

УДК 612.763:612.743

ОСОБЕННОСТИ СИНЕРГЕТИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ НИЖНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ СПИННОГО МОЗГА

© 2023 г. С. А. Моисеев¹, *, Р. М. Городничев¹

¹ФГБОУ ВО Великолукская государственная академия физической культуры и спорта,
Великие Луки, Россия

*E-mail: sergey_moiseev@vlgafo.ru

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.

После доработки 03.06.2022 г.

Принята к публикации 10.06.2022 г.

Целью работы явилось изучение нейронной основы синергетического взаимодействия скелетных мышц нижних конечностей в процессе локомоторной активности. Предполагалось определить взаимосвязь параметров моторного выхода локомоторных нейрональных сетей и центров, регулирующих пространственно-временные режимы взаимодействия мышц в структуре цикла шага и его периодов. Испытуемые шагали по тредбану в обычных условиях и при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на уровне T11–T12 и L1–L2 позвонков, наносимой в определенные периоды шагательного цикла. В таких условиях анализировали параметры синергий, извлекаемых с помощью метода главных компонент. Под влиянием стимуляции установлено существенное снижение количества извлекаемых “амплитудных” синергий в структуре цикла шага и периоде переноса, а также снижение количества “частотных” синергий в периоде опоры. Отмечена четкая дифференциация синергетической активности мышц обеих ног в первых двух синергиях, а при стимуляционном воздействии наблюдалась смена вклада активности икроножной, передней большеберцовой и латеральной широкой мышц в первые две синергии, преимущественно, в периоде переноса. Структура синергий демонстрировала комбинированные временные профили с несколькими пиками активности, а при стимуляции было отмечено формирование базового профиля с четким очертанием основных колебаний. Пространственно-временная структура паттернов мышечных синергий при нахождении стопы на опоре оказывалась более стабильной, что может быть связано с увеличением афферентации от опорных зон стопы, создающей оптимальные условия для инициации работы центральных генераторов локомоторных паттернов.

Ключевые слова: мышечные синергии, локомоции, электростимуляция спинного мозга, нейрональные сети, двигательный контроль.

DOI: 10.31857/S0131164622100319, **EDN:** APYWXT

Известно, что управление множеством элементов мышечной системы человека может осуществляться посредством относительно простых исполнительных команд. Эти команды осуществляются через “генераторы функций”, находящиеся между управляющим аппаратом и периферией, ограничивающие широкий диапазон возможных вариаций. Последовательность выходных сигналов таких генераторов представляет собой моторную программу, обеспечивающую попеременную активность мышц сгибателей и разгибателей в структуре локомоторного цикла [1, 2]. Организация и управление мышечными синергиями осуществляется нейрональными сетями, которые могут быть анатомически расположены в разных отделах центральной нервной системы (ЦНС). Одним из действенных способов опреде-

ления локализации синергетических центров и выявления нейрональной основы синергетических эффектов является сравнение двигательных паттернов, получаемых в естественных условиях и при стимуляционном воздействии на различные структуры ЦНС. Электрическая стимуляция предположительно воздействует на нейроны, которые рекрутируют или модифицируют нейрональные сети, организующие синергию, либо воздействует на часть нейронов соответствующих сетей, что отражается на структурированных мышечных ответах в виде характерного для синергии паттерна активации [3, 4].

Для изучения мышечных синергий нередко применяют методы факторизации исходных данных, позволяющие выделять из множества меньшее число компонентов, учитывающих большую

часть дисперсии данных. Такой подход оправдан, исходя из предположения об иерархической организации системы управления движениями, где множество ее элементов сгруппированы в модули, контролируемые общим нервным импульсом или несколькими специфическими центральными командами, определяющими режимы взаимодействия мотонейронных пулов, иннервирующих пары мышц в системе агонист–антагонист [5–8].

Наиболее убедительной демонстрацией связей между нейронной сетью и организацией синергий может быть изменение пространственно-временной структуры мышечных синергий после селективного подавления или активации дискретной, четко определенной нейронной сети. Таковой может являться сеть, локализованная в области T11–T12 позвонков, способная генерировать локомоторную активность. В ряде работ приводятся доказательства возможности селективно воздействовать на мотонейронные пулы, иннервирующие мышцы нижних конечностей, и имеются сведения о воздействии чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) на кинематическую структуру локомоторных движений, позволяющие в совокупности идентифицировать конкретную нейронную сеть, осуществляющую непосредственное управление фазами локомоторного цикла [9, 10]. Структура таких образований должна иметь конкретную нейронную основу, однако точное определение нейронных сетей и областей, ответственных за пространственное и временное структурирование межмышечного взаимодействия остается малоизученным.

В этой связи целью работы явилось изучение нейронной основы синергетического взаимодействия скелетных мышц нижних конечностей в процессе локомоторной активности. Предполагалось определить взаимосвязь нейрональной сети, ответственной за генерацию локомоций, с центрами, регулируемыми пространственно-временными режимами взаимодействия мышц в структуре цикла шага и его периодов.

МЕТОДИКА

Эксперименты выполняли на базе научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры Велюксской государственной академии физической культуры и спорта в лаборатории физиологии нервной и мышечной систем. В исследованиях принимали участие 8 практически здоровых мужчин в возрасте от 19 до 35 лет, без патологий и заболеваний опорно-двигательного аппарата. Средняя длина тела испытуемых составляла 175.4 ± 4.6 см, средняя масса тела 74.1 ± 5.1 кг. Испытуемые шагали по тредбану “Venus” (HP Cosmos, Австрия) с постоянной скоростью 1.5 км/ч в обычных усло-

виях (не предполагающих стимуляционное воздействие) и при ЧЭССМ. В анализ включали не менее 8 шагательных циклов в каждом из условий, рассматривали структуру полного цикла шага, периодов опоры и переноса. Для определения периодов шагательного цикла применяли систему 3D-видеозахвата “Qualisys” (Qualisys, Швеция), включающую 8 высокоскоростных камер Oqus, с частотой оцифровки 500 Гц. Граничными моментами начала и окончания периодов опоры и переноса являлись касание и отрыв конечной антропометрической точки правой ноги от ленты тредбана.

Регистрировали электромиограммы (ЭМГ) восьми поверхностных скелетных мышц нижних конечностей при помощи телеметрического многоканального биомонитора ME6000 и программного обеспечения MegaWin (MegaElectronics LTD., Финляндия): передней большеберцовой (TA), икроножной (GM), латеральной широкой (VL) и двуглавой бедра (BF). Для отведения ЭМГ применяли накожные одноразовые самоклеющиеся электроды с токопроводящим гелем и активной площадью контакта 2.5 см^2 , $36 \times 45 \text{ мм}$ (Swaromed, Австрия). Электроды накладывали биполярно, при этом активный располагали в области проекции двигательной точки исследуемой мышцы, а референтный прикрепляли по ходу ее волокон с межэлектродным расстоянием 2 см, предусматривали дополнительный электрод заземления на каждом канале [11]. ЭМГ-сигналы усиливали биомонитором с полосой пропускания частот от 10 до 10000 Гц и оцифровывали с частотой 2000 Гц.

Зарегистрированные ЭМГ предварительно обрабатывали двумя способами. В первом случае их фильтровали полосовым фильтром с полосой пропускания 20–450 Гц, силой подавления 60 дБ с нулевой задержкой, затем усредняли в интервалах 0.002 с и повторно применяли фильтр низких частот (ФНЧ) 15 Гц, используя программное обеспечение MegaWin [12, 13]. Все ЭМГ нормировали к пиковой амплитуде каждой мышцы в определенном периоде шагательного цикла в обычных условиях и при ЧЭССМ. При рассмотрении синергетических эффектов, выявляемых в частотном коде ЭМГ, фильтры не применяли. В этом случае вариационные ряды ЭМГ делили на 100 равных отрезков, в каждом из которых рассчитывали количество импульсов. Под частотой следования импульсов ЭМГ понимали абсолютное количество основных колебаний (пересекающих нулевую линию) [14]. Обработанные двумя способами ЭМГ экспортировали в систему Statistica (StatSoft, Inc., version 10).

ЧЭССМ осуществляли посредством спинального нейротрофического NeoStim-16 (ООО “Косима”, Россия), включающего многоканальный стиму-

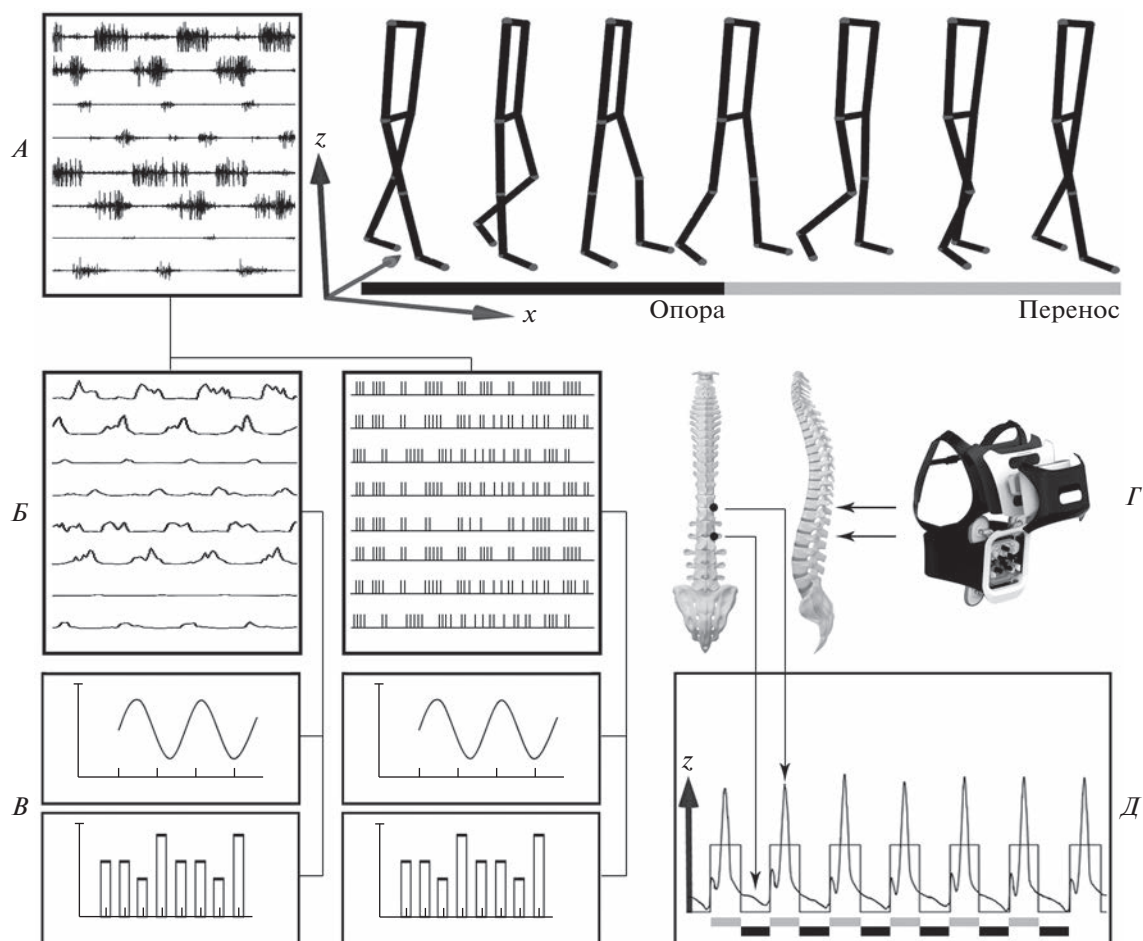


Рис. 1. Схема эксперимента.

А – интерференционные электромиограммы (ЭМГ) мышц нижних конечностей и кинематограмма шагового цикла, Б – интегрирование ЭМГ и представление ЭМГ в виде частотного кода, В – коэффициенты активации и векторы синергий, Г – нейропротез и локализация стимуляции, Д – траектория движений конечной антропометрической точки по вертикальной оси и определение периодов шагового цикла.

лятор и электродную матрицу, позволяющего наносить стимуляцию в определенные периоды шагового цикла [15, 16]. Стимуляцию наносили на уровнях – T11–T12 и L1–L2 позвонков, центр стимуляционных электродов располагали на 2.5 см латеральнее средней линии позвоночника с правой стороны. Референтные поверхностные электроды (аноды) из токопроводящей резины размером 5×9 см располагали билатерально над гребнями подвздошных костей. Силу тока для каждого канала стимуляции подбирали индивидуально до появления дискомфорта в области стимуляции. Длительность импульса составляла 1 мс, форма импульса – прямоугольная монофазная, заполненная несущей частотой 5 кГц, частота стимуляции в период опоры составляла 15 Гц, при переносе – 30 Гц [10, 16]. Общая схема эксперимента и обработки данных представлена на рис. 1.

В системе *Statistica* формировали матрицу исходных данных (X), размерностью ($I \times J$), где I –

число точек (измерений в момент времени – 300 для каждого экспериментального условия, шага, испытуемого), а J – число независимых переменных (вариационных рядов ЭМГ – 8), общая размерность матрицы 8×38400 . Помимо вариационных рядов ЭМГ в матрице создавали дополнительные переменные, позволяющие идентифицировать периоды шагового цикла, шаги и принадлежность данных к определенному испытуемому [12]. Все вариационные ряды были интерполированы относительно единой точки отсчета и стандартизированы к единице стандартного отклонения. В этой же системе формировали отдельную матрицу данных, включающую данные о частоте следования потенциалов ЭМГ, к которой применяли аналогичные процедуры обработки, общая размерность матрицы – 8×12800 .

Из матриц извлекали компоненты (синергии) с помощью метода главных компонент (PCA).

Рассматривали компоненты, имеющие собственные значения (*eigenvalues*) больше единицы и учитывающие не менее 10% общей дисперсии. Анализировали следующие параметры: количество извлекаемых компонент (синергий) процент общей дисперсии, учитываемый каждым фактором в общем наборе данных (*IAF*), матрицы нагрузок (*loadings*) и матрицы счетов (*scores*). Параметры синергий, извлекаемые из матрицы с амплитудными данными ЭМГ, обозначали в тексте как “амплитудные синергии”, а получаемые из матриц с частотным кодом ЭМГ — “частотные синергии”. Исходная матрица X разлагалась на произведение двух матриц: $X = T \times P + E$, где T — матрица счетов, P — матрица нагрузок, E — матрица остатков. Матрица нагрузок несет информацию о взаимосвязи или независимости переменных относительно новых, формальных переменных, полученных в процессе разложения матриц — “векторы синергии”. Она включает весовые коэффициенты каждой мышцы, дающие информацию о степени вовлечения их в синергию, чем выше коэффициент, тем больше связь с новой компонентой. Матрица счетов определяет временную организацию выявленных синергий и представляет собой проекции исходных данных на подпространство главных компонент — “коэффициенты активации синергии”. Коэффициенты активации представляют собой динамический процесс, отражающий изменение активности синергий во времени [3]. Разложение матриц осуществляли в среде *Statistica 10.0*, используя стандартный модуль “*Advanced/Multivariate — PCA*”.

Математико-статистическая обработка данных была выполнена в *Statistica 10.0* и включала расчет среднего арифметического (M), ошибки среднего арифметического (SE), стандартного отклонения (SD). Для оценки достоверности различий некоторых параметров применяли однофакторный дисперсионный анализ *ANOVA* с *post-hoc* анализом по критерию *Newman-Keuls*. Статистически значимыми различиями считали значения критерия $p < 0.05$. Для сравнения векторов синергий применяли анализ косинусного сходства ($\cos \theta$), где 1 — полное подобие, 0 — отсутствие подобия. Коэффициенты активации синергий сравнивали при помощи анализа максимальных значений кросскорреляционных функций с учетом смещения относительно нуля, где 1 — полное соответствие, 0 — отсутствие взаимосвязи.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Количество извлекаемых “амплитудных” синергий при ходьбе без стимуляции в структуре цикла шага составляло в среднем по группе 4.12 ± 0.22 , а под воздействием ЧЭССМ наблюдалось уменьшение до 3.75 ± 0.16 ($p < 0.05$). Снижение количества извлекаемых синергий было установ-

лено и в периоде переноса (рис. 2). В периоде опоры, наоборот, наблюдался рост при стимуляции и составлял в среднем по группе 3.75 ± 0.31 , что на 11.2% превышало фоновый показатель. Такие изменения сопровождались незначительным увеличением *IAF* при рассмотрении полного цикла шага и периода опоры, но не достоверное. При переносе качество реконструкции исходных данных *IAF* снижалось с 74.49 ± 1.25 до 70.98 ± 2.25 ($p > 0.05$).

При рассмотрении “частотных” синергий было установлено статистически значимое уменьшение количества извлекаемых синергий в периоде опоры с 3.00 ± 0.00 до 2.25 ± 0.16 и снижение *IAF* на 11.41% (рис. 2). В структуре цикла шага и периода переноса значимых изменений при стимуляции зарегистрировано не было. Можно отметить незначительный прирост количества извлекаемых синергий в периоде переноса на 11.8% ($p > 0.05$). Таким образом, под воздействием ЧЭССМ существенно снижалось количество извлекаемых компонент при рассмотрении “амплитудных” синергий в структуре цикла шага и отдельно периода переноса. Наблюдалось снижение количества извлекаемых “частотных” синергий в периоде опоры, сопровождающееся существенным снижением качества реконструкции исходных данных.

Векторы извлекаемых “амплитудных” синергий демонстрировали высокое сходство при их сравнении в обычных условиях и под воздействием ЧЭССМ, однако степень вклада мышц в структуру синергий оказалась неодинаковой (рис. 3). Так, наибольшие весовые коэффициенты первой синергии при рассмотрении полного цикла шага были отмечены в левой и правой *GM*, *TA* и *VL* правой нижней конечности. Вторая синергия, преимущественно, была представлена активностью *TA* и *VL* правой стороны. В третьей синергии наибольшую активность проявляла *VL* левой ноги.

Под воздействием ЧЭССМ, ориентированной на мотонейронные пулы мышц флексоров и экстензоров, существенные изменения произошли в структуре полного цикла шага (рис. 3). Так, статистически значимые различия первой синергии были установлены в весовых коэффициентах *BF* обеих сторон и левой *VL*. Вторая синергия характеризовалась возрастанием вклада в синергию *VL*, *BF* левой и *TA* правой стороны. В третьей синергии при стимуляции возрастали нагрузки *GM* обеих сторон и *BF* левой, отмечено снижение весовых коэффициентов *VL*. В периоде опоры существенных изменений практически не наблюдалось. При переносе в структуре первой синергии снижалась роль правой *GM* и левой *TA*, возрастали коэффициенты *VL* левой нижней конечности. В этом же периоде в структуре второй синергии возрастали коэффициенты правой *GM*

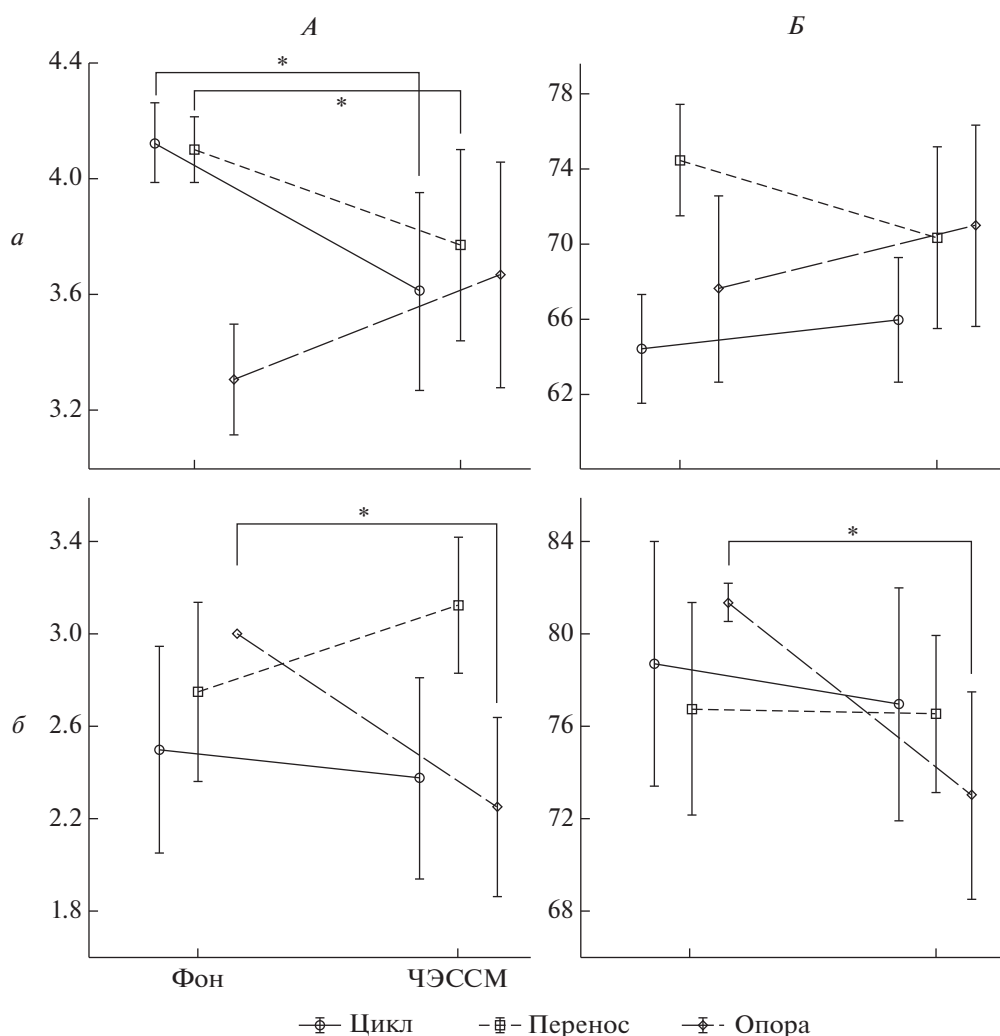


Рис. 2. Количество извлекаемых компонент (А) и VAF (Б) в структуре цикла шага и его периодов в обычных условиях и под воздействием чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ). a – “амплитудные синергии”, b – “частотные синергии”. * – достоверно, $p < 0.05$. Данные на рисунке представлены в виде $M \pm SE$.

и TA и снижались VL обеих нижних конечностей. В третьей синергии происходили аналогичные изменения, характерные для второй синергии (рис. 3). Таким образом “амплитудные” синергии в структуре полного цикла шага демонстрировали высокое сходство векторов, а весовые коэффициенты мышц при стимуляции спинного мозга изменялись неоднозначно, наблюдалось и повышение, и снижение степени вовлечения скелетных мышц в синергии. В периоде опоры существенных изменений мышечных нагрузок выявлено не было, а при переносе наблюдалось преимущественное возрастание вовлечения в синергии GM и TA правой и снижение VL обеих нижних конечностей.

В полном цикле шага пространственная структура первой “частотной” синергии была представлена активностью GM , VL и BF правой ниж-

ней конечности. Вторая синергия включала активность этих же мышц левой стороны, а третья синергия характеризовалась высокими значениями весовых коэффициентов TA правой и BF левой нижней конечности (рис. 4). Аналогичная картина наблюдалась в структуре всех выявленных синергий и в периоде опоры. Векторы “частотных” синергий демонстрировали практически полную идентичность при их сравнении в обычных условиях и при стимуляции. Статистически значимых различий в величинах весовых коэффициентов не было выявлено.

В периоде переноса высокие весовые коэффициенты первой синергии демонстрировали TA , GM и VL левой нижней конечности, вторая синергия была представлена одноименными мышцами правой стороны. Третья синергия включала TA правой и BF левой нижней конечности (рис. 4).

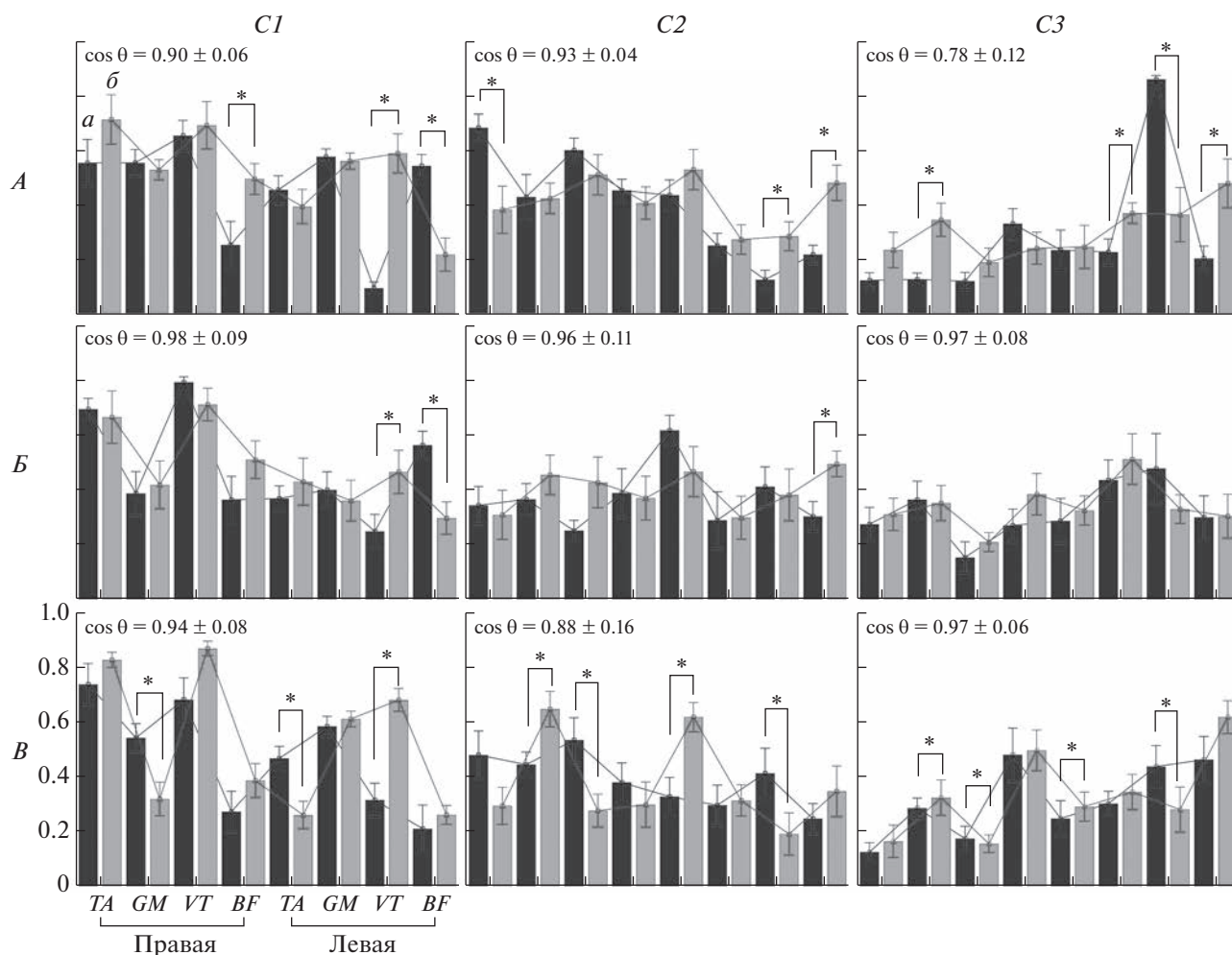


Рис. 3. Векторы и нагрузки “амплитудных” синергий мышц нижних конечностей в структуре шагательного цикла и его отдельных периодов в обычных условиях (а) и при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) (б).

A – полный цикл, B – опора, B – перенос. C1, C2, C3 – номер синергии. * – достоверно, $p < 0.05$. Данные на рисунке представлены в виде $M \pm SE$.

Векторы синергий в данном периоде цикла шага находились в диапазоне от 0.76 ± 0.06 до 0.81 ± 0.04 , что оценивается как высокая степень сходства. При ЧЭССМ наблюдалось существенное повышение коэффициентов GM, VL и BF левой ноги и достоверное их снижение для всех мышц левой нижней конечности, кроме BF ($p < 0.05$). В структуре второй синергии было установлено снижение весовых коэффициентов исследуемых мышц правой нижней конечности, кроме TA, и возрастание для мышц левой нижней конечности, кроме BF. В третьей синергии отмечено существенное снижение вклада активности TA правой ноги и возрастание GM правой, TA, GM и VL левой нижней конечности ($p < 0.05$). Таким образом, векторы синергий демонстрировали высокую степень сходства при сравнении их в обычных условиях и при ЧЭССМ. Пространственная

структура “частотных” синергий цикла шага и периода опоры существенно не менялась под воздействием стимуляции, а в периоде переноса изменялось соотношение весовых коэффициентов мышечных нагрузок в структуре всех синергий. В первой из них возрастала роль мышц правой нижней конечности, на активацию которых направлена стимуляция, и снижался вклад в синергию мышц левой нижней конечности. Во второй синергии, наоборот, возрастала роль мышц левой нижней конечности, а правой существенно снижалась. Электрическая стимуляция структур спинного мозга приводила к активации дополнительных мышц в структуре третьей синергии.

Поскольку временная структура второй и третьей выявленных синергий оказалась значительно вариативной при внутрииндивидуальном рассмотрении и в среднем по группе, то будут пред-

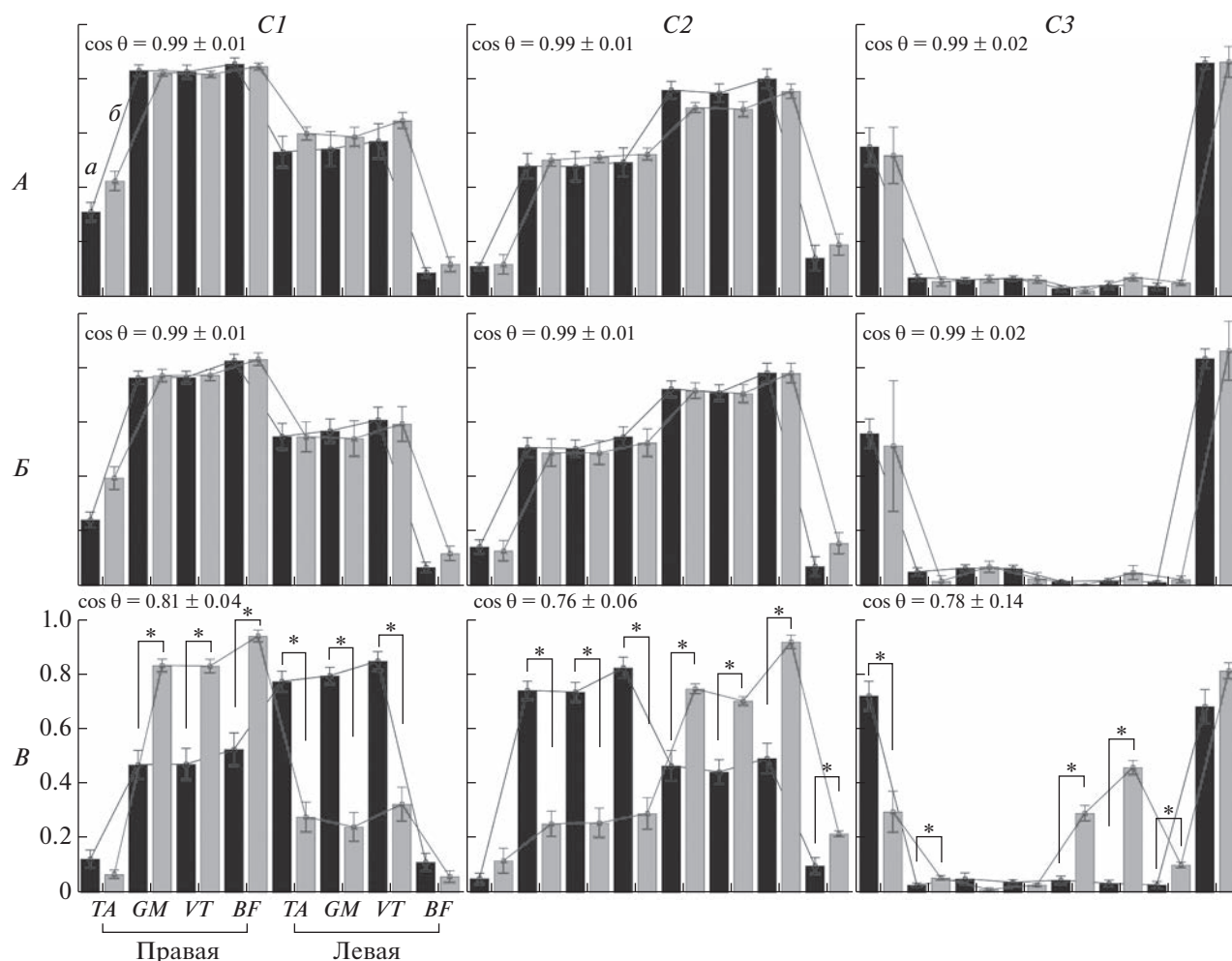


Рис. 4. Векторы и весовые коэффициенты “частотных” синергий мышц в структуре цикла шага и его отдельных периодов в обычных условиях (а) и при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) (б). Обозначения см. рис. 3.

ставлены данные только по первой синергии. При ходьбе без стимуляции внутрииндивидуальное рассмотрение коэффициентов активации “амплитудной” синергии выявило среднюю воспроизводимость структуры циклов шага и отдельных периодов. Однако при сравнении структуры некоторых шагов было установлено и большее соответствие, где коэффициенты кросскорреляционных функций достигали 0.71 (рис. 5, А). При стимуляции спинного мозга наблюдалась схожая картина, максимальные значения кросскорреляционных функций достигали 0.72, а в среднем по группе отмечена средняя повторяемость временных паттернов синергии. В периоде опоры она оказалась значительно ниже — 0.28 ± 0.07 . Усредненные профили коэффициентов активации в обычных условиях и при стимуляции показали низкое сходство в структуре цикла и периода опоры — 0.14 ± 0.01 и 0.28 ± 0.01 соответственно, а при переносе — среднее (0.39 ± 0.02).

Внутрииндивидуальные коэффициенты активации “частотных” синергий демонстрировали среднее сходство в структуре полного цикла шага и периода опоры, а в периоде переноса — низкое (рис. 5, Б). Сравнительный анализ временной структуры первой синергии при стимуляции и без нее показал среднее соответствие паттернов синергии при рассмотрении полного цикла — 0.48 ± 0.04 . В периодах опоры и переноса коэффициенты соответствия были существенно ниже — 0.14 ± 0.04 и 0.10 ± 0.04 соответственно. В целом временные паттерны активации “амплитудных” и “частотных” синергий имели средний уровень воспроизводимости, кроме “частотных” в периоде переноса, где внутрииндивидуальная структура синергетических паттернов оказывалась менее стабильной. ЧЭССМ существенно влияла на коэффициенты активации синергии цикла шага и периода опоры, анализ коэффициентов кросскорреляционных функций показал существен-

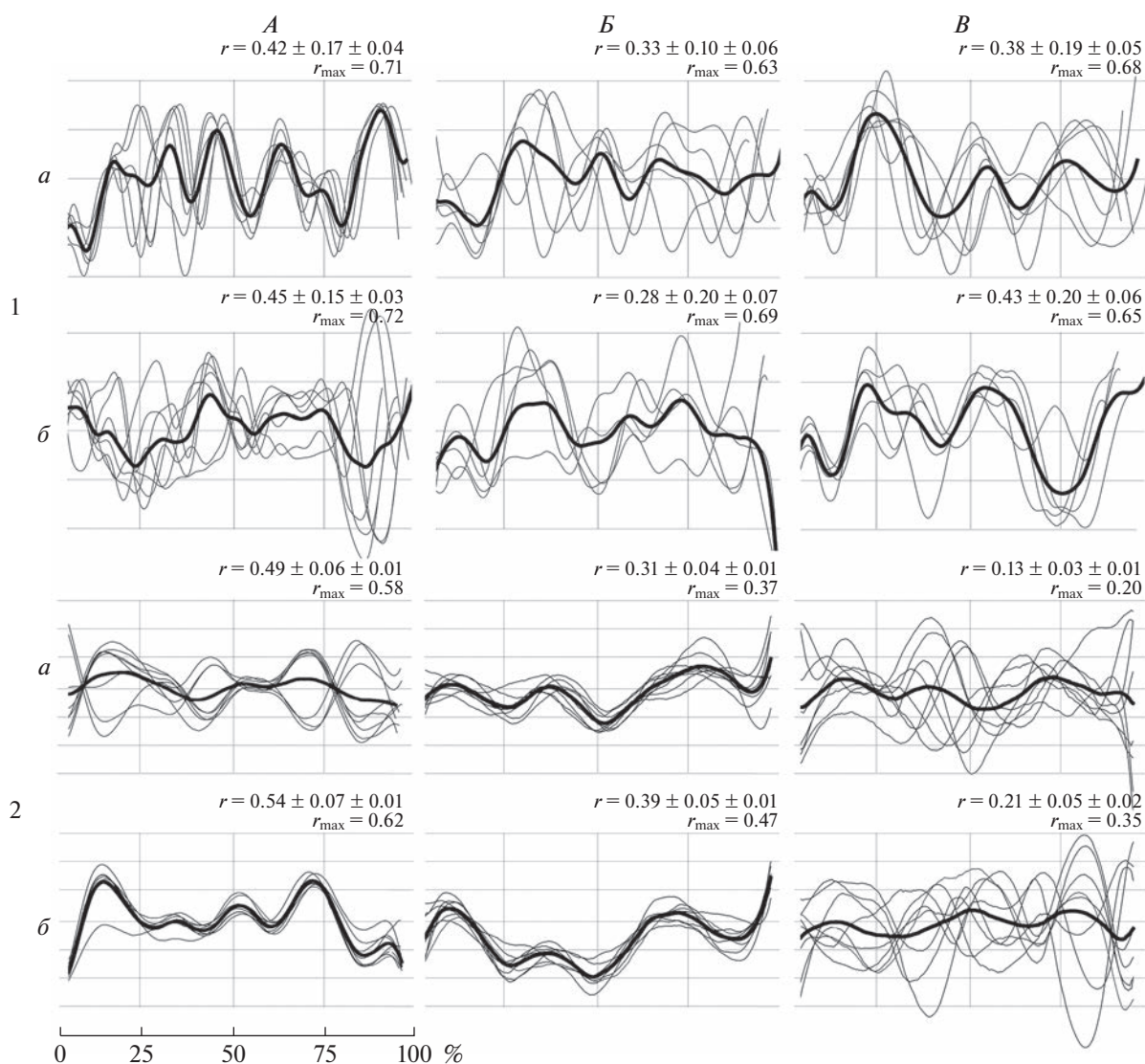


Рис. 5. Коэффициенты активации первой синергии (временные паттерны) в структуре цикла шага и его периодов в обычных условиях и при чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ).

1 – “амплитудные” синергии, 2 – “частотные” синергии. а – без стимуляции, б – при ЧЭССМ. r – среднегрупповые коэффициенты кросскорреляционных функций ($M \pm SD \pm SE$), $r_{\max}$ – максимальные значения кросскорреляционных функций. Жирные линии – среднегрупповые паттерны, тонкие линии – внутрииндивидуальные усредненные паттерны активации синергий. По оси абсцисс – прогресс движения (%), по оси ординат – у.е. Остальные обозначения см. рис. 3.

ные различия, а при переносе – средние. “Частотные” синергии, наоборот, демонстрировали среднее сходство при рассмотрении коэффициентов активации цикла шага, а его отдельные периоды показывали низкое соответствие при их сравнении в условиях обычной ходьбы и передвижении со стимуляционным воздействием.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сегодня не вызывает сомнений тот факт, что в основе мышечных синергий лежит активность нейрональных сетей, локализованных на разных

уровнях ЦНС, однако точное определение конкретной сети и ее вклад в генерацию и модуляцию синергетических паттернов, по-прежнему, остается сложной задачей. Одна из теорий, описывающих сложное взаимодействие управляющих сигналов в нервной системе при реализации локомоций, предполагает двухуровневую сеть, включающую ритмогенерирующую часть и сеть формирования паттернов [17–20]. Такая организация нейрональной сети, осуществляющей управление ритмической активностью сгибателей и разгибателей, может быть эквивалентной концепции модульной пространственно-вре-

менной архитектуре мышечных синергий. В этом случае временная структура, выражаемая в соответствующих коэффициентах мышечной активации, будет являться эквивалентной ритмогенерирующей части нейронной сети, а пространственная структура в виде векторов синергии будет соответствовать сети формирования паттернов, т.е. будет определять соотношение активации мышечных групп. Исходя из этого, коэффициенты активации и векторы синергии могут отражать активность разных нейрональных сетей (или частей сети) в структуре системы управления локомоторной активностью человека.

Чтобы продвинуться в понимании процессов, происходящих в структуре нейрональной сети, генерирующей и модулирующей локомоторную активность, очевидно, необходимо рассматривать межмышечное взаимодействие в пространстве переменных, которые являются отражением процессов нейронального управления в ЦНС, т.е. в пространстве управляющих сигналов [4]. Такими переменными могут являться некоторые частотные характеристики ЭМГ, представляющие данные об импульсной активности отдельных двигательных единиц. Извлечение из таких данных стандартных параметров синергий (число извлекаемых модулей, коэффициенты активации и векторы синергии) может дать дополнительную информацию о том, как параметры двигательной задачи кодируются в структуре управляющих локомоцией нейрональных сетей. Попытки использовать, в качестве переменных, частотные характеристики в процессе изучения синергий не новы. Так, с помощью вейвлет-преобразования ЭМГ с дальнейшим применением к данным алгоритмов декомпозиции позволило определить два модуля (синергизма) с разным спектром (векторами вейвлет преобразованных сигналов), но со схожими паттернами активации [21, 22]. С использованием модифицированного метода анализа когерентности двигательных единиц (ДЕ) была частично подтверждена гипотеза о том, что мышцы проявляющие признаки синергетического взаимодействия контролируются, главным образом, общим нервным импульсом [23]. Наконец, экспериментальные исследования синергетических эффектов, проявляющихся при рассмотрении частотных характеристик электроактивности отдельной мышцы, позволили утверждать, что ДЕ образуют стабильные группы внутри мышцы, которые управляющая система использует в качестве единиц контроля [24]. Вышеизложенное позволяет утверждать, что применение методов факторизации матриц, содержащих частотные и амплитудные данные, может дать полезную информацию о том, как параметры двигательной задачи кодируются в структуре мышечных синергий. В этой связи, в нашей работе была рассмотрена пространственно-временная структура мышечных

синергий, извлекаемая из разных наборов данных, включающих традиционно рассматриваемые амплитудные характеристики ЭМГ (в литературе они могут именоваться как “классические” или “описательные”) и менее популярные — “частотные”.

Если исходить из концепции синергизма как способа снижения вычислительной нагрузки на структуры ЦНС, то количество управляемых синергетических модулей может характеризовать сложность управляющей системы. Чаще всего при рассмотрении активности мышц одной стороны тела при локомоциях выделяют пять базовых временных модулей с характерными пиками активности в каждом из них [25]. Тем не менее, в ряде исследований регистрируется и меньшее их количество, что, вероятно, связано с рядом методических и организационных аспектов извлечения синергетических эффектов. В обычных условиях ходьбы по тредбану мы получали от трех до четырех модулей при рассмотрении классических и от двух до трех — при анализе частотно-временных мышечных синергий. Увеличение количества синергий, как правило, связывают с усложнением системы контроля и необходимостью управляющей системе включать дополнительные модули для обеспечения стабильности. Это характерно для ситуаций, когда меняются условия выполнения двигательной задачи, для реализации которой было достаточно базового набора синергий. Например, регистрируется увеличение количества синергий при различных патологиях (рассеянный склероз, травмы), что связывают с адаптацией двигательной системы для компенсации двигательного дефицита [26–28]. Снижение количества синергий объясняют их слиянием вследствие тех же причин, а также в процессе развития и обучения [29, 30]. Чрескожная электрическая стимуляция, применяемая в нашем исследовании, приводила к снижению количества регистрируемых модулей (синергий) в структуре периодов цикла шага. Вероятно стимуляция, применяемая к организму здорового человека, приводит к схожим изменениям в организации нейрональной активности спинальных сетей, наблюдаемым при патологиях. Снижение качества реконструкции исходных данных по нашим сведениям также может свидетельствовать о том, что стимуляция вносит изменения в частотный код синергии и направленно воздействует на нейронную сеть (часть сети), управляющей локомоторной активностью мышц нижних конечностей.

Анализ сходства векторов, извлекаемых нами синергий, показал высокое их соответствие при анализе амплитудных и частотных синергий во всех периодах цикла шага. Стабильность векторов синергий отмечается в большинстве исследований с применением схожих методик анализа данных, причем данный факт приводится как ар-

гумент в пользу нейронного происхождения наблюдаемых паттернов активации синергий. При рассмотрении весовых коэффициентов, т.е. вклада отдельных мышц в синергию, обнаруживаются различия при выполнении схожих двигательных задач в разных условиях, таких как ходьба по тредбану и по полу, ходьба в нестандартных условиях, с погружением в воду и т.п. [31–35]. Следует обратить внимание на особенности изменений вклада в частотные синергии скелетных мышц, в условиях наносимой нами ЧЭССМ. В структуре полного цикла и в периоде опоры существенных различий не наблюдалось. Особое внимание обращаем на четкую дифференциацию синергетической активности мышц правой и левой нижних конечностей в первых двух синергиях. Под воздействием стимуляции в периоде переноса цикла шага наблюдалась смена вклада мышечной активности правой и левой нижних конечностей в первых двух частотных синергиях и включение дополнительных мышц в третью. Кроме того, наблюдались противоположные изменения вклада активности *GM*, *TA* и *VL* в амплитудные синергии № 1 и 2.

Ранее сообщалось, что электрическая стимуляция, наносимая на уровне T11–T12 и L1 и L2 позвонков со смещением от центральной линии позвоночника, способна селективно активировать флексорные и экстензорные мотонейронные пулы, а эффект такой стимуляции был особенно отчетливым при активации флексорных пулов в фазе переноса [10, 15]. Видно, что односторонняя стимуляция воздействует не только на биомеханические параметры и электроактивность мышц сгибателей конечности, на которую физически нацелена стимуляция, а на всю систему управления локомоциями. Наблюдается перестройка нейрональной сети, что в большей степени отражается на изменении соотношения вклада активности мышц в синергии при нахождении нижней конечности в безопорном положении.

Установленные нами особенности дифференциации синергетической активности мышц нижних конечностей в структуре цикла шага и его отдельных периодов согласуется в ряде аспектов с теорией управления любым эффектором путем введения в систему управления двух команд — реципрокной и коактивационной. Представления об этих командах в ЦНС, как об основных режимах взаимодействия пулов мотонейронов, иннервирующих пары мышц в системе агонист-антагонист известно довольно давно, а в последнее время понятие таких команд было введено для описания контроля произвольными многосуставными движениями [7, 8]. Демонстрацией существования таких команд и подтверждение теории контроля были представлены при рассмотрении частотного кода импульсной активности ДЕ пары мышц-антагонистов. С применением *РСА* было

выявлено два синергетических модуля с характерными паттернами импульсной активности ДЕ. В этом случае факторные мышечные нагрузки, отражающие активность ДЕ мышц антагонистов имели противоположные знаки, что позволило связать такие особенности синергии с реципрокной управляющей командой, а изменения в импульсной активности с одинаковым знаком (однонаправленные изменения) — с командой коактивации [8]. Взаимодействие ДЕ было также рассмотрено в системе двух мышц синергистов бедра. С помощью анализа внутримышечной и межмышечной когерентности подтвердилось предположение о том, что синергетически активированные мышцы, главным образом, контролируются общим нервным импульсом [5, 23].

Наши исследования показывают наличие четкой дифференциации активности ДЕ в структуре первых двух синергий во всех периодах цикла шага. Мышцы одной конечности, находящейся на опоре, демонстрировали высокие весовые коэффициенты, в то время как коэффициенты этой же конечности в структуре второй синергии были низкие, т.е. демонстрировали противоположную активность. Это, в некоторой мере, согласуется с положением теории о реципрокной и коактивационной командах. Примечательно, что ЧЭССМ, применяемая в нашем исследовании, вероятно, воздействуя на проявление таких команд, меняет реципрокные синергетические взаимоотношения одноименных мышц обеих нижних конечностей в структуре первых двух выявленных синергетических модулей, преимущественно при нахождении нижней конечности, на активацию мотонейронных пулов которой нацелена стимуляция, в безопорном положении. Этот факт свидетельствует в пользу возможности адресно воздействовать на нейрональную сеть (часть сети), ответственную за генерацию синергетических реципрокных и коактивационных паттернов, посредством ЧЭССМ.

Временные профили активации, выявленных нами мышечных синергий, оказывались довольно вариативными даже при внутрииндивидуальном рассмотрении. Были отмечены множественные пики коэффициентов активации синергий в структуре полного цикла шага и его периодов. Такие синергии обозначаются в литературе как “комбинированные” и, возможно, возникают в результате слияния базовых (фундаментальных) синергий, им трудно дать приемлемую физиологическую интерпретацию, вследствие чего анализ таких форм часто упускается [30, 34]. Однако некоторые фрагменты установленных в наших экспериментах профилей коэффициентов активации амплитудных и частотных синергий находят общие закономерности с описанными ранее принципами управления посредством коактивационных и реципрокных команд. Так, например,

внутрииндивидуальные профили амплитудных синергий демонстрируют схожие паттерны, но с противоположным направлением пика активности. Более стабильные профили регистрируются в структуре частотных синергий, особенно в периоде опоры, менее стабильные — при переносе. При рассмотрении полного цикла шага обращает на себя внимание особенность, проявляющаяся в стабилизации временного паттерна активации синергий при стимуляции, а именно в практически полном устранении разнонаправленных пиков и формировании базового (фундаментального) профиля с четким очертанием основных колебаний.

Наблюдаемые нами различия пространственно-временной структуры мышечных синергий, особенно ярко проявляющиеся при рассмотрении синергетических эффектов на уровне частотно-временного кода, в определенной мере зависят от нахождения стимулируемой конечности в опорном, либо безопорном положении. Известно, что важную роль в организации синергетического (реципрокного и коактивационного) межмышечного взаимодействия играет проприоцептивная обратная связь и афферентация от опорных зон стопы [36–38]. Такая связь необходима для поддержания определенного уровня возбудимости спинальных нейрональных структур, создающего оптимальные условия для инициации работы центральных генераторов паттернов. Вероятно, по этой причине пространственная и временная структура мышечных синергий оказывается более стабильной при нахождении стопы на опоре в процессе локомоций при обычной ходьбе и в условиях стимуляционного воздействия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Электрическая стимуляция спинного мозга приводила к снижению количества регистрируемых синергий в структуре периодов цикла шага и снижению качества реконструкции исходных данных. Такие результаты, вероятно, являются результатом реорганизации нейрональной активности спинальных локомоторных сетей (слияние синергетических модулей), схожей с адаптационными процессами, компенсирующими двигательный дефицит у людей с патологиями нервной системы.

Применяемая в настоящем исследовании электростимуляция меняет реципрокные синергетические взаимоотношения одноименных мышц нижних конечностей в структуре выявленных синергетических модулей, преимущественно при стимуляции мотонейронных пулов нижней конечности, находящейся в безопорном положении. Это свидетельствует о возможности селективно воздействовать на нейрональную сеть,

ответственную за генерацию синергетических реципрокных и коактивационных паттернов, посредством ЧЭССМ.

Структура выявляемых амплитудных и частотных синергий демонстрирует комбинированные временные профили с несколькими пиками активности, вероятно, являющиеся результатом слияния базовых фундаментальных двигательных синергий. Несмотря на высокую вариативность внутрииндивидуальных профилей активации, отмечается стабилизация временных паттернов при ЧЭССМ, что выражается в практически полном устранении разнонаправленных пиков и формировании базового профиля с четким очертанием основных колебаний.

Пространственно-временная структура паттернов мышечных синергий при нахождении стопы на опоре оказывается более стабильной как при обычной ходьбе, так и при стимуляционном воздействии спинальных нейрональных структур. Это, в определенной мере, связано с увеличением афферентации от опорных зон стопы, создающей оптимальные условия для инициации работы центральных генераторов паттернов.

Этические нормы. Все исследования проведены в соответствии с принципами биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлений и одобрены локальным биоэтическим комитетом Великолукской государственной академии физической культуры и спорта (Великие Луки) (протокол № 2, от 6.09.2021).

Информированное согласие. Каждый участник исследования представил добровольное письменное информированное согласие, подписанное им после разъяснения ему потенциальных рисков и преимуществ, а также характера предстоящего исследования.

Финансирование работы. Финансирование осуществлено в рамках плановой работы ФГБОУ ВО “Великолукская государственная академия физической культуры и спорта” (Великие Луки).

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

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

Вклад авторов в публикацию. С.А. Моисеев — организация исследований, обработка и анализ данных, обзор исследований по теме, работа над текстом рукописи. Р.М. Городничев — общий контроль исследований, работа над текстом рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М.: Медицина, 1966. 349 с.
2. Гельфанд И., Цетлин М. О некоторых способах управления сложными системами // УМН. 1962. Т. 17. № 1(103). С. 3.
Gel'fand I.M., Tsetlin M.L. Some methods of control for complex systems // *Uspekhi Mat. Nauk.* 1962. V. 17. № 1(103). P. 3.
3. Cheung V., Cheung B., Zhang J. et al. Plasticity of muscle synergies through fractionation and merging during development and training of human runners // *Nat. Commun.* 2020. V. 11. № 1. P. 4356.
4. Latash M. One more time about motor (and non-motor) synergies // *Exp. Brain Res.* 2021. V. 239. № 10. P. 2951.
5. Laine C., Martinez-Valdes E., Falla D. et al. Motor neuron pools of synergistic thigh Muscles share most of their synaptic input // *J. Neurosci.* 2015. V. 35. № 35. P. 12207.
6. Фельдман А. Центральные и рефлекторные механизмы управления движениями. М.: Наука, 1979. 183 с.
7. Feldman A., Mindy F., Garofolini L. et al. Central pattern generator and human locomotion in the context of referent control of motor actions // *Clin. Neurophysiol.* 2021. V. 132. № 11. P. 2870.
8. Madarshahian S., Latash M. Reciprocal and coactivation commands at the level of individual motor units in an extrinsic finger flexor–extensor muscle pair // *Exp. Brain Res.* 2022. V. 240. № 1. P. 321.
9. Sayenko D., Atkinson D., Dy C. et al. Spinal segment-specific transcutaneous stimulation differentially shapes activation pattern among motor pools in humans // *J. Appl. Physiol.* 2015. V. 118. № 11. P. 1364.
10. Городничев Р., Пухов А., Моисеев С. Регуляция фаз шагательного цикла при неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга // *Физиология человека.* 2021. Т. 47. № 1. С. 73.
Gorodnichev R., Pukhov A., Moiseev S. Regulation of gait cycle phases during noninvasive electrical stimulation of the spinal cord // *Human Physiology.* 2021. V. 47. № 1. P. 60.
11. Altenburger K., Bumke O., Foerster O. Allgemeine neurologie. Handbuch der Neurologie. Berlin: Verlag von Julius Springer, 1937. S. 747.
12. Moiseev S., Pukhov A., Mikhailova E. et al. Methodological and computational aspects of extracting extensive muscle synergies in moderate-intensity locomotions // *J. Evol. Biochem. Phys.* 2022. V. 58. P. 88.
13. Моисеев С., Иванов С., Городничев Р. Особенности организации двигательных синергий на разных уровнях управления сложнокоординационным движением человека // *Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова.* 2022. Т. 108. № 4. С. 1.
14. Персон Р. Электромиография в исследованиях человека. М.: Наука, 1969. 231 с.
15. Moshonkina T., Grishin A., Bogacheva I. et al. Novel non-invasive strategy for spinal neuromodulation to control human locomotion // *Front. Hum. Neurosci.* 2021. V. 14. P. 622533.
16. Grishin A., Bobrova E., Reshetnikova V. et al. A system for detecting stepping cycle phases and spinal cord stimulation as a tool for controlling human locomotion // *Biomed. Eng.* 2021. V. 54. № 5. P. 312.
17. Rybak I.A., Shevtsova N.A., Lafreniere-Roula M., McCrea D.A. Modelling spinal circuitry involved in locomotor pattern generation: insights from deletions during fictive locomotion // *J. Physiol.* 2006. V. 577. Pt. 2. P. 617.
18. Rybak I.A., Stecina K., Shevtsova N.A., McCrea D.A. Modelling spinal circuitry involved in locomotor pattern generation: from the effects of afferent stimulation // *J. Physiol.* 2006. V. 577. Pt. 2. P. 641.
19. Churchland M., Cunningham J., Kaufman M. et al. Neural population dynamics during reaching // *Nature.* 2012. V. 487. № 7405. P. 51.
20. Hogan N., Sternad D. On rhythmic and discrete movements: reflections, definitions and implications for motor control // *Exp. Brain Res.* 2007. V. 181. № 1. P. 13.
21. Frère J., Göpfert B., Slawinski J. et al. Shoulder muscles recruitment during a power backward giant swing on high bar: a wavelet-EMG-analysis // *Hum. Mov. Sci.* 2012. V. 31. № 2. P. 472.
22. Frère J. Spectral properties of multiple myoelectric signals: New insights into the neural origin of muscle synergies // *Neuroscience.* 2017. V. 355. P. 22.
23. Laine C., Valero-Cuevas F. Intermuscular coherence reflects functional coordination // *J. Neurophysiol.* 2017. V. 118. № 3. P. 1775.
24. Madarshahian S., Letizi J., Latash M. Synergic control of a single muscle: The example of flexor digitorum superficialis // *J. Physiol.* 2021. V. 599. № 4. P. 1261.
25. Ivanenko Y., Poppele R., Lacquaniti F. Motor control programs and walking // *Neuroscientist.* 2006. V. 12. № 4. P. 339.
26. Janshen L., Santuz A., Arampatzis A. Muscle synergies in patients with multiple sclerosis reveal demand-specific alterations in the modular organization of locomotion // *Front. Hum. Neurosci.* 2021. V. 14. P. 593365.
27. Mileti I., Zampogna A., Santuz A. et al. Muscle synergies in parkinson's disease // *Sensors (Basel).* 2020. V. 20. № 11. P. 3209.
28. Janshen L., Santuz A., Ekizos A., Arampatzis A. Fuzziness of muscle synergies in patients with multiple sclerosis indicates increased robustness of motor control during walking // *Sci. Rep.* 2020. V. 10. № 1. P. 7249.
29. Van Crielinge T., Vermeulen J., Wagemans K. et al. Lower limb muscle synergies during walking after stroke: a systematic review // *Disabil. Rehabil.* 2020. V. 42. № 20. P. 2836.
30. Cheung V., Cheung B., Zhang J. et al. Plasticity of muscle synergies through fractionation and merging during development and training of human runners // *Nat. Commun.* 2020. V. 11. № 1. P. 4356.
31. Yokoyama H., Kato T., Kaneko N. et al. Basic locomotor muscle synergies used in land walking are finely tuned during underwater walking // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. № 1. P. 18480.
32. Mileti I., Serra A., Wolf N. et al. Muscle activation patterns are more constrained and regular in treadmill than in overground human locomotion // *Front. Bioeng. Biotechnol.* 2020. V. 8. P. 581619.

33. Mehryar P., Shourijeh M., Rezaeian T. et al. Differences in muscle synergies between healthy subjects and trans-femoral amputees during normal transient-state walking speed // *Gait Posture*. 2020. V. 76. P. 98.
34. Santuz A., Ekizos A., Eckardt N. Challenging human locomotion: stability and modular organisation in unsteady conditions // *Sci. Rep.* 2018. V. 8. № 1. P. 2740.
35. Saito H., Yokoyama H., Sasaki A. et al. Flexible recruitments of fundamental muscle synergies in the trunk and lower limbs for highly variable movements and postures // *Sensors (Basel)*. 2021. V. 21. № 18. P. 6186.
36. Santuz A., Akay T., Mayer W. et al. Modular organization of murine locomotor pattern in the presence and absence of sensory feedback from muscle spindles // *J. Physiol.* 2019. V. 597. № 12. P. 3147.
37. Григорьев А., Козловская И., Шенкман Б. Роль опорной афферентации в организации тонической мышечной системы // *Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова*. 2004. Т. 90. № 5. С. 508.
38. Томиловская Е.С., Мошонкина Т.Р., Городничев Р.М. и др. Механическая стимуляция опорных зон стоп: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека // *Физиология человека*. 2013. Т. 39. № 5. С. 34.
Tomilovskaya E., Moshonkina T., Gorodnichev R. et al. Mechanical stimulation of the support zones of soles: the method of noninvasive activation of the stepping movement generators in humans // *Human Physiology*. 2013. V. 39. № 5. P. 480.

The Features of Synergetic Interaction of Lower Extremities' Skeletal Muscles under the Spinal Cord Electrical Stimulation

S. A. Moiseev^a, *, R. M. Gorodnichev^a

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

*E-mail: sergey_moiseev@vlgafc.ru

The aim of the work was to study the neural basis of the synergetic interaction of the lower extremities' skeletal muscles during locomotor activity. It was supposed to determine the relationship of the locomotor-related neuronal networks with the centers regulating the spatiotemporal modes of muscle interaction in the structure of the step cycle and its periods. The subjects walked the treadmill both, under normal conditions and during spinal cord percutaneous electrical stimulation. The parameters of the synergies extracted using the principal component method were analyzed. The reorganization of neuronal activity of spinal locomotor-related networks, similar to adaptive processes that compensate for motor deficits in people with pathologies of the nervous system, has been revealed. Percutaneous electrical stimulation changed the reciprocal relations of bilateral lower extremities muscles in the structure of synergetic modules, mainly during the swing phase. The synergy structure demonstrated combined temporal profiles with several peaks of activity. During stimulation, the formation of a basic profile with a clear outline of the main fluctuations was revealed. The spatiotemporal structure of muscle synergy patterns during stance phase turned out to be more stable, which is probably due to an increase in afferentation from the foot support-sensitive zones, which creates optimal conditions for initiating the central generators of locomotor pattern.

Keywords: muscle synergies, locomotion, spinal cord electrical stimulation, neural networks, motor control.