторов шагательных паттернов.

5. Сравнение электромиографических и кинематических параметров при чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга во время скоростного локомоторного движения показывает ключевую закономерность, проявляющуюся значительным нейромодулятивным влиянием мультисегментарной стимуляции в различные фазы движения совместно со стимуляцией копчикового сплетения на функциональное состояние НМА. Это выражается увеличением амплитуды ЭМГ экстензора бедра в фазах опоры правой и переносе левой конечностей, флексора голени в фазе переноса правой и левой конечностей, импульсной активности афферентных Ia, Ib, II волокон флексора стопы при переносе левой конечности, темпа бега, скорости и ускорений антропометрических точек при реализации скоростных циклических движений спортсменами-легкоатлетами.

## ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Рекомендуем применять методику мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга в области нижнегрудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> и верхнепоясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения в области Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> (параметры стимуляции: импульсы прямоугольной формы, частота следования импульсов – 30 Гц, длительность импульсов – 0,5 мс, прямоугольные импульсы с несущей частотой 10 кГц) как дополнительное средство повышения скоростных способностей спортсменов и достижения высшего спортивного мастерства легкоатлетами в тренировочном процессе; оптимизации восстановительных мероприятий после крупных спортивных состязаний и в условиях напряженного соревновательного микроцикла; в практике восстановительной спортивной медицины для коррекции состояния НМА на фоне утомления и переутомления, вызванных интенсивными нагрузками и спортивной гиперкинезией.

2. Методика регистрации вызванных моторных ответов билатеральных нижних конечностей в ответ на одиночную неинвазивную электрическую стимуляцию копчикового сплетения в области Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub> позвоночника может быть использована в системе комплексного контроля и мониторинга функционального состояния спортсменов для оценки текущего уровня возбудимости спинальных структур и резервных возможностей НМА; в научно-исследовательской работе в области спортивной физиологии и медицины для углубленного изучения нейрофизиологических механизмов управления движениями и оценки эффективности различных тренировочных и восстановительных воздействий.

3. Методики чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга могут быть включены в содержание соответствующих разделов при написании методических и справочных рекомендаций по клинической электронейромиографии.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Алексеева, И.В. Математическая статистика в физической культуре и спорте: учебное пособие для бакалавров учреждений высшего профессионального образования / И.В. Алексеева. – Великие Луки, 2020. – 105 с.
2. Аршавский, Ю.И. Центральные генераторы: механизм работы и их роль в управлении автоматизированными движениями / Ю.И. Аршавский, Т.Г. Делягина, Г.Н. Орловский // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 2015. – Т. 65, № 2. – С. 156.
3. Бадалян, Л.О. Клиническая электронейромиография: руководство для врачей / Л.О. Бадалян, И.А. Скворцов. – Москва: Медицина, 1986. – 368 с.
4. Баев К.В. Нейробиология локомоции / К.В. Баев. – Москва: Наука, 1991. - 199 с.
5. Баев, К.В. Механизмы локомоции / К.В. Баев // Частная физиология нервной системы. – Ленинград: Наука, 1983. – С. 171-217.
6. Барканов, М.Г. Особенности вызванных мышечных ответов и кинематических параметров скоростных локомоторных движений при чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга / М.Г. Барканов, Р.М. Городничев // Физиология человека. – 2022. – Т. 48, № 5. – С. 49-59.
7. Батуев, А.С. Мозг и организация движений: Концептуальные модели / А.С. Батуев, О.П. Таиров. – Ленинград: Наука, 1978. – 139 с.
8. Бердичевская, Е.М. Функциональные асимметрии и спорт / Руководство по функциональной межполушарной асимметрии/ Е.М. Бердичевская, А.С. Гронская – Москва: Научный мир, 2009. – 836 с.
9. Бернштейн Н.А. О построении движений. – Москва: Наука, 1947. – 281 с.
10. Бикмуллина, Р.Х. Тормозные системы спинного мозга в контроле

взаимодействий функционально сопряжённых мышц / Р.Х. Бикмуллина, А.Н. Розенталь, И.Н. Плещинский // Физиология человека. – 2007. – Т. 33, № 1. – С. 119-130.

11. Витензон, А.С. Закономерности нормальной и патологической ходьбы человека / А.С. Витензон. – Москва: ООО "Зеркало-М", 1998. – 273 с.

12. Влияние двухуровневой неинвазивной стимуляции ЦНС на регуляцию локомоций человека в условиях разной степени опорной афферентации / С.А. Моисеев, А.М. Пухов, С.М. Иванов [и др.] // Журнал медико-биологических исследований. - 2018. - Т. 6, № 4. - С. 367-375.

13. Влияние чрескожной электрической стимуляции на шагательные паттерны при ходьбе / И.Н. Богачева, Т.Р. Мошонкина, А.А. Савохин [и др.] // Физиология человека. – 2017. – Т. 43, №5. – С. 36-42.

14. Влияние чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на функциональные свойства моторной системы спортсменов / Р.М. Городничев, Е.А. Михайлова, В.Ю. Ершов [и др.] // Теория и практика физической культуры. – 2013. – № 12. – С. 35-38.

15. Влияние электрической стимуляции спинного мозга в сочетании со специальными координационными упражнениями на способность поддерживать равновесие у мини-футболистов в подводящем микроцикле / И. С. Примак, Р. М. Городничев, С. М. Иванов, Г. П. Гупало // Физическое воспитание и спортивная тренировка. – 2024. – № 1 (47). – С. 127-134.

16. Герасименко, Ю.П. Генераторы шагательных движений человека: спинальные механизмы их активации / Ю.П. Герасименко // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2002. – Т.36, №3. – С.14-24.

17. Герасименко, Ю.П. Спинальная нейромодуляция нейронных сетей для регуляции постуральных и локомоторных функций: инновационные стратегии нейрореабилитации / Ю.П. Герасименко // Сборник тезисов XXIV съезда физиологического общества им. И.П. Павлова, Санкт-Петербург, 11–15 сентября 2023 года. – Санкт-Петербург: ООО «Издательство ВВМ», 2023. – С. 161-162.

18. Герасименко, Ю.П. Стратегии и механизмы нейромодуляции нейронных сетей для регуляции постуральных и локомоторных функций / Ю.П. Герасименко // Новые подходы к изучению проблем физиологии экстремальных состояний: материалы X Всероссийской с международным участием школы-конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности, посвященной памяти Инесы Бенедиктовны Козловской и приуроченной к году науки и технологий, Москва, 28 июня – 01 2021 года. – Москва: Институт медико-биологических проблем РАН, 2021. – С. 24.

19. Гладченко, Д.А. Влияние приёма Ендрассика и решения арифметических задач на возбудимость  $\alpha$ -мотонейронов при удержании различно по величине статического усилия / Д.А. Гладченко, С.М. Богданов, А.А. Челноков // Современные векторы прикладных исследований в сфере физической культуры и спорта : сборник научных статей II Международной научно-практической конференции для молодых ученых, аспирантов, магистрантов и студентов, Воронеж, 25–26 февраля 2021 года / под редакцией А.В. Сыроева [и др.]. – Воронеж: Общество с ограниченной ответственностью «Издательство Ритм», 2021. – С. 106-109.

20. Гладченко, Д.А. Сенсорно-моторная регуляция шагательных движений при неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга: специальность 03.03.01 «Физиология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Гладченко Денис Александрович, 2018. – 142 с.

21. Гланц, С. Медико-биологическая статистика: пер. с англ. / С. Гланц; под ред. Н.Е. Бузикашвили и Д.В. Самойлова. – Москва: Практика, 1999. – 460 с

22. Городничев, Р.М. Физиология координационных способностей спортсменов: монография / Р.М. Городничев, В.Н. Шляхтов. – Москва: Спорт, 2022. – 152 с.

23. Городничев, Р.М. Физиология силы: монография / Р.М. Городничев, В.Н. Шляхтов. – Москва: Спорт, 2016. – 232 с.

24. Изменение свойств нейронных структур поясничных спинномозговых сегментов при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга / Р. Н. Якупов, Ю. М. Балыкин, Р. Б. Нурмангазиев, М. В. Балыкин, Ю. П. Герасименко // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 1 (часть 1). – С. 1808. – URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=18367> (дата обращения: 30.05.2025).

25. Изменение силовых показателей мышц нижних конечностей при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга / Р. Н. Якупов, Ю. М. Балыкин, Е. Ю. Котова, М. В. Балыкин, Ю. П. Герасименко // Ульяновский медико-биологический журнал. – 2015. – № 4. – С. 99-103.

26. Кожевников, С.П. Алгоритмы биологической статистики: учебно-методическое пособие / С.П. Кожевников. – Ижевск: Удмуртский государственный университет, 2018. – 75 с.

27. Козловская, И.Б. Афферентный контроль произвольных движений / И.Б. Козловская. – Москва: Наука, 1976. – 295 с.

28. Команцев, В.Н. Методические основы клинической электронейромиографии: руководство для врачей / В.Н. Команцев. – Санкт-Петербург: Лань, 2006. – 362 с.

29. Корчемкин, В.Н. Чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга как инновационный метод функциональной нейрореабилитации человека и животных / В.Н. Корчемкин, М.Г. Барканов, А.А. Челноков // Актуальные проблемы диагностики, лечения и профилактики болезней животных: сборник статей Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых, с международным участием, Великие Луки, 21-22 февраля 2023 года / Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Великолукская государственная сельскохозяйственная академия». – Великие Луки: ФГБОУ ВО Великолукская ГСХА, 2023. – С.329-337.

30. Корягина, Ю.В. Применение электронейромиографии в спортивной медицине / Ю.В. Корягина, Л.Г. Роголева // Современные вопросы биомедицины. – 2018. – №1 (2). – С.31-43.

31. Коц, Я.М. Организация произвольного движения: нейрофизиологические механизмы / Я.М. Коц. – Москва: Наука, 1975. – 248 с.

32. Коц, Я.М. Тренировка мышечной силы методом электростимуляции. Сообщение I / Я.М. Коц // Теория и практика физической культуры. – 1971. – № 3. – С. 64-67.

33. Коц, Я.М. Тренировка мышечной силы методом электростимуляции. Сообщение II / Я.М. Коц, В.А. Хвилон // Теория и практика физической культуры. – 1971. – № 4. – С. 66-72.

34. Ланская, Е.В. Изучение параметров произвольной и вызванной активности мышц у представителей разных видов спорта / Е. В. Ланская, Р. М. Городничев // Современные вопросы биомедицины. – 2025. – Т. 9, № 1(31). – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/izuchenie-parametrov-proizvolnoy-i-vyzvannoy-aktivnosti-myshts-u-predstaviteley-raznyh-vidov-sporta/viewer> (дата обращения: 12.05.2025).

35. Ланская, О.В. Нейрофизиологические механизмы функциональной пластичности спинальных систем двигательного контроля: специальность 03.03.01 – «Физиология»: диссертация на соискание ученой степени доктора наук / Ланская Ольга Владимировна. – Москва, 2014. – 388 с.

36. Латеральное регулирование физических нагрузок спортсменов / К. Д. Чермит, Н. В. Карягина, А. А. Клименко [и др.]; Научный центр Российской академии образования в Южном федеральном округе. – Майкоп: ООО «Электронные издательские технологии», 2022. – 130 с.

37. Методика неинвазивной чрескожной электрической стимуляции спинного мозга в комплексной реабилитации детей с позвоночно-спинномозговой травмой / А.Г. Баиндурашвили [и др.]; Научно-

исследовательский детский ортопедический институт имени Г.И. Турнера; Институт физиологии имени И.П. Павлова Российской Академии Наук; Северо-Западный государственный медицинский университет им. И.И. Мечникова. – Санкт-Петербург: Научно-исследовательский детский ортопедический институт имени Г.И. Турнера, 2018. – 32 с.

38. Методологические и вычислительные аспекты извлечения обширных мышечных синергий при локомоциях умеренной интенсивности / С.А. Моисеев, А.М. Пухов, Е.А. Михайлова, Р.М. Городничев // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 2022. – Т. 108, № 1. – С. 24-35.

39. Михайлова, Е.А. Особенности биомеханических характеристик бегового шага при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга / Е. А. Михайлова, М. Г. Барканов // Наука и спорт: современные тенденции. – 2018. – Т. 21, № 4(21). – С. 25-29.

40. Моделирование импульсной активности афферентных волокон мышц-антагонистов голени при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга во время ходьбы / Д.А. Гладченко, И.В. Алексеева, А.А. Челноков, М.Г. Барканов // Физиология человека. – 2024. – Т. 50, № 1. – С. 34-44.

41. Моисеев, С.А. Закономерности формирования и модификации структуры мышечных синергий в различных условиях локомоций / С.А. Моисеев // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2024. – № 1(73). – С. 7-15.

42. Моисеев, С.А. Особенности синергетического взаимодействия скелетных мышц нижних конечностей под воздействием электрической стимуляции спинного мозга / С.А. Моисеев, Р.М. Городничев // Физиология человека. – 2023. – Т. 49, № 1. – С. 91-103.

43. Моисеев, С.А. Синергетический контроль кинематической структуры локомоций в условиях чрескожной стимуляции спинного мозга / С. А. Моисеев // Вестник Тверского государственного университета. Серия:

Биология и экология. – 2023. – № 4(72). – С. 47-55.

44. Моносинаптическое тестирование локомоторных мышц как дополнительный метод мониторинга нейромышечного статуса спортсменов / Е.А. Михайлова, А.А. Челноков, А.В. Лапченков, Ю.А. Поварещенкова // Лечебная физкультура и спортивная медицина. – 2010. – № 10(82). – С. 25-30.

45. Мошонкина, Т.Р. Интегративные механизмы моторного контроля интактного и поврежденного спинного мозга: специальность 03.03.01 – «Физиология»: автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / Мошонкина Татьяна Ромульевна. – Санкт-Петербург, 2017. – 22 с.

46. Неинвазивная электрическая стимуляция спинного мозга в комплексной реабилитации больных со спинномозговой травмой / А.А. Савенкова, А.М. Сарана, С.Г. Щербак [и др.] // Вопросы курортологии, физиотерапии и лечебной физической культуры. – 2019. – Т. 96, № 5. – С. 11-18.

47. Новая технология в реабилитации пациентов после инсульта / Е.Н. Жарова, Т.Р. Мошонкина, А.Б. Бондаренко [и др.] // Российский нейрохирургический журнал имени профессора А.Л. Поленова. – 2023. – Т. 15, № S1. – С. 34-35.

48. Новый способ активации генераторов шагательных движений у человека / Р.М. Городничев, Е. Н. Мачуева, Е. А. Пивоварова [и др.] // Физиология человека. – 2010. – Т. 36, № 6. – С. 95-103.

49. Озолин, Э.С. Спринтерский бег / Э.С. Озолин. – Москва: Человек, 2010. – 184 с.

50. Основы техники легкоатлетических упражнений: учебное пособие / составитель В.И. Никитин; Урал. гос. пед. ун-т. – Екатеринбург, 2016. – 40 с.

51. Павлов, С.Н. Физиологические основы легкой атлетики: учебное пособие / С.Н. Павлов, И.Х. Вахитов. – Казань: КФУ, 2013. – 105 с.

52. Персон, Р.С. Мышцы-антагонисты в движениях человека / Р.С. Персон. - Москва: Изд-во «Наука», 1965. - 115 с.
53. Пискунов, И.В. Выраженность пресинаптического торможения у бегунов на короткие дистанции разной квалификации / И. В. Пискунов // Теория и практика физической культуры. – 2020. – №6. – С. 20.
54. Плещинский, И.Н. Спинной мозг: афферентные взаимодействия / И.Н. Плещинский, Н.Л. Алексеева // Физиология человека. – 1996. – Т. 22, №1. – С. 123-130.
55. Повышение эффективности маховых движений при беге посредством чрескожной электрической стимуляции спинного мозга / Е.А. Михайлова, В.А. Козлов [и др.] // Теория и практика физической культуры. – 2015. – № 6. – С. 29-31.
56. Примак, И.С. Эффекты сочетанного воздействия электрической стимуляции спинного мозга и координационных упражнений на способность к сохранению равновесия у мини-футболистов / И. С. Примак, С. М. Иванов, Р. М. Городничев // Наука и спорт: современные тенденции. – 2023. – Т. 11, № 1 – С. 32-38.
57. Применение нейрофизиологических методик при исследовании биомеханики движений спортсменов в тренировочном процессе / Д.А. Дятлов, В.В. Котляров, Е.Л. Бачериков [и др.] // Научно-спортивный вестник Урала и Сибири. – 2019. – № 3(23). – С. 38-44.
58. Регуляция локомоторной активности при помощи эпидуральной и чрескожной электрической стимуляции спинного мозга у животных и человека / Т.Р. Мошонкина, П.Е. Мусиенко, И.Н. Богачева [и др.] // Ульяновский медико-биологический журнал. – 2012. – № 3. – С. 129-137.
59. Регуляция фаз шагательного цикла при неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга / Р.М. Городничев, А.М. Пухов, С.А. Моисеев [и др.] // Физиология человека. – 2021. – Т. 47, № 1. – С. 73-83.
60. Рощина, Л.В. Влияние чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на функциональное состояние моторной системы человека:

специальность 03.03.01 «Физиология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Рощина Людмила Васильевна. - Москва, 2021. – 146 с.

61. Рощина, Л.В. Использование электрической стимуляции скелетных мышц и спинного мозга в спортивной практике / Л. В. Рощина, А. А. Челноков // Физическое воспитание, спорт, физическая реабилитация и рекреация: проблемы и перспективы развития: материалы X Юбилейной международной научно-практической конференции, Красноярск, 01 июня 2020 года / Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева. – Красноярск: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М.Ф. Решетнева», 2020. – С. 129-134.

62. Рощина, Л.В. Эффект чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на функциональное состояние моторной системы человека / Л.В. Рощина, А.А. Челноков // Теория и практика физической культуры. – 2020. – № 4. – С. 30.

63. Сафьянц, В.И. Билатеральная интегративная деятельность спинного мозга / В. И. Сафьянц; АН СССР, Ин-т физиологии им. И.П. Павлова. – Ленинград: Наука. Ленингр. отделение, 1976. – 187 с.

64. Сирис, П.З. Отбор и прогнозирование способностей в легкой атлетике / П.З. Сирис, П.М. Гайдарская, К.И. Рачев. – Москва: ФиС, 1983. – 103 с.

65. Сирис, П.З. Темпы прироста физических качеств – фактор, определяющий потенциальные возможности спортсмена // Теория и практика физической культуры. – 1973. – № 4. – С. 19-22.

66. Славущий, Я.Л. Количественные исследования электрической активности мышц и биомеханических особенностей ходьбы по лестнице и по горизонтальной поверхности / Я.Л. Славущий, А.А. Бороздина // Протезирование и протезостроение: сборник трудов. – Москва: ЦНИИПП,

1968. – Вып. 21. – С. 99-114.

67. Спинальная и сенсорная нейромодуляция спинальных нейронных сетей человека / Ю.П. Герасименко, З.Б. Маккинней, Д.Г. Саенко [и др.] // Физиология человека. – 2017. – Т. 43, № 5. – С. 6-16.

68. Столбков, Ю.К. Нейромодуляция моторных функций с помощью неинвазивных церебеллярной и спинальной стимуляций постоянным током / Ю.К. Столбков, Ю.П. Герасименко // Успехи физиологических наук. – 2021. – Т. 52, № 2. – С. 21-38.

69. Сухотина, И.А. Серотонинергические механизмы в реализации двигательных эффектов электрической стимуляции спинного мозга / И.А. Сухотина, Т.Р. Мошонкина // Физиология человека. – 2019. – Т. 45, № 5. – С. 116-124.

70. Существует ли генератор шагательных движений у человека? / В.С. Гурфинкель, Ю.С. Левик, О.В. Козенников [и др.] // Физиология человека. – 1998. – Т. 24, № 3. – С. 42.

71. Тормозная интернейронная сеть спинного мозга: организация и контроль произвольного движения и локомоции человека / Д.А. Гладченко, А. А. Челнокова, С. М. Богданова, Л. В. Рощина // Успехи физиологических наук. – 2025. – Т. 56, № 2. – С. 67–85.

72. Федоров, С.А. Влияние длительной электрической стимуляции спинного мозга на силовые возможности скелетных мышц / С.А. Федоров, Р.М. Городничев, А.А. Челноков // Ульяновский медико-биологический журнал. – 2017. – № 1. – С. 123-130.

73. Федоров, С.А. Изменение состояния моторной системы при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга / С.А. Федоров, Р.М. Городничев // Теория и практика физической культуры. – 2016. – № 4. – С. 18-19.

74. Челноков, А.А. Закономерности формирования спинального торможения у человека: монография / А.А. Челноков, Р.М. Городничев. – Москва: Общество с ограниченной ответственностью «Научно-издательский

центр ИНФРА-М», 2020. – 192 с.

75. Челноков, А.А. Функциональные особенности спинального торможения человека при произвольной двигательной активности / А.А. Челноков, И.Н. Бучацкая // Теория и практика физической культуры. – 2015. - № 6. – С. 11-13.

76. Чермит, К. Д. Симметрия, гармония, адаптация / К. Д. Чермит, А. Г. Заболотный, А. А. Клименко. – 2-е издание, переработанное и дополненное. – Майкоп: ООО «Электронные издательские технологии», 2024. – 316 с.

77. Чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека / Р.М. Городничев, Е.А. Пивоварова, А.М. Пухов [и др.] // Физиология человека. – 2012. – Т. 38, № 2. – С. 46.

78. Шик, М.Л. Управление ходьбой и бегом посредством электрической стимуляции среднего мозга / М.Л. Шик, Ф.В. Северин, Г.Н. Орловский // Биофизика. – 1966. – №11. – С. 659-666.

79. Электрическая стимуляция спинного мозга как метод регуляции кинематики ходьбы у постинсультных пациентов / И. Н. Богачева, Н. А. Щербакова, Т. Р. Мошонкина [и др.] // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. – 2023. – Т. 109, № 4. – С. 424-437.

80. 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 // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Медицина. – 2020. – Т. 24, № 4. – С. 338-344.

81. Эффект чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на функциональную активность спинального торможения в системе мышц-синергистов голени у человека / А.А. Челноков, Л.В. Рощина, Д.А. Гладченко [и др.] // Физиология человека. – 2022. – Т. 48, № 2. – С. 14-27.

82. Aagaard, P. Spinal and supraspinal control of motor function during maximal eccentric muscle contraction: Effects of resistance training / P. Aagaard // *J Sport Health Sci.* – 2019. – V. 8(6). – P. 601.
83. Ackermann, P.W. Unlocking the potential of neuromuscular electrical stimulation: achieving physical activity benefits for all abilities / P. W. Ackermann, R. Juthberg, J. Flodin. // *Front. Sports Act. Living.* – 2024. – V.6. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/39712079/> (дата обращения: 30.05.2025).
84. Activation of the Supplementary Motor Areas Enhances Spinal Reciprocal Inhibition in Healthy Individuals / R. Hirabayashi, S. Kojima, M. Edama [et al.] // *Brain Sci.* – 2020. – V. 10 (9). – P. 587.
85. Advancing Intraoperative Neurophysiological Monitoring With Human Reflexes / J. Choi, A. Díaz-Baamonde, M.L.Á. Sánchez Roldán [et al.] // *J Clin Neurol.* – 2024. – V. 20 (2). – P. 119-130.
86. Age-related parameters of spinal inhibition of skeletal muscles in regulation of voluntary movements in men / A.A. Chelnokov, D.A. Gladchenko, S.A. Fedorov [et al.] // *Human Physiology.* – 2017. – V. 43 (1). – P. 28-36.
87. Alvarez, F.J. The continuing case for the Renshaw cell / F.J. Alvarez, R.E. Fyffe // *J. Physiol.* – 2007. – V. 584. – P. 31-45.
88. An investigation into the bilateral functional differences of the lower limb muscles in standing and walking / S. Liang, J. Xu, L. Wang [et al.]. - DOI: 10.7717/peerj.2315 // *Peer J.* – 2016. – V. 9 (4). – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27602282/> (дата обращения: 18.02.2025).
89. Anatomical location of the mesencephalic locomotor region and its possible role in locomotion, posture, cataplexy, and Parkinsonism / D. Sherman, P.M. Fuller, J. Marcus [et al.] // *Front. Neurol.* – 2015. – V. 6. – P. 140.
90. Arshavsky, Y.I. Pattern generation / Y.I. Arshavsky, T.G. Deliagina, G.N. Orlovsky // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 1997. – V. 7 (6). – P. 781-789.
91. Astasia and gait failure with damage of the pontomesencephalic locomotor region / J.C. Masdeu, U. Alampur, R. Cavaliere [et al.] // *Ann Neurol.* – 1994. – V. 35 (5). – P. 619-621.

92. Barbas, H. Motor cortex layer 4: less in more / H. Barbas, M.A. Garcia-Cabezas // *Trends Neurosci.* – 2015. – V. 38 (5). – P. 259-261.
93. Brown, T.G. The intrinsic factors in the act of progression in the mammal / T.G. Brown // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* – 1910. – V. 84 (572). – P. 308-319.
94. Brown, T.G. The phenomenon of “Narcosis progression” in mammals / T.G. Brown // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* – 1913. – V. 86 (586). – P. 140-164.
95. Brownstone, R.M. Strategies for delineating spinal locomotor rhythm-generating networks and the possible role of Hb9 interneurons in rhythmogenesis / R.M. Brownstone, J.M. Wilson // *Brain Res. Rev.* – 2008. – V. 57 (1). – P. 64-76.
96. Capaday, C. Difference in the amplitude of the human soleus H-reflex during walking and running / C. Capaday, R.B. Stein // *Journal of Physiology.* – 1987. – V. 392. – P. 513-522.
97. Case report: Combined transcutaneous spinal cord stimulation and physical therapy on recovery of neurological function after spinal cord infarction / F. León, C. Rojas, M. J. Aliseda, G. del Río, E. Monzalvo, A. Pliego-Carrillo, J. Figueroa, A. Ibarra, I. Lavrov, C. A. Cuellar // *Front. Med.* – 2024. – V.11. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/39568740/> (дата обращения: 12.12.2024).
98. Castermans, T. Corticomuscular coherence revealed during treadmill walking: further evidence of supraspinal control in human locomotion / T. Castermans, M. Duvinage // *J Physiol.* – 2013. – V. 591 (6). – P. 1407-1408.
99. Cazalets, J.R. Activation of the central pattern generators for locomotion by serotonic and excitatory amino acids in neonatal rat / J.R. Cazalets, Y. Sqalli-Houssaini, F. Clarac // *J. Physiol.* – 1992. – V. 455. – P. 187-204.
100. Cherniak, M. Shaping the Output of Lumbar Flexor Motoneurons by Sacral Neuronal Networks / M. Cherniak, L. Anglister, A. Lev-Tov // *J. Neurosci.* – 2017. – V. 37 (5). – P. 1294-1311.
101. Cin, M. Effects of electromyostimulation (EMS) on athlete performance: Systematic review / M. Cin // *Journal of Theory and Practice in Sport.* – 2023. – V. 2, № 2. – P. 11-20.

102. Comprehensive analysis of prohibited substances and methods in sports: Unveiling trends, pharmacokinetics, and WADA evolution / P. Oleksak, E. Nepovimova, M. Valko, S. Alwasel, S. Alomar, K. Kuca // *Environ Toxicol Pharmacol.* – 2024. – V. 108. – P. 104447.

103. Convergence of ipsi- and contralateral muscle afferents on common interneurons mediating reciprocal inhibition of ankle plantarflexors in humans / N. Mrachacz-Kersting, S.S. Geertsen, A.J. Stevenson, [et al.] // *Exp Brain Res.* – 2017. – V. 235(5). – P. 1555-1564.

104. Cortical and Subcortical Effects of Transcutaneous Spinal Cord Stimulation in Humans with Tetraplegia / F.D. Benavides, H.J. Jo, H. Lundell, [et al.] // *J. Neuroscience.* – 2020. – V. 40, № 13. – P. 2633.

105. Corticospinal and reciprocal inhibition actions on human soleus motoneuron activity during standing and walking / B. Hanna-Boutros, S. Sangari, L. S. Giboin [et al.]. - DOI: 10.14814/phy2.12276 // *Physiol Rep.* – 2015. – V. 3 (2). – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25825912/> (дата обращения: 18.02.2025).

106. Corticospinal and spinal adaptations to motor skill and resistance training: Potential mechanisms and implications for motor rehabilitation and athletic development / J. Tallent, A. Woodhead, A.K. Frazer [et al.] // *Eur J Appl Physiol.* – 2021. – V. 121 (3). – P. 707-719.

107. Corticospinal and spinal adaptations to motor skill and resistance training: Potential mechanisms and implications for motor rehabilitation and athletic development / J. Tallent, A. Woodhead, A. K. Frazer, J. Hill, D. J. Kidgell, G. Howatson // *Eur J Appl Physiol.* – 2021. – V.121(3). – P. 707-719.

108. Côté, M.P. Spinal Control of Locomotion: Individual Neurons, Their Circuits and Functions / M.P. Côté, L.M. Murray, M. Knikou // *Front Physiol.* – 2018. – V. 9. – P. 784.

109. Crenna, P. Excitability of the soleus H-reflex arc during walking and stepping in man / P. Crenna, C. Frigo // *Exp. Brain Res.* – 1987. – V. 66 (1). – P. 49.

110. Crossed reflex reversal during human locomotion / S. Gervasio, D. Farina, T. Sinkjær, [et al.] // *J Neurophysiol.* – 2013. – V. 109(9). – P. 2335-2344.
111. Crossed spinal soleus muscle communication demonstrated by H-reflex conditioning / P.W. Stubbs, J.F. Nielsen, T. Sinkjær, [et al.] // *Muscle Nerve.* – 2011a. – V. 43. – P. 845-850.
112. Cutaneous effects on presynaptic inhibition of flexor Ia afferents in the human forearm / B. Day, C. Marsden, J. C. Rothwell [et al.] // *J. Physiol.* – 1987. – V. 344. – P. 160.
113. Depolarization of Ib afferent axons in the cat spinal cord during homonymous muscle contraction / J. Lafleur, D. Zytnecki, G. Horcholle-Bossavit [et al.] // *J. Physiol* – 1992. – V. 445. – P. 345-354.
114. Descending command systems for the initiation of locomotion in mammals / L.M. Jordan, J. Liu, P.B. Hedlund [et al.] // *Brain Res. Rev.* – 2008. – V. 57 (1). – P. 183-191.
115. Dietz, V. Amplitude modulation of the quadriceps H-reflex in the human during the early stance phase of gait / V. Dietz, M. Faist, E. Pierrot-Deseilligny // *Exp. Brain Res.* – 1990. – V. 79. – P. 221-224.
116. Differential regulation of crossed cutaneous effects on the soleus H-reflex during standing and walking in humans / S. Suzuki, T. Nakajima, R.A. Mezzarane, [et al.] // *Exp. Brain Res.* – 2014. – V. 232. – P. 3069-3078.
117. Dimitrijevic, M. Evidence for a spinal central pattern generator in humans / M. Dimitrijevic, Yu. Gerasimenko, M. Pinter // *Ann. NY Acad. Sci.* – 1998. – V. 860. – P. 360.
118. Drew, T. Cortical and brainstem control of locomotion / T. Drew, S. Prentice, B. Schepens // *Progress in Brain Research.* – 2004. – V. 143. – P. 251-261.
119. Dubuc, R. Rhythmic fluctuations of dorsal root potentials and antidromic discharges of primary afferents during fictive locomotion in the cat / R. Dubuc, J.M. Cabelguen, S. Rossignol // *J. Neurophysiol.* – 1988. – V. 60. – P. 2014–2036.

120. Dueñas, S. Excitability changes of ankle extensor group Ia and Ib fibers during fictive locomotion in the cat / S. Dueñas, P. Rudomin // *Exp. Brain Res.* – 1988. – V. 70. – P. 15-25.

121. Duysens, J. The role of cutaneous afferents from the distal hindlimb in the regulation of the step cycle of thalamic cats / J. Duysens, K.G. Pearson // *Exp. Brain Res.* – 1976. – V. 24 (3). – P. 245-255.

122. Dzeladini, F. The contribution of a central pattern generator in a reflex-based neuromuscular model / F. Dzeladini, J. van den Kieboom, A. Ijspeert // *Front Hum Neurosci.* – 2014. – V. 8. – P. 371.

123. Eccles, R.M. Integrative pattern of Ia synaptic actions on motoneurons of hip and knee muscles / R.M. Eccles, A. Lundberg // *J. Physiol.* – 1958. – V. 144. – P. 271–298.

124. Effect of cerebellar transcranial magnetic stimulation on soleus Ia presynaptic and reciprocal inhibition / A. Matsugi, N. Mori, S. Uehara [et al.] // *Neuroreport.* – 2015. – V. 26 (3). – P. 139-143.

125. Effect of transcutaneous electrical spinal cord stimulation on the functional activity of reciprocal and presynaptic inhibition in healthy subjects / D.A. Gladchenko, L.V. Roshchina, S.M. Bogdanov [et al.] // *Russian Open Medical Journal.* – 2022. – V. 11 (3). – P. 302.

126. Effects of a Whole-Body Electrostimulation Program on Strength, Sprinting, Jumping, and Kicking Capacity in Elite Soccer Players / A. Filipovic, M. Grau, H. Kleinöder, P. Zimmer, W. Hollmann, W. Bloch // *J Sports Sci Med.* – 2016. – V. 15(4). – P. 639-648.

127. Effects of paired transcutaneous electrical stimulation delivered at single and dual sites over lumbosacral spinal cord / D.G. Sayenko, D.A. Atkinson, T.C. Floyd [et al.] // *Neurosci Lett.* – 2015. – V. 609. – P. 229-234.

128. Effects of Percutaneous Electrical Nerve Stimulation on Countermovement Jump and Squat Performance Speed in Male Soccer Players: A Pilot Randomized Clinical Trial / G. M. Gallego-Sendarrubias, J. L. Arias-Buría, E. Úbeda-D'Ocasar, J. P. Hervás-Pérez, M. A. Rubio-Palomino, C. Fernández-de-las-

Peñas, J. A. Valera-Calero // J. Clin. Med. – 2021. – V.10. – P. 690. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33578911/> (дата обращения: 23.04.2025).

129. Electrical spinal cord stimulation must preserve proprioception to enable locomotion in humans with spinal cord injury/ E. Formento, K. Minassian, F. Wagner [et al.] // Nat Neurosci. – 2018. – V. 21 (12). – P. 1728-1741.

130. Electrical Stimulation and Motor Function Rehabilitation in Spinal Cord Injury: A Systematic Review / A.K. Kanakis, I.S. Benetos, D.S. Evangelopoulos [et al.]. - DOI: 10.7759/cureus.61436 // Cureus. – 2024. – V. 16 (5). – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/38947571/> (дата обращения: 18.02.2025).

131. Electromyostimulation – a systematic review of the effects of different electromyostimulation methods on selected strength parameters in trained and elite athletes / A. Filipovic, H. Kleinöder, U. Dörmann, J. Mester // J Strength Cond Res. – 2012. – V.26(9). – P. 2600-2614.

132. Enhancing Adaptations to Neuromuscular Electrical Stimulation Training Interventions / A. J. Blazevich, D. F. Collins, G. Y. Millet, M. A. Vaz, N. A. Maffiuletti // Exerc Sport Sci Rev. – 2021. – V.49(4). – P. 244-252.

133. Enoka, R.M. Neuromechanics of Human Movement / R.M. Enoka. – United States: Champaign, IL, 2015. – 504 p.

134. Feraboli-Lohnherr, D. Serotonin-induced activation of the network for locomotion in adult spinal rats / D. Feraboli-Lohnherr, J. Barthe, D. Orsal // J. Neurosci. Res. – 1999. – V. 55. – P. 87-98.

135. Fung, J. Effects of cutaneomuscular stimulation on the soleus H-reflex in normal and spastic paretic subjects during walking and standing / J. Fung, H. Barbeau // J. Neurophysiol. – 1994. – V. 72 (5). – P. 2090-2104.

136. Gabbay, H. Pattern generation in caudal-lumbar and sacrococcygeal segments of the neonatal rat spinal cord / H. Gabbay, I. Delvolvé, A. Lev-Tov // J. Neurophysiol. – 2002. – V. 88 (2). – P. 732-739.

137. Gating of sensation and evoked potentials following foot stimulation during human gait / J. Duysens, A.A. Tax, S. Nawijn [et al.] // Exp. Brain Res. –

1995. – V. 105. – P. 423-431.

138. Gervasio, S. Interlimb communication during human walking: crossed responses in the gastrocnemius muscle / PhD Thesis by Sabata Gervasio, Center for Sensory-Motor Interaction, Department of Health Science and Technology, Aalborg University, Denmark. – Denmark: River Publishers, 2014. – 85 p.

139. Gorska, T. Locomotion in cats with ventral spinal lesions: support patterns and duration of support phases during unrestrained walking / T. Gorska, T. Bem, H. Majczynski // *Acta Neurobiol. Exp.* – 1990. – V. 50. – P. 191-200.

140. Gosgnach, S. Synaptic connectivity amongst components of the locomotor central pattern generator / S. Gosgnach. - DOI: 10.3389/fncir.2022.1076766 // *Front. Neural Circuits.* – 2022. – V. 16. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36506594/> (дата обращения: 18.02.2025).

141. Grillner, S. Biological pattern generation: the cellular and computational logic of networks in motion / S. Grillner // *Neuron.* – 2006. – V. 52 (5). – P. 751–766.

142. Grillner, S. Control of locomotion in bipeds, tetrapods, and fish / S. Grillner // *Handbook of Physiology. The Nervous System II.* / Ed. M. Brookhart; American Physiology Society. - Bethesda: Rockville, MD, USA, 1981. – P. 1179–1236.

143. Grillner, S. *Current Principles of Motor Control, with Special Reference to Vertebrate Locomotion* / S. Grillner, A. El Manira // *Physiol. Rev.* – 2020. – V. 100. – P. 271-320.

144. Grosprêtre, S. Cortical and spinal excitabilities are differently balanced in power athletes / S. Grosprêtre, A. Bouguetoch, A. Martin // *Eur J Sport Sci.* – 2020. – V. 20 (3). – P. 415-425.

145. Haridas, C. Coordinated interlimb compensatory responses to electrical stimulation of cutaneous nerves in the hand and foot during walking / C. Haridas, E. P. Zehr // *J. Neurophysiol.* – 2003. – V. 90. – P. 2850–2861.

146. Hiraoka, K. Phase-Dependent Crossed Inhibition Mediating Coordination of Anti-phase Bilateral Rhythmic Movement: A Mini Review / K.

Hiraoka. – *Front. Hum. Neurosci.* – 2021. – V. 15. – e668442.

147. Hultborn, H. Changes in neuronal properties and spinal reflexes during development of spasticity following spinal cord lesions and stroke: studies in animal models and patients / H. Hultborn // *J. Rehabil. Med.* – 2003. – V. 41. – P. 46-55.

148. Human standing and walking: comparison of the effects of stimulation of the vestibular system / J. F. Iles, R. Baderin, R. Tanner [et al.] // *Exp Brain Res.* – 2007. – V. 178. – P. 151-166.

149. Imagined gait modulates neuronal network dynamics in the human pedunculopontine nucleus / T. Tattersall, P. Stratton, T. Coyne [et al.] // *Nat Neurosci.* – 2014. – V. 17. – P. 449-454

150. Improvement in Motor and Walking Capacity during Multisegmental Transcutaneous Spinal Stimulation in Individuals with Incomplete Spinal Cord Injury / H. Kumru, A. Ros-Alsina, L. García Alén, J. Vidal, Y. Gerasimenko, A. Hernandez, M. Wriqth // *Int J Mol Sci.* – 2024. – V.25(8). – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/38674065/> (дата обращения: 26.01.2025).

151. In humans Ib facilitation depends on locomotion while suppression of Ib inhibition requires loading / M. Faist, C. Hoefler, M. Hodapp [et al.] // *Brain Res.* – 2006. – V. 1076. – P. 87.

152. Integration of Convergent Sensorimotor Inputs Within Spinal Reflex Circuits in Healthy Adults / A.J. Lopez, J. Xu, M.M. Hoque [et al.]. - DOI: 10.3389/fnhum.2020.592013 // *Front Hum Neurosci.* – 2020. – V. 14. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33324184/> (дата обращения: 18.02.2025).

153. Integration of Sensory, Spinal, and Volitional Descending Inputs in Regulation of Human Locomotion / Y.P. Gerasimenko, P. Gad, D. Sayenko [et al.] // *J. Neurophysiol.* – 2016. – V. 116 (1). – P. 98.

154. Ivanov, S.M. The Effect of Paired Associative Stimulation on the Speed–Strength Parameters of Human Voluntary Movement / S.M. Ivanov, V.N. Shlyakhtov, R.M. Gorodnichev // *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology.* – 2024. – V. 60 (6). – P. 2547-2556.

155. Jankowska, E. Spinal interneurons / E. Jankowska // *Neuroscience in the 21st Century* / eds D.W. Pfaff and N.D. Volkow // New York, NY: Springer Science+Business Media. – 2016. – P. 1189-1224.
156. Jankowska, E. Spinal reflexes / E. Jankowska // *Neuroscience in the 21st Century* / eds D.W. Pfaff and N.D. Volkow // New York, NY: Springer Science+Business Media. –2016. – P. 1599-1621.
157. Jordan, L.M. Propriospinal neurons involved in the control of locomotion; potential targets for repair strategies? / L.M. Jordan, B.J. Schmidt // *Prog. Brain Res.* – 2002. – V. 137. – P. 129-139.
158. Kido, A. Spinal reciprocal inhibition in human locomotion / A. Kido, N. Tanaka, R.B. Stein // *J. Appl. Physiol.* – 2004. – V. 96 (5). – P. 1969.
159. Kiehn, O. Decoding the organization of spinal circuits that control locomotion / O. Kiehn // *Nat. Rev. Neurosci.* – 2016. – V. 17 (4). – P. 224-238.
160. Kitano, K. Spinal reflex in human lower leg muscles evoked by transcutaneous spinal cord stimulation / K. Kitano, D. M. Koceja // *J. Neurosci. Methods.* – 2009. – V. 180 (1). – P. 111-115.
161. Kling, U. Simulation of rhythmic nervous activities / U. Kling, G. Székely // *Kybernetik.* – 1968. – V. 5 (3). – P. 89-103.
162. Knikou, M. Locomotor training improves premotoneuronal control after chronic spinal cord injury / M. Knikou, C.K. Mummidisetty // *J. Neurophysiol.* – 2014. – V. 111 (11). – P. 2264-2275.
163. Knikou, M. Locomotor training improves reciprocal and nonreciprocal inhibitory control of soleus motoneurons in human spinal cord injury / M. Knikou, A.C. Smith, C.K. Mummidisetty // *J. Neurophysiol.* – 2015. – V. 113 (7). – P. 2447-2460.
164. Knikou, M. Plantar cutaneous afferents normalize the reflex modulation patterns during stepping in chronic human spinal cord injury / M. Knikou // *J. Neurophysiology.* – 2010. – V. 103 (3). – P. 1304.
165. Labrecque, C. The effects of low intensity cutaneous stimulation on the H-reflex modulation during static and dynamic cycling movements / C.

Labrecque, M. Bélanger // Dept de Kinanthropologie Society for Neurosciences abstracts. – 1994. – V. 20 (715). – P. 7.

166. Liddell, E.G.T. Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes) / E.G.T. Liddell, C. Sherrington // Proc. R. Soc. B. – 1924. – V. 96. – P. 212-242.

167. Lin, X. The Effect of Electrical Stimulation Strength Training on Lower Limb Muscle Activation Characteristics During the Jump Smash Performance in Badminton Based on the EMS and EMG / X. Lin, Y. Hu, Y. Sheng // Sensors. – 2025. – V.25(577). - URL: <https://www.mdpi.com/1424-8220/25/2/577> (дата обращения: 11.05.2025).

168. Lloyd, D.P.C. Conduction and synaptic transmission of the reflex response to stretch in spinal cats / D.P.C. Lloyd // J. Neurophysiol. – 1943. – V. 6. – P. 317-326.

169. Lundberg, A. Selective adequate activation of large afferents from muscle spindles and Golgi tendon organs / A. Lundberg, G. Winsbury // Acta Physiol. Scand. – 1960. – V. 49. – P. 155-164.

170. Marchand-Pauvert, V. Modulation of heteronymous reflexes from ankle dorsiflexors to hamstring muscles during human walking / V. Marchand-Pauvert, J.B. Nielsen // Exp. Brain Res. – 2002. – V. 142. – P. 402-408.

171. Matsuyama, K. Vestibulospinal and reticulospinal neuronal activity during locomotion in the intact cat. I. Walking on a level surface / K. Matsuyama, T. Drew // Journal of Neurophysiology. – 2000. – V. 84 (5). – P. 2237-2256.

172. Mechanism for activation of locomotor centers in the spinal cord by stimulation of the mesencephalic locomotor region / B.R. Noga, D.J. Kriellaars, R.M. Brownstone [et al.] // J. Neurophysiol. – 2003. – V. 90. – P. 1464-1478.

173. Mileusnic, M. P. Force estimation from ensembles of Golgi tendon organs / M.P. Mileusnic, G.E. Loeb. - DOI: 10.1088/1741-2560/6/3/036001 // J Neural Eng. – 2009. – V. 6. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19367000/> (дата обращения: 18.02.2025).

174. Minassian, K. The posterior root-muscle reflex / K. Minassian, B. Freundl, U.S. Hofstoetter // Neurophysiology in Neurosurgery. – Academic Press,

2020. – P. 239-253.

175. Modelling spinal circuitry involved in locomotor pattern generation: insights from the effects of afferent stimulation / I.A. Rybak, K. Stecina, N.A. Shevtsova, [et al.] // *J Physiol.* – 2006. – V. 577(Pt 2). – P. 641-658.

176. Modulation of multisegmental monosynaptic responses in a variety of leg muscles during walking and running in humans / G. Courtine, S.J. Harkema, C.J. Dy [et al.] // *J Physiol.* – 2007. – V. 582 (3). – P. 1125-1139.

177. Modulation of recurrent inhibition from knee extensors to ankle motoneurons during human walking / J.C. Lamy, C. Iglesias, A. Lackmy [et al.] // *J. Physiol.* – 2008. – V. 586. – P. 5931-5946.

178. Modulation of stretch reflexes during locomotion in the mesencephalic cat / K. Akazawa, J.W. Aldridge, J.D. Steeves [et al.] // *J. Physiol.* – 1982. – V. 329. – P. 553-567.

179. Modulations in neural pathways excitability post transcutaneous spinal cord stimulation among individuals with spinal cord injury: a systematic review / S. Tajali, G. Balbinot, M. Pakosh [et al.]. - DOI: 10.3389/fnins.2024.1372222 // *Front. Neurosci.* – 2024. – V. 18. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/38591069/> (дата обращения: 18.02.2025).

180. Mrachacz-Kersting, N. Evidence for a Supraspinal Contribution to the Human Crossed Reflex Response During Human Walking / N. Mrachacz-Kersting, S. Gervasio, V. Marchand-Pauvert // *Front Hum Neurosci.* – 2018. – V. 12. – P. 260.

181. Multisegmental motor responses with spinal cord stimulation: A new approach of testing nervous system circuitries / M.A. Sabbahi, F. Ovak-Bittar, S. Uzun [et al.] // *J Neurol Neurophysiol.* – 2013. – V. 4. – P. 3.

182. Mummidisetty, C.K. Modulation of reciprocal and presynaptic inhibition during robotic-assisted stepping in humans / C.K. Mummidisetty, A.C. Smith, M. Knikou // *Clin Neurophysiol.* – 2013. – V. 124 (3). – P. 557.

183. Nathan, P.W. The rubrospinal and central tegmental tracts in man / P.W. Nathan, M.C. Smith // *Brain.* – 1982. – V. 105. – P. 223–269.

184. Neuromuscular factors predicting lower limb explosive strength in male college sprinters / Y. Li, Q. Guo, J. Shao, Y. Gan, Y. Zhao, Y. Zhou // *Front Physiol.* – 2025. – V.15. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/39839532/> (дата обращения: 06.05.2025).

185. Nichols, T.R. Distributed force feedback in the spinal cord and the regulation of limb mechanics / T.R. Nichols // *J Neurophysiol.* – 2018. – V. 119 (3). – P. 1186-1200.

186. Noninvasive Reactivation of Motor Descending Control after Paralysis / Y. P. Gerasimenko, D.C. Lu, M. Modaber [et al.] // *J. Neurotrauma.* – 2015b. – V. 32 (24). – P. 1968.

187. Non-Invasive Spinal Cord Stimulation for Motor Rehabilitation of Patients with Spinal Muscular Atrophy Treated with Orphan Drugs / A. Novikov, M. Maldova, N. Shamantseva [et al.] // *Biomedicines.* – 2024. – V. 12 (6). – P. 1162.

188. Novel and direct access to the human locomotor spinal circuitry / Y. Gerasimenko, R. Gorodnichev, E. Machueva [et al.] // *J. Neurosci.* – 2010. – V. 30 (10). – P. 3700.

189. Optimizing transcutaneous spinal stimulation: excitability of evoked spinal reflexes is dependent on electrode montage / K.L. Thatcher, K.E. Nielsen, E.B. Sandler [et al.] // *J Neuroeng Rehabil.* – 2025. – V. 22 (1). – P. 2.

190. Orlovsky G.N. Neuronal control of locomotion. From mollusc to man. / G.N. Orlovsky, T.G. Deliagina, S. Grillner. – United States: Oxford University Press, Oxford; 1999. – P. 344.

191. Orlovsky, G.N. Activity of rubrospinal neurons during locomotion / G.N. Orlovsky // *Brain Res.* – 1972. – V. 46. – P. 99-112.

192. Orlovsky, G.N. The effects of different descending systems on flexor and extensor activity during locomotion / G.N. Orlovsky // *Brain Res.* – 1972. – V. 40. – P. 359-371.

193. Patterns of connectivity of spinal interneurons with single muscle afferents / J. Quevedo, J.R. Eguibar, J. Lomeli [et al.] // *Exp. Brain Res.* – 1997. –

V. 115. – P. 387-402.

194. Pearson, K.G. Function of segmental reflexes in the control of stepping in cockroaches and cats / K.G. Pearson, J. Duysens // Neural control of locomotion. Advances in behavioral biology // Eds. Herman R. M., Grillner S., Stein P.S.G., Stuart D.G. - Springer US, 1976. – P. 519-537.

195. Pearson, K.G. Generating the walking gait: role of sensory feedback / K.G. Pearson // Prog Brain Res. – 2004. – V. 143. – P. 123-129.

196. Perreault, M.C. Activity of medullary reticulospinal neurons during fictive locomotion / M.C. Perreault, T. Drew, S. Rossignol // J. Neurophysiol. – 1993. – V. 69. – P. 2232-2247.

197. Petersen, N. Modulation of reciprocal inhibition between ankle extensors and flexors during walking in man / N. Petersen, H. Morita, J. Nielsen // J. Physiol. – 1999. – V. 520. – P. 605-619.

198. Phase modulation of the short-latency crossed spinal response in the human soleus muscle / P.W. Stubbs, J.F. Nielsen, T. Sinkjær, [et al.] // J. Neurophysiol. 2011b. – V. 105. – P. 503-511.

199. Phase-dependent reversal of reflexly induced movements during human gait / J. Duysens, A. A. Tax, M. Trippel [et al] // Exp. Brain Res. – 1992. – V. 90. – P. 404-414.

200. Phase-dependent reversal of the crossed conditioning effect on the soleus Hoffmann reflex from cutaneous afferents during walking in humans / S. Suzuki, T. Nakajima, G. Futatsubashi [et al.] // Exp. Brain Res. – 2016. – V. 234. – P. 617-626.

201. Pierrot-Deseilligny, E. Assessing changes in presynaptic inhibition of Ia afferents during movement in humans / E. Pierrot-Deseilligny // J Neurosci Methods. – 1997. – V. 74 (2). – P. 189.

202. Pierrot-Deseilligny, E. The Circuitry of the Human Spinal Cord: Spinal and Corticospinal Mechanisms of Movement / E. Pierrot-Deseilligny, D. Burke. – United States: Cambridge University Press, 2012. – 606 p.

203. Positive force feedback in human walking / M.J. Grey, J.B. Nielsen,

N. Mazzaro [et al.] // *J. Physiol.* – 2007. – V. 581 (1). – P. 99-105.

204. Posterior root-muscle reflexes elicited by transcutaneous stimulation of the human lumbosacral cord / K. Minassian, I. Persy, F. Rattay [et al.] // *Muscle Nerve.* – 2007. – V. 35 (3). – P. 327-336.

205. Pratt, C.A. Ia inhibitory interneurons and Renshaw cells as contributors to the spinal mechanisms of fictive locomotion / C.A. Pratt, L.M. Jordan // *J. Neurophysiol.* – 1987. – V. 57. – P. 56-71.

206. Pre- and post-synaptic control of motoneuron excitability in athletes / D.R. Earles, J.T. Dierking, C.T. Robertson [et al] // *Med. Sci. Sports Exerc.* – 2002. – V. 34 (11). – P. 1766-1772.

207. Prilutsky, B.I. Control of Mammalian Locomotion by Somatosensory Feedback / B.I. Prilutsky, A. Frigon, T. Akay // *Compr. Physiol.* – 2021. – V. 12 (1). – P. 2877-2947.

208. Prochazka, A. Ensemble firing of muscle afferents recorded during normal locomotion in cats / A. Prochazka, M. Gorassini // *J Physiol.* – 1998. – V. 507 (1). – P. 293.

209. Pugh, J. Neurostimulation, doping, and the spirit of sport / J. Pugh, C. Pugh // *Neuroethics.* – 2021. – V. 14(2). – P. 141-158.

210. Rate of force development: physiological and methodological considerations / N. A. Maffiuletti, P. Aagaard, A. J. Blazevich, J. Folland, N. Tillin, J. Duchateau // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2016. – V.116. – P. 1091–1116.

211. Repeatability of spinal reflexes of lower limb muscles evoked by transcutaneous spinal cord stimulation / A. Saito, Y. Masugi, K. Nakagawa [et al.]. - DOI: 10.1371/journal.pone.0214818 // *PLoS One.* – 2019. – V. 14 (4). – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30947310/> (дата обращения: 18.02.2025).

212. Rho, M.J. Effects of red nucleus microstimulation on the locomotor pattern and timing in the intact cat: a comparison with the motor cortex / M.J. Rho, S. Lavoie, T. Drew // *J Neurophysiol.* – 1999. – V. 81. – P. 2297-2315.

213. Rhoades, R.A. *Medical Physiology: Principles for Clinical Medicine.* - 5th edition / R.A. Rhoades, D.R. Bell. – Wolters Kluwer Health, 2017. – 968 p.

214. Rossignol, S. Dynamic sensorimotor interactions in locomotion / S. Rossignol, R. Dubuc, J. P. Gossard // *Physiol Rev.* – 2006. – V. 86. – P. 89-154.
215. Rossignol, S. Neuronal control of stereotypic limb movements. *Handbook of physiology* / S. Rossignol. – NY: Oxford University Press, 1996. – P. 173-216.
216. Roy, F.D. Effect of percutaneous stimulation at different spinal levels on the activation of sensory and motor roots / F.D. Roy, G. Gibson, R.B. Stein // *Exp Brain Res.* – 2012. – V. 223 (2). – P. 281-289.
217. Rudomin, P. Differential modulation of primary afferent depolarization of segmental and ascending intraspinal collaterals of single muscle afferents in the cat spinal cord / P. Rudomin, J. Lomelí, J. Quevedo // *Exp. Brain Res.* – 2004. – V. 156. – P. 377-391.
218. Rudomin, P. In search of lost presynaptic inhibition / P. Rudomin // *Exp. Brain Res.* – 2009. – V. 196. – P. 139-151.
219. Rudomin, P. Presynaptic inhibition in the vertebrate spinal cord revisited / P. Rudomin, R.F. Schmidt // *Exp Brain Res.* – 1999. – V. 129. – P. 1-37.
220. Rybak, I.A. Organization of the Mammalian Locomotor CPG: Review of Computational Model and Circuit Architectures Based on Genetically Identified Spinal Interneurons (1,2,3) / I.A. Rybak, K.J. Dougherty, N.A. Shevtsova // *eNeuro.* – 2015. – V. 2(5). – ENEURO.0069-15.2015.
221. Sabbahi, M.A. Cervical multisegmental motor responses in healthy subjects / M.A. Sabbahi, Y.S. Sengul // *Spinal Cord.* – 2012. – V. 50 (6). – P. 432-439.
222. Sabbahi, M.A. Thoracolumbar multisegmental motor responses in the upper and lower limbs in healthy subjects / M. A. Sabbahi, Y. S. Sengul // *Spinal Cord.* – 2011. – V. 49 (6). – P. 741-748.
223. Schneider, C. On the origin of the soleus H-reflex modulation pattern during human walking and its task-dependent differences / C. Schneider, B. A. Lavoie, C. Capaday // *J. Neurophysiol.* – 2000. – V. 83. – P. 2881.
224. Schomburg, E.D. The possibility of phase-dependent monosynaptic

and polysynaptic excitation to homonymous motoneurons during fictive locomotion / E.D. Schomburg, H.B. Behrends // *Brain Res.* – 1978. – V. 143. – P. 533-537.

225. Selective cortical control of information flow through different intraspinal collaterals of the same muscle afferent fiber / J. R. Eguibar, J. Quevedo, I. Jiménez [et al.] // *Brain Res.* – 1994. – V. 643. – P. 328-333.

226. Selverston, A.I. Invertebrate central pattern generator circuits / A.I. Selverston // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2010. – V. 365 (1551). – P. 2329-2345.

227. Sensory Feedback in Interlimb Coordination: Contralateral Afferent Contribution to the Short-Latency Crossed Response during Human Walking / S. Gervasio, M. Voigt, U.G. Kersting [et al.]. - DOI: 10.1371/journal.pone.0168557 // *PLoS ONE.* – 2017. – V. 12 (1). – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28060839/> (дата обращения: 18.02.2025).

228. Sharrard, W.J.W. The segmental innervation of the lower limb muscles in man / W.J.W. Sharrard // *Annals of the Royal College of Surgeons of England.* – 1964. – V. 35. – P. 106-122.

229. Sherrington, C.S. Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing / C.S. Sherrington // *J. Physiol.* – 1910. – V. 40. – P. 28-121.

230. Siegel, A. *Essential Neuroscience* / A. Siegel, H. Sapru. – 2-nd Edition. – Lippincott Williams & Wilkins, 2011. – 569 p.

231. Simonsen, E.B. Amplitude of the human soleus H reflex during walking and running / E.B. Simonsen, P. Dyhre-Poulsen // *Journal of Physiology.* – 1999. – V. 515. – P. 929-939.

232. Sinkjær, T. Soleus stretch reflex modulation during gait in humans / T. Sinkjær, J.B. Andersen, B. Larsen // *J. Neurophysiol.* – 1996. – V. 76. – P. 1112-1120.

233. Soleus H-reflex modulation during body weight support treadmill walking in spinal cord intact and injured subjects / M. Knikou, C.A. Angeli, C.K.

Ferreira [et al.] // *Exp. Brain Res.* – 2009. – V. 193. – P. 397-407.

234. Soleus H-reflex phase-dependent modulation is preserved during stepping within a robotic exoskeleton / M. Knikou, N. Hajela, C. K. Mummidisetty [et al.] // *Clin. Neurophysiol.* – 2011. – V. 122. – P. 1396-1404.

235. Sousa, AS. Biomechanical and neurophysiological mechanisms related to postural control and efficiency of movement: a review / AS. Sousa, A. Silva, JM Tavares // *Somatosens Mot Res.* – 2012. – V. 29 (4). – P. 131-143.

236. Spinal Cord Stimulation to Enable Leg Motor Control and Walking in People with Spinal Cord Injury / I. Seáñez, M. Capogrosso, K. Minassian [et al] // *Neurorehabilitation Technology*. Springer, Cham. – 2022. – P. 369-400.

237. Spinal maps of motoneuron activity during human locomotion: neuromechanical considerations / P. Avaltroni, G. Cappellini, F. Sylos-Labini, Y. Ivanenko, [et al.]. - DOI: 10.3389/fphys.2024.1389436. // *Front Physiol.* – 2024. – V. 15. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/39108539/> (дата обращения: 18.02.2025).

238. Spinal motor mapping by epidural stimulation of lumbosacral posterior roots in humans / U. S. Hofstoetter, I. Perret, A. Bayart [et al.]. - DOI: 10.1016/j.isci.2020.101930 // *iScience.* – 2021. – V. 24. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33409476/> (дата обращения: 18.02.2025).

239. Steeves, J.D. Localization of a descending pathway in the spinal cord which is necessary for controlled treadmill locomotion / J.D. Steeves, L.M. Jordan // *Neurosci. Lett.* – 1980. – V. 20. – P. 282-288.

240. Stein, P.S.G. Motor systems, with specific reference to the control of locomotion / P.S.G. Stein // *Annu. Rev. Neurosci.* – 1978. – V. 1. – P. 61-81.

241. Stephens, M.J. Short latency, non-reciprocal group I inhibition is reduced during the stance phase of walking in humans / M.J. Stephens, J.F. Yang // *Brain Res.* – 1996. – V. 743 (1-2). – P. 24.

242. Strength Training: In Search of Optimal Strategies to Maximize Neuromuscular Performance / J. Duchateau, S. Stragier, S. Baudry, A. Carpentier // *Exerc Sport Sci Rev.* – 2021. – V.49(1). – P. 2-14.

243. Strength versus endurance trained master athletes: contrasting neurophysiological adaptations / T. Tøien, R. Unhjem, O. K. Berg, P. Aagaard, E. Wang. // *Exp. Gerontol.* – 2023. – V.171. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36442699/> (дата обращения: 18.05.2025).

244. Stubbs, P.W. Short-latency crossed inhibitory responses in the human soleus muscle / P.W. Stubbs, N.J. Mrachacz-Kersting // *Neurophysiol.* – 2009. – V. 102. – P. 3596-3605.

245. Suppression of voluntary motor activity revealed using transcranial magnetic stimulation of the motor cortex in man / N.J. Davey, P. Romaiguere, D.W. Maskill [et al.] // *J Physiol.* – 1994. – V. 477. – P. 223-235.

246. Supraspinal control of locomotion: The mesencephalic locomotor region / D.Le Ray, L. Juvin, D. Ryczko [et al.] // *Breathe, Walk and Chew: The Neural Challenge: Part II* / Eds. J.P Gossard, R. Dubuc, & A. Kola. - Amsterdam, NL: Elsevier, 2011. – P. 51-70.

247. Takakusaki, K. Functional Neuroanatomy for Posture and Gait Control / K. Takakusaki // *J Mov Disord.* – 2017. – V. 10 (1). – P. 1-17.

248. Targeted neurotechnology restores walking in humans with spinal cord injury / F.B. Wagner [et al.] // *J. Nature.* – 2018. – № 563 (7729). – P. 65-71.

249. Task dependency of the long-latency facilitatory effect on the soleus H-reflex by cerebellar transcranial magnetic stimulation / A. Matsugi, N. Mori, S. Uehara [et al.] // *Neuroreport.* – 2014. – V. 25 (17). – P. 1375-1380.

250. Task-related modulation of crossed spinal inhibition between human lower limbs / B. Hanna-Boutros, S. Sangari, A. Karasu, [et al.] // *J. Neurophysiol.* – 2014. – V. 111. – P. 1865-1876.

251. ten Donkelaar, H.J. Evolution of the red nucleus and rubrospinal tract / H.J. ten Donkelaar // *Behav Brain Res.* – 1988. – V. 28. – P. 9-20.

252. The amplitude modulation of the quadriceps H-reflex in relation to the knee joint action during walking / B. Larsen, N. Mrachacz-Kersting, B.A. Lavoie [et al.] // *Exp. Brain Res.* – 2006. – V. 170. – P. 555-566.

253. The effects of transcutaneous spinal cord stimulation delivered with

and without high-frequency modulation on spinal and corticospinal excitability / S. Massey, D. Konig, P. Upadhyay [et al.] // *Artif Organs*. – 2024. – V. 48 (3). – P. 297-308.

254. The effects of transcutaneous spinal cord stimulation on spinal reciprocal inhibition in healthy persons / T. Yamaguchi, T. Fujiwara, T. Takahara [et al.] // *Clinical Neurophysiology*. – 2017. – V. 128 (3). – P. 115-116.

255. The H- and T-reflex response parameters of long- and short-distance athletes / R. Ozmerdivenli, S. Bulut, T. Urat, A. Ayar // *Physiol Res*. – 2002. – V.51(4). – P. 395-400.

256. The Immediate and Short-Term Effects of Transcutaneous Spinal Cord Stimulation and Peripheral Nerve Stimulation on Corticospinal Excitability / Y. Al'joboori, R. Hannah, F. Lenham [et al.]. - DOI: 10.3389/fnins.2021.749042 // *Front Neurosci*. – 2021. – V. 15. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34744614/> (дата обращения: 18.02.2025).

257. The influence of tendon Young's modulus, dimensions and instantaneous moment arms on the efficiency of human movement / M. Voigt, F. Bojsen-Møller, E.B. Simonsen, [et al.] // *J Biomech*. – 1995a. – V. 28(3). – P. 281-291.

258. The motor cortex drives the muscles during walking in human subjects / T.H. Petersen, M. Willerslev-Olsen, B.A. Conway [et al.] // *J. Physiol*. – 2012. – V. 590. – P. 2443-2452.

259. Transcutaneous electrical spinal-cord stimulation in humans / Y. Gerasimenko, R. Gorodnichev, T. Moshonkina [et al.] // *Ann. Phys. Rehabil. Med*. – 2015. – V. 58 (4). – P. 225-231.

260. Transcutaneous Spinal Cord Stimulation and Motor Rehabilitation in Spinal Cord Injury: A Systematic Review / A. Megía García, D. Serrano-Muñoz, J. Taylor [et al.] // *Neurorehabil Neural Repair*. – 2020. – V. 34 (1). – P. 3-12.

261. Transcutaneous spinal cord stimulation neuromodulates pre- and postsynaptic inhibition in the control of spinal spasticity / K. Minassian, B. Freundl, P. Lackner [et al.]. - DOI: 10.1088/1741-2560/6/3/036001 // *Cell Rep*

Med. – 2024. – V. 5 (11). – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19367000/> (дата обращения: 18.02.2025).

262. Voigt M, Simonsen EB, Dyhre-Poulsen P, Klausen K. Mechanical and muscular factors influencing the performance in maximal vertical jumping after different prestretch loads / M. Voigt, E.B. Simonsen, P. Dyhre-Poulsen, [et al.] // *J Biomech.* – 1995b. – V. 28(3):293-307.

263. Voigt, M. Modulation of short latency stretch reflexes during human hopping / M. Voigt, P. Dyhre-Poulsen, E.B. Simonsen // *Acta Physiol Scand.* – 1998. – V. 163(2). – P. 181-194.

264. Ward, N.J. Preparation of many-body states for quantum simulation / N.J. Ward, I. Kassal, A. Aspuru-Guzik. - DOI: 10.1063/1.3115177 // *J Chem Phys.* – 2009. – V. 130. – URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19466819/> (дата обращения: 18.02.2025).

265. Welniarz, Q. The corticospinal tract: Evolution, development, and human disorders / Q. Welniarz, I. Dusart, E. Roze // *Developmental Neurobiology.* – 2017. – V. 77 (7). – P. 810-829.

266. Willis, W.D. John Eccles' studies of spinal cord presynaptic inhibition / W.D. Willis // *Prog. Neurobiol.* – 2006. – V. 78. – P. 189-214.

267. Windhorst, U. Muscle proprioceptive feedback and spinal networks / U. Windhorst // *Brain Res Bull.* – 2007. – V. 73 (4-6). – P. 155-202.

268. Yaserifar, M. Inter-muscular coordination during running on grass, concrete and treadmill / M. Yaserifar, A.S. Oliveira // *Eur J Appl Physiol.* – 2023, Mar. – V. 123 (3). – P. 561-572.

269. Yu, J. Effects of vestibulospinal lesions upon locomotor function in cats / J. Yu, E. Eidelberg // *Brain Res.* – 1981. – V. 220. – P. 179-183.

270. Zaporozhets, E. A reliable technique for the induction of locomotor-like activity in the in vitro neonatal rat spinal cord using brainstem electrical stimulation / E. Zaporozhets, K.C. Cowley, B.J. Schmidt // *J. Neurosci. Methods.* – 2004. – V. 139. – P. 33-41.

271. Zehr, E.P. Considerations for use of the Hoffmann reflex in exercise

studies / E.P. Zehr // Eur. J. Appl. Physiol. – 2002. – V. 86. – P. 455.

272. Zehr, E.P. Cutaneous reflexes during human gait: electromyographic and kinematic responses to electrical stimulation / E.P. Zehr, T. Komiyama, R.B. Stein // J. Neurophysiol. – 1997. – V. 77. – P. 3311-3325.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*Статьи в журналах, рекомендованных ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ*

1. **Барканов, М.Г.** Особенности вызванных мышечных ответов и кинематических параметров скоростных локомоторных движений при чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга / **М.Г. Барканов**, Р.М. Городничев // Физиология человека. – 2022. – Т. 48, № 5. – С. 49-59. (K1, RSCI, Scopus).
2. Моделирование импульсной активности афферентных волокон мышц-антагонистов голени при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга во время ходьбы / Д.А. Гладченко, И.В. Алексеева, А.А. Челноков, **М.Г. Барканов** // Физиология человека. – 2024. – Т. 50, № 1. – С. 34-44 (K1, RSCI, Scopus).
3. Эффекты чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на кинематические и электромиографические параметры скоростных циклических движений / **М.Г. Барканов**, Р.М. Городничев, С.А. Моисеев, В.Н. Шляхтов // Теория и практика физической культуры. – 2022. – № 5. – С. 37-39 (K1, Scopus).
4. **Barkanov, M.G.** Peculiarities of Induced Muscle Responses and Kinematic Parameters of High-Speed Locomotor Movements under Percutaneous Electrical Stimulation of Different Spinal Cord Areas / M.G. Barkanov, R.M. Gorodnichev // Human Physiology. – 2022. – Vol. 48, No. 5. – P. 526-534. (K2, Scopus).
5. Modeling of Impulse Activity of Afferent Fibers of Antagonist Muscles during Transcutaneous Electrical Stimulation of the Spinal Cord During Walking / D.A. Gladchenko, I.V. Alekseeva, A.A. Chelnokov, **M.G. Barkanov** // Human Physiology. – 2024. – Vol. 50, No. 1. – P. 25-34. (K2, Scopus).
6. Peculiarities of Afferent Innervation of Antagonist Muscles of the Bilateral Lower Legs during High-Speed Locomotor Movements / A.A. Chelnokov, **M.G. Barkanov**, D.A. Gladchenko, R.M. Gorodnichev // J Evol Biochem Phys. – 2025. – Vol. 61, No. 3. – P. 850-860 (K2, Web of Science).
7. Особенности афферентного обеспечения мышц-антагонистов голени билатеральных конечностей при скоростных локомоторных движениях / А.А. Челноков, **М.Г. Барканов**, Д.А. Гладченко, Р.М. Городничев // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 2025. – Т. 111, № 7. – С. 1153-1167 (K1, RSCI).

*Статьи, опубликованные в журналах и сборниках материалов конференции*

8. Новый метод повышения координационных способностей спортсменов / А.М. Пухов, П.В. Иванов, **М.Г. Барканов**, Р.М. Городничев // Физическое воспитание и спортивная тренировка. – 2019. – № 3(29). – С. 90-97.

9. **Barkanov, M.G.** Running movements and coordination structure characteristics under spinal cord transcutaneous electrical stimulation. / M.G. Barkanov, S.M. Ivanov, E.A. Mikhaylova, N.G. Ershova // Recent Researches in Sports Science. – Szombathely, Hungary: Savaria University Press, 2020. – С. 7-12.

10. **Барканов, М.Г.** Эффекты ритмической электрической стимуляции спинного мозга на координационную структуру бегового шага / М.Г. Барканов, Р.М. Городничев // Физическое воспитание и спортивная тренировка. – 2020. – № 2(32). – С. 42-49.

11. **Барканов, М.Г.** Влияние разноуровневой стимуляции спинного мозга на тонусную активность мышц нижних конечностей / М.Г. Барканов // В сб.: Новые подходы к изучению классических проблем: Материалы IX Всероссийской с международным участием конференции с элементами научной школы по физиологии мышц и мышечной деятельности, посвящённой памяти Е.Е. Никольского. – Москва, 2019. – С. 39.

12. **Барканов, М.Г.** Влияние ритмической электрической стимуляции спинного мозга на параметры моторных ответов мышц нижних конечностей / М.Г. Барканов, Р.М. Городничев // В сб.: Физическая культура и спорт. Олимпийское образование: международная науч.-практ. конф. – Краснодар, 2020. – С. 170-172.

13. **Барканов, М.Г.** Изменение параметров бегового шага под воздействием ритмической электрической стимуляции спинного мозга / М.Г. Барканов // В сб.: Олимпийский спорт и спорт для всех: международный науч. конгресс. – Казань, 2020. – С. 606-608.

14. **Barkanov, M.G.** Rhythmic electrical stimulation of the spinal cord influence on the parameters of motor responses of the muscles of the lower extremities / M.G. Barkanov, N.G. Ershova // Modern University Sport Science: The XIV Annual International Conference for Students and Young Researchers. – Москва, 2020. – Р. 42-45.

15. **Барканов, М.Г.** Особенности электромиографических и кинематических параметров бегового шага при ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения / М.Г. Барканов // В сб.: Олимпийский спорт и спорт для всех: международный науч. конгресс. – Минск, 2020. – С. 232-239.

16. **Барканов, М.Г.** Особенности кинематических и электромиографических параметров бегового шага при ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения / М.Г. Барканов // В сб.: Университетский спорт: здоровье и процветание нации: международной науч. конф. – Омск, 2020. – С. 80-86.

17. **Барканов, М.Г.** Изменение кинематических параметров бегового шага при стимуляции спинного мозга / М.Г. Барканов, Р.М. Городничев // В сб.: Биомеханика двигательных действий и биомеханический контроль в спорте: всероссийская науч.-практ. конф. с международным участием. – Москва, 2020. – С. 11-13.

18. **Барканов, М.Г.** Изменение параметров вызванных потенциалов мышц нижних конечностей при разноуровневой стимуляции спинного мозга / М.Г. Барканов, Р.М. Городничев // В сб.: Физическая культура и спорт. Олимпийское образование: международная науч.-практ. конф. – Краснодар, 2021. – С. 159-161.

19. **Барканов, М.Г.** Об избирательной активации мотонейронных пулов мышц нижних конечностей посредством неинвазивной чрескожной электрической стимуляции спинного мозга / М.Г. Барканов // В сб.: Новые подходы к изучению проблем физиологии экстремальных состояний: всероссийская с международным участием школа-конференция. – Москва, 2021. – С. 31.

20. **Барканов, М.Г.** Чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга как метод активации определенных мотонейронных пулов мышц нижних конечностей / М.Г. Барканов // В сб.: Физическая культура, спорт, олимпизм: проблемы и перспективы: открытая науч.-практ. конф. – Великие Луки, 2021. – С. 106-111.

21. **Барканов, М.Г.** Влияние чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на координационную структуру скоростных циклических движений / М.Г. Барканов // В сб.: Motor control 2022: Российская, с международным участием, конференции по управлению движением. – Казань, 2022. – С. 121.

22. **Барканов, М.Г.** Влияние чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на координационную структуру скоростных циклических движений / М.Г. Барканов // В сб.: Вклад молодых ученых в разработку проблем физической культуры, спорта и олимпизма: открытая науч.-практ. конф. – Великие Луки, 2022. – С. 47-51.

23. Модельная характеристика импульсной активности афферентов различных групп на фоне ЧЭССМ во время выполнения локомоции / Д.А. Гладченко, И.В. Алексеева, А.А. Челноков, **М.Г. Барканов** // В сб.: Теоретические и прикладные аспекты естественнонаучного образования: международная науч.-практ. конф. – Чебоксары, 2023. – С. 95-102.

## Продолжение приложения А

24. Корчемкин, В.Н. Чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга как инновационный метод функциональной нейрореабилитации человека и животных / В.Н. Корчемкин **М.Г. Барканов**, А.А. Челноков // В сб.: Актуальные проблемы диагностики, лечения и профилактики болезней животных: всероссийская науч.-практ. конф. – Великие Луки, 2023. – С.329-337.

25. **Барканов, М.Г.** Особенности функциональной активности мотонейронных пулов билатеральных скелетных мышц нижних конечностей человека при скоростных локомоторных движениях / М.Г. Барканов, А.А. Челноков, Д.А. Гладченко, Р.М. Городничев // В сб.: Физическая культура, спорт, олимпизм: проблемы и перспективы: открытая науч.-практ. конф. – Великие Луки, 2024. – С. 38-42.

26. Особенности ЭМГ-паттернов билатеральных скелетных мышц нижних конечностей человека при скоростных локомоторных движениях / А.А. Челноков, **М.Г. Барканов**, Д.А. Гладченко, Р.М. Городничев // В сб.: Теоретические и прикладные аспекты естественнонаучного образования: международная науч.-практ. конф. – Чебоксары, 2024. – С. 430-435.

27. **Барканов, М.Г.** Постактивационные эффекты ритмической электрической стимуляции копчикового сплетения на возбудимость спинальных центров мышц-антагонистов билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов / М.Г. Барканов, А.А. Челноков // В сб.: Физическая культура, спорт, олимпизм: проблемы и перспективы. – Великие Луки, 2025. – 240 с.

28. **Барканов, М.Г.** Эффективность неинвазивных электростимуляционных воздействий разных зон спинного мозга на повышение скоростных способностей у спортсменов-легкоатлетов / М.Г. Барканов, А.А. Челноков // В сб.: XIII Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых, аспирантов, магистрантов и студентов высших и средних учебных заведений с международным участием. - Казань, 2025. - С. 649-651.

**Таблица 1Б** – Средние значения амплитуды ВМО билатеральных мышц-антагонистов бедра и голени у спортсменов-легкоатлетов при максимальной одиночной силе электрического стимула, наносимого в области грудных T<sub>11</sub>-T<sub>12</sub> позвонков, в положении лёжа лицом вниз, мВ [Min-Max], (n=12; мужчины; 20,75±0,76 лет; КМС, I и II разряды).

Мышцы	Правая конечность	Левая конечность
m. rectus femoris	1,65 [0,10; 3,99]	1,26 [0,42; 3,57]
m. biceps femoris	1,91 [0,16; 6,08]	1,22 [0,01; 2,89]
m. tibialis anterior	0,48 [0,08; 1,37]	0,29 [0,02; 0,77]
m. gastrocnemius medialis	0,96 [0,02; 6,08]	0,76 [0,05; 2,71]

**Таблица 2Б** – Средние значения амплитуды ВМО билатеральных мышц-антагонистов бедра и голени у спортсменов-легкоатлетов при максимальной одиночной силе электрического стимула, наносимого в области поясничных L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub> позвонков, в положении лёжа лицом вниз, мВ [Min-Max], (n=5; мужчины; 18,80±0,14 лет; КМС, I и II разряды)

Мышцы	Правая конечность	Левая конечность
m. rectus femoris	1,23 [0,28; 3,21]	0,80 [0,41; 1,74]
m. biceps femoris	1,64 [0,09; 5,88]	1,51 [0,30; 4,47]
m. tibialis anterior	0,45 [0,12; 1,03]	0,44 [0,11; 1,30]
m. gastrocnemius medialis	1,26 [0,06; 2,95]	1,24 [0,09; 2,71]

**Таблица 3Б** – Средние значения амплитуды ВМО билатеральных мышц-антагонистов бедра и голени у спортсменов-легкоатлетов при максимальной одиночной силе электрического стимула, наносимого в области копчикового сплетения Co<sub>1</sub>-Co<sub>2</sub>, в положении лёжа лицом вниз, мВ [Min-Max], (n=9; мужчины; 20,75±0,64 лет; КМС, I и II разряды)

Мышцы	Правая конечность	Левая конечность
m. rectus femoris	0,20 [0,04; 0,55]	0,18 [0,01; 0,39]
m. biceps femoris	0,27 [0,06; 0,72]	0,41 [0,10; 1,38]
m. tibialis anterior	0,22 [0,04; 0,56]	0,38 [0,13; 1,36]
m. gastrocnemius medialis	0,52 [0,10; 1,28]	0,84 [0,12; 1,86]

## Приложение В

**Таблица 1В** – Встречаемость облегчения и торможения амплитуд ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после прекращения 10-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$ , % (n=9; мужчины; 21,44±1,01 лет; КМС, I и II разряды)

Испытуемый	Мышцы							
	RF правая	RF левая	BF правая	BF левая	TA правая	TA левая	GM правая	GM левая
Б-ов М.	117,69±6,85	101,96±13,32	135,12±23,11	91,29±10,54	95,00±3,70	121,42±22,92	105,69±57,63	109,02±60,05
В-ев Н.	97,64±2,92	98,40±2,17	100,64±6,11	98,85±9,47	89,67±8,87	113,58±6,74	100,15±2,65	113,72±10,46
Г-ев Д.	112,25±5,04	99,00±2,17	93,89±2,99	98,17±4,40	103,00±2,12	107,29±44,52	106,42±5,52	104,35±3,51
Г-ов Д.	92,49±1,72	86,10±16,52	103,02±8,35	101,78±6,12	108,14±0,66	113,31±11,11	94,20±35,22	83,11±25,17
И-ов С.	122,13±10,91	139,13±14,47	109,16±4,04	104,77±2,12	108,13±7,70	112,52±7,56	102,04±4,74	93,78±2,31
К-ин М.	92,02±7,00	86,16±11,58	90,70±1,62	91,20±5,19	93,75±1,45	106,22±4,30	86,95±1,82	96,64±2,31
К-ев М.	99,25±5,72	96,65±4,39	115,20±12,29	108,81±17,18	100,77±1,92	120,71±12,80	102,91±3,61	110,41±3,91
О-ов С.	128,95±16,09	106,18±4,45	117,75±14,78	95,66±5,20	131,86±15,13	124,75±16,98	155,55±28,55	191,52±39,54
П-ов И.	116,03±5,89	102,44±1,56	93,17±1,55	430,03±135,82	127,07±0,85	95,54±1,16	107,54±8,73	108,57±2,21
Среднее значение эффектов, %	<b>108,72±3,36</b>	<b>101,79±3,95</b>	<b>106,52±4,00</b>	<b>135,62±24,09</b>	<b>106,38±3,25</b>	<b>112,82±3,87</b>	<b>106,83±7,75</b>	<b>112,35±36,94</b>
Торможение, человек	4	5	3	5	3	1	2	3
Облегчение, человек	5	4	6	4	6	8	7	6

## Продолжение приложения В

**Таблица 2В** – Встречаемость облегчения и торможения амплитуд ВМО билатеральных нижних конечностей у спортсменов-легкоатлетов после прекращения 60-секундной ритмической стимуляции в области копчикового сплетения на уровне  $Co_1-Co_2$ , % (n=9; мужчины; 21,44±1,01 лет; КМС, I и II разряды)

Испытуемый	Мышцы							
	RF правая	RF левая	BF правая	BF левая	ТА правая	ТА левая	GM правая	GM левая
Б-ов М.	110,00±21,61	129,87±4,17	106,24±15,30	118,67±26,18	102,09±12,79	155,23±30,32	79,89±18,43	115,15±21,72
В-ев Н.	111,31±7,07	97,40±1,68	96,97±5,98	100,38±1,19	102,96±7,77	96,95±2,42	110,65±4,81	107,97±24,84
Г-ев Д.	122,94±6,93	109,43±1,20	111,44±0,96	103,97±4,97	102,48±2,43	120,67±9,22	91,69±1,00	110,20±6,53
Г-ов Д.	100,80±0,72	94,50±0,82	91,28±4,42	94,79±2,93	99,87±7,90	100,81±2,06	111,41±9,21	107,41±2,41
И-ов С.	89,95±5,75	64,27±4,22	95,58±5,98	94,60±11,29	107,97±2,06	114,14±6,65	103,51±4,15	97,72±5,77
К-ин М.	108,40±4,44	95,45±4,36	96,20±1,43	97,62±3,18	91,30±4,02	97,46±7,83	88,72±0,38	106,73±2,48
К-ев М.	114,63±19,29	114,46±11,82	119,00±14,35	138,94±24,18	102,77±5,50	93,03±3,84	102,36±5,95	104,66±1,92
О-ов С.	73,01±6,32	70,62±10,72	79,29±6,30	86,13±3,79	82,28±9,04	74,60±1,43	81,36±9,66	65,42±4,71
П-ов И.	89,62±11,75	93,13±3,22	98,73±2,10	90,90±9,09	107,01±0,93	100,96±7,97	100,48±5,74	99,30±2,33
Среднее значение эффектов, %	<b>102,30±4,27</b>	<b>96,57±4,12</b>	<b>99,42±3,08</b>	<b>102,89±4,72</b>	<b>99,89±2,42</b>	<b>105,98±5,25</b>	<b>96,67±3,18</b>	<b>101,62±4,19</b>
Торможение, человек	3	6	6	5	3	4	4	3
Облегчение, человек	6	3	3	4	6	5	5	6

## Акты внедрения

АКТ ВНЕДРЕНИЯ  
РЕЗУЛЬТАТОВ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ В ПРАКТИКУ

г. Великие Луки

«14» 01 2025 г.

Мы, нижеподписавшиеся, ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта» (ФГБОУ ВО «ВЛГАФК») в лице ректора Шляхтова В.Н., с одной стороны, лаборатория «Физиология нервной и мышечной систем» на базе научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК» (182105, Псковская область, г. Великие Луки, пл. Юбилейная, д.4, к. 3, тел.: (81153)35196) в лице директора научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК» Городничева Р.М., с другой стороны, и разработчика М.Г. Барканова составили настоящий акт о том, что Барканов М.Г., преподаватель кафедры теории и методики легкой атлетики ФГБОУ ВО «ВЛГАФК», работающий в рамках кандидатской диссертации на тему «Закономерности изменения функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга», внедрил:

№ п/п	Ф.И.О. автора внедрения	Наименование предложения и его краткая характеристика	Эффект от внедрения
1.	Барканов Максим Геннадьевич	Методику трёхуровневой мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга на уровне нижнегрудных T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> и верхнепоясничных L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> позвонков совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения в области С <sub>01</sub> -С <sub>02</sub> позвоночника в качестве дополнительного средства целенаправленной регуляции локомоторных движений.	Рекомендуемая методика как дополнительное средство тренировочного воздействия на нервно-мышечный аппарат спортсменов эффективен в тех видах спорта, результат в которых зависит от скоростных способностей. Параметры стимуляции: импульсы прямоугольной формы, частота следования импульсов – 30 Гц, длительность импульсов – 0,5 мс, прямоугольные импульсы с несущей частотой 10 кГц.

Автор разработки

Барканов М.Г.

Научный руководитель,  
доктор биологических наук, доцент

Челноков А.А.

Ректор ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта»,  
кандидат педагогических наук, доцент  
Шляхтов В.Н.

Директор научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»,  
доктор биологических наук, профессор  
Городничев Р.М.

## СОГЛАСОВАНО

Директор научно-исследовательского  
института проблем спорта и  
оздоровительной физической культуры  
ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»,  
доктор биологических наук, профессор  
Городничев Р.М.  
« 02 » 09 2024 г.



## УТВЕРЖДАЮ

Проректор по учебной работе  
ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»,  
доктор биологических наук, профессор  
Андрянова Е.Ю.  
« 02 » 09 2024 г.

## СПРАВКА

о внедрении в учебный процесс результатов диссертационной работы  
Барканова Максима Геннадьевича

Мы, подписавшиеся, составили настоящую справку о том, что в учебный процесс ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта» внедрены результаты исследования диссертационной работы Барканова М.Г. на тему «Закономерности изменения функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга» по следующим дисциплинам:

1. «Методология научно-исследовательской деятельности в физической культуре», «Современные методы научных исследований и проектной деятельности в области физической культуры и спорта» образовательной программы направления подготовки 49.04.01 «Физическая культура»;
2. «Возрастные физиологические основы подготовки спортивного резерва», «Физиологические основы подготовки спортсменов», «Электрофизиологические методы тестирования в спорте» образовательной программы направления подготовки 49.04.03 «Спорт»;
3. «Физиология» и «Возрастная физиология» образовательной программы по научной специальности 1.5.5 Физиология человека и животных.

В результате внедрения новых научных данных обучающимися получены углубленные знания о закономерных изменениях в функциональном состоянии нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов в физиологическом покое, скоростных циклических движениях и развитии скоростных способностей при чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга.

Автор-разработчик:

М.Г. Барканов  
« 02 » 09 2024 г.

От организации заказчика ответственный за  
внедрение заведующий кафедрой  
естественно-научных дисциплин ФГБОУ  
ВО «ВЛГАФК», доктор биологических  
наук, доцент

А.А. Челноков  
« 02 » 09 2024 г.

АКТ ВНЕДРЕНИЯ  
РЕЗУЛЬТАТОВ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ В ПРАКТИКУ

г. Великие Луки

«20» 01 2025 г.

Мы, нижеподписавшиеся, ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта» (ФГБОУ ВО «ВЛГАФК») в лице директора научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК» Городничева Р.М., с одной стороны, ООО медицинский центр «МедТайм» (182105, Псковская область, г Великие Луки, ул Тимирязева, д. 11/2, тел.: (81153)39309, e-mail: help@medluki.ru) в лице главного врача Морозова М.А., с другой стороны, и разработчика Барканова М.Г. составили настоящий акт о том, что Барканов М.Г., преподаватель кафедры теории и методики легкой атлетики ФГБОУ ВО «ВЛГАФК», работающий в рамках кандидатской диссертации на тему «Закономерности изменения функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга», внедрил:


№ п/п	Ф.И.О. автора внедрения	Наименование предложения и его краткая характеристика	Эффект от внедрения
1.	Барканов Максим Геннадьевич	Методика регистрации вызванных моторных ответов билатеральных нижних конечностей при неинвазивной электрической стимуляции копчикового сплетения в области С <sub>01</sub> -С <sub>02</sub> позвоночника.	Рекомендуемая методика эффективна как дополнительное средство нейрофизиологического мониторинга при оценке возбудимости мотонейронов спинного мозга, целостности двигательных корешков и периферических нервов нижних конечностей у пациентов с заболеваниями нервно-мышечной системы.

Автор разработки

  
 Барканов М.Г.

 Научный руководитель,  
 доктор биологических наук, доцент

  
 Челноков А.А.

 Директор научно-исследовательского  
 института проблем спорта и  
 оздоровительной физической культуры  
 ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»,  
 доктор биологических наук, профессор  
 Городничев Р.М.
 

 Главный врач ООО медицинский центр  
 «МедТайм»

 Морозов М.А.
 

АКТ ВНЕДРЕНИЯ  
РЕЗУЛЬТАТОВ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ В ПРАКТИКУ

г. Великие Луки

« 14 » 09 2025 г.

Мы, нижеподписавшиеся, ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта» (ФГБОУ ВО «ВЛГАФК») в лице ректора Шляхтова В.Н., с одной стороны, лаборатория «Физиология нервной и мышечной систем» на базе научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК» (182105, Псковская область, г. Великие Луки, пл. Юбилейная, д.4, к. 3, тел.: (81153)35196) в лице директора научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК» Городничева Р.М., с другой стороны, и разработчика М.Г. Барканова составили настоящий акт о том, что Барканов М.Г., преподаватель кафедры теории и методики легкой атлетики ФГБОУ ВО «ВЛГАФК», работающий в рамках кандидатской диссертации на тему «Закономерности изменения функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга», внедрил:

№ п/п	Ф.И.О. автора внедрения	Наименование предложения и его краткая характеристика	Эффект от внедрения
1.	Барканов Максим Геннадьевич	Методика регистрации вызванных моторных ответов билатеральных нижних конечностей при неинвазивной электрической стимуляции копчикового сплетения в области С <sub>01</sub> -С <sub>02</sub> позвоночника.	Рекомендуемая методика эффективна как дополнительное средство нейрофизиологического мониторинга при оценке возбудимости мотонейронов спинного мозга нижних конечностей у здоровых лиц.

Автор разработки

Барканов М.Г.

Научный руководитель,  
доктор биологических наук, доцент

Челноков А.А.

Ректор ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта»,  
кандидат педагогических наук, доцент  
Шляхтов В.Н.



Директор научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»,  
доктор биологических наук, профессор

Городничев Р.М.

**АКТ ВНЕДРЕНИЯ  
РЕЗУЛЬТАТОВ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ В ПРАКТИКУ**

г. Великие Луки

« 03 » 02 2025 г.

Мы, нижеподписавшиеся, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта» (ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»), в лице директора научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК» Городничев Р.М., с одной стороны, Муниципальное бюджетное учреждение дополнительного образования «Детско-юношеская школа № 3 «Олимпия» (182100, Псковская обл., г. Великие Луки, ул. Дружбы д.23, корпус 2, 8115371977, veloluki@eduvluki.ru, ob09.pskovedu.ru), в лице директора Облецова А.А., с другой стороны, и разработчика М.Г. Барканова составили настоящий акт о том, что Барканов М.Г., преподаватель кафедры теории и методики легкой атлетики ФГБОУ ВО «ВЛГАФК», работающий в рамках кандидатской диссертации на тему «Закономерности изменения функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга», внедрил:

№ п/п	Ф.И.О. автора внедрения	Наименование предложения и его краткая характеристика	Эффект от внедрения
1.	Барканов Максим Геннадьевич	Методику трёхуровневой мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга на уровне нижнегрудных T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> и верхнепоясничных L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> позвонков совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения в области Co <sub>1</sub> -Co <sub>2</sub> позвоночника в качестве дополнительного средства целенаправленной регуляции локомоторных движений.	Рекомендуемая методика как дополнительное средство тренировочного воздействия на нервно-мышечный аппарат спортсменов эффективен в тех видах спорта, результат в которых зависит от скоростных способностей. Параметры стимуляции: импульсы прямоугольной формы, частота следования импульсов – 30 Гц, длительность импульсов – 0,5 мс, прямоугольные импульсы с несущей частотой 10 кГц.

Автор разработки

Барканов М.Г.

Научный руководитель,  
доктор биологических наук, доцент

Челноков А.А.

Директор научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»,  
доктор биологических наук, профессор

Городничев Р.М.

Директор МБУДО «Детско-юношеская спортивная школа № 3 «Олимпия»

А.А. Облецов



**АКТ ВНЕДРЕНИЯ  
РЕЗУЛЬТАТОВ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ В ПРАКТИКУ**

г. Великие Луки

«03» 02 2025 г.

Мы, нижеподписавшиеся, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта» (ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»), в лице директора научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО «ВЛГАФК» Городничева Р.М., с одной стороны, и Муниципальное бюджетное учреждение дополнительного образования «Детско-юношеская спортивная школа №1 «Атлетика» (182108, Псковская обл., г. Великие Луки, пл. Калинина, д. 6-А, 8115352122, sportatletika@eduvluki.ru, o526.pskovedu.ru), в лице директора Максимова А.Н., с другой стороны, и разработчика Барканова М.Г. составили настоящий акт в том, что Барканов М.Г., преподаватель кафедры теории и методики легкой атлетики ФГБОУ ВО «ВЛГАФК», работающий по теме диссертации «Закономерности изменения функционального состояния нервно-мышечного аппарата спортсменов-легкоатлетов в процессе чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга», внедрил:

№ п/п	Ф.И.О. автора внедрения	Наименование предложения и его краткая характеристика	Эффект от внедрения
1.	Барканов Максим Геннадьевич	Методику трёхуровневой мультисегментарной электрической стимуляции спинного мозга на уровне нижнегрудных T <sub>11</sub> -T <sub>12</sub> и верхнепоясничных L <sub>1</sub> -L <sub>2</sub> позвонков совместно с ритмической электрической стимуляцией копчикового сплетения в области Со <sub>1</sub> -Со <sub>2</sub> позвоночника в качестве дополнительного средства целенаправленной регуляции локомоторных движений.	Рекомендуемая методика как дополнительное средство тренировочного воздействия на нервно-мышечный аппарат спортсменов эффективен в тех видах спорта, результат в которых зависит от скоростных способностей. Параметры стимуляции: импульсы прямоугольной формы, частота следования импульсов – 30 Гц, длительность импульсов – 0,5 мс, прямоугольные импульсы с несущей частотой 10 кГц.

Автор разработки

Барканов М.Г.

Научный руководитель,  
доктор биологических наук, доцент

Челноков А.А.

Директор научно-исследовательского  
института проблем спорта и  
оздоровительной физической культуры  
ФГБОУ ВО «ВЛГАФК»,  
доктор биологических наук, профессор

Городничев Р.М.

Директор МБУДО ДЮСШ №1  
«Атлетика»

Максимов А.Н.

