

УДК 612.83

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ИМПУЛЬСНОЙ АКТИВНОСТИ АФФЕРЕНТНЫХ ВОЛОКОН МЫШЦ-АНТАГОНИСТОВ ГОЛЕНИ ПРИ ЧРЕСКОЖНОЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ СПИННОГО МОЗГА ВО ВРЕМЯ ХОДЬБЫ

© 2024 г. Д. А. Гладченко<sup>1</sup>, \*, И. В. Алексеева<sup>1</sup>, А. А. Челноков<sup>1</sup>, М. Г. Барканов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ФГБОУ ВО Великолукская государственная академия физической культуры и спорта, Великие Луки, Россия

\*E-mail: gladchenko84@outlook.com

Поступила в редакцию 15.11.2022 г.

После доработки 03.02.2023 г.

Принята к публикации 07.04.2023 г.

В данной статье описаны результаты исследований по изучению импульсной активности различных групп афферентных волокон и ЭМГ-паттернов мышц-антагонистов голени при ходьбе без, во время и после чрескожной электрической стимуляции дорсальных корешков нижнегрудного отдела спинного мозга человека. С помощью применения математической модели, основанной на прогнозировании срабатывания мышечных веретен, показана вариабельность в проявлении импульсной активности различных афферентов *m. tibialis anterior (TA)* и *m. gastrocnemius med. (GM)* при ходьбе в разных экспериментальных условиях. Установлено, что ходьба по подвижной ленте тредбана в отсутствие стимуляции спинного мозга сопровождалась сильной импульсной активностью афферентов I (*Ia* и *Ib*) и II групп *GM*, повышением возбудимости ее мотонейронного пула и ослаблением афферентной активности и возбудимости *TA*. Напротив, электрическая стимуляция спинного мозга при ходьбе вызывала сильную импульсную активность афферентов II группы *TA* и умеренную — *GM*, при этом активность волокон *Ia TA* и *GM* снижалась до умеренной импульсации, *Ib* афферентов тех же мышц имела самую слабую активность, а возбудимость мотонейронного пула *GM* была больше, чем *TA*. В постактивационный период ходьба сопровождалась усилением импульсации афферентных волокон *Ib* и II группы *GM*, ослаблением афферентных потоков *Ib TA* и *Ia* афферентов *GM*, но наряду с этим, афферентные сигналы *Ia* и II группы к мотонейронному ядру *TA* снижались до умеренной импульсации, а возбудимость мотонейронного пула *GM* была выше, чем *TA*. Обсуждаются полагаемые рефлекторные механизмы регуляции локомоции на основе известных феноменов, связанных с взаимодействием различных афферентных входов на нейрональный аппарат спинного мозга в системе мышц-антагонистов голени.

**Ключевые слова:** чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга, афференты, интернейроны, спинальное торможение, мышцы, локомоторные движения.

DOI: 10.31857/S0131164624010035

Спинной мозг способен генерировать целый ряд двигательных реакций в ответ на различные соматосенсорные сигналы окружающей среды. Соматосенсорные пути охватывают весь нейроксис и создают уникальную комбинацию нейрональных сетей для вызова соответствующих поведенческих реакций [1]. Несмотря на иерархическую сложность спинного мозга, влияние одних афферентных посылок на интернейроны премоторного уровня спинного мозга, вызываемые с других афферентов, обеспечивают нормальную двигательную активность организма. Конвергенция различных афферентных сигналов на спинальном уровне осуществляется посредством

возбуждающих и тормозных интернейронов, опосредуя взаимные модуляции восходящих афферентных и нисходящих потоков, предотвращая передачу aberrантных сенсорных сигналов [1–4].

Большинство последних работ, посвященных чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ), направлены на изучение изменений различных параметров шагательно-го паттерна (например, суммарная амплитуда электромиографии (ЭМГ), вызванных моторных ответов, кинематические параметры — длина шага, амплитуда угловых перемещений) [5–7], а также ее воздействие и постактивационные ответы на функциональную активность нейрон-

ного ансамбля спинного мозга [8, 9], корковых и спинальных механизмов, оказывающих модулирующие тормозные влияния на корковый уровень головного мозга и возбуждающие эффекты на двигательные центры спинного мозга у здоровых людей [10] и пациентов с тетраплегией [11].

Механизм действия ЧЭССМ основан в последовательной активации афферентных волокон больших и средних диаметров, локализованных в дорсальных корешках спинного мозга, с целью повышения возбудимости мотонейронного пула [12–14]. Вместе с тем остается открытым вопрос о функциональной активности первичных и вторичных афферентов, их взаимодействии при ЧЭССМ на фоне выполнения различных локомоторных движений.

Цель настоящей статьи — это попытка оценить при помощи математической модели специфику проявления импульсной активности различных групп афферентов (Ia, Ib и II) и ЭМГ-паттерны мышц-антагонистов голени при ходьбе человека без, во время и после неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга.

## МЕТОДИКА

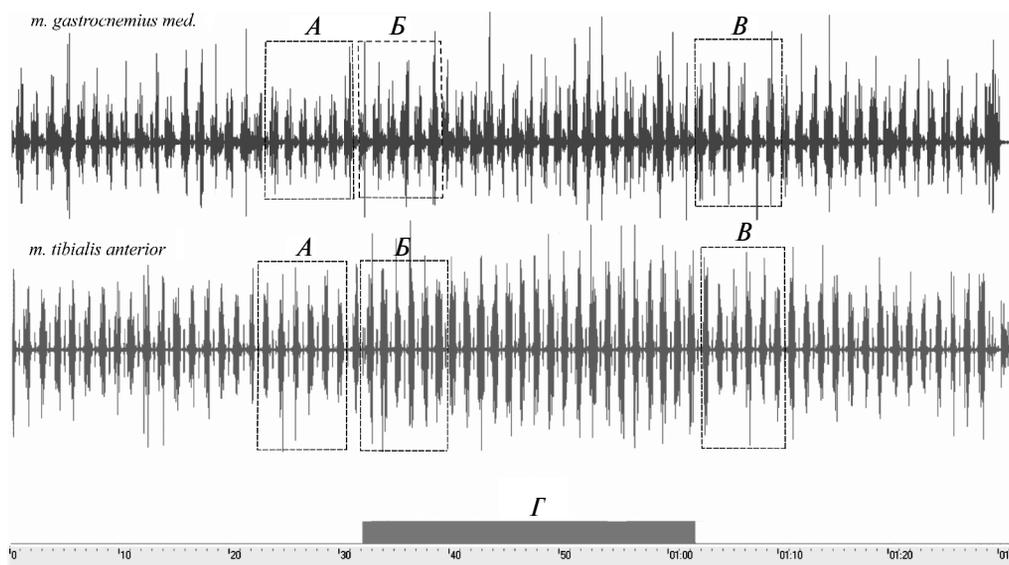
Исследование проводили на базе Научно-исследовательского института Проблем спорта и оздоровительной физической культуры ФГБОУ ВО “Великолукская государственная академия физической культуры и спорта” (г. Великие Луки). В эксперименте участвовали семь здоровых испытуемых мужского пола в возрасте от 20–28 лет.

**Экспериментальные условия.** В процессе проведения исследования испытуемые осуществля-

ли ходьбу по движущейся ленте тредбана “Venus” (HP Cosmos, Австрия) с постоянной скоростью 3 км/ч в различных экспериментальных условиях: ходьба без стимуляции, ходьба в сочетании со стимуляцией мотонейронных пулов мышц-антагонистов голени, ходьба после стимуляции.

**Методика ЧЭССМ.** Нанесение ЧЭССМ осуществляли стимулятором “Кулон” (ГУАП, Россия), с помощью токопроводящего электрода округлой формы ( $\varnothing = 2.5$  см) в области поясничного утолщения спинного мозга между остистыми отростками грудных T<sub>11</sub>–T<sub>12</sub> позвонков. Индифферентные электроды прямоугольной формы (5 × 9 см) располагали билатерально на гребнях подвздошных костей. Электрический импульс представлял собой бифазную прямоугольную форму с заполненной несущей частотой 10 кГц с частотой следования импульсов 30 Гц. Сила электрического импульса подбиралась индивидуально для каждого испытуемого и варьировалась в диапазоне от 20 до 120 мА.

**Электромиография (ЭМГ).** Регистрацию поверхностной ЭМГ-активности *m. tibialis anterior* (TA) и *m. gastrocnemius med.* (GM) правой нижней конечности осуществляли до, во время и после электростимуляции спинного мозга при помощи 16-канального элетронейромиографа ME-6000 (MegaElectronics LTD, Финляндия). Записи ЭМГ-активности мышц осуществляли за 30 с до ЧЭССМ, в течение 30 с во время электрической стимуляции и 30 с после стимуляционного воздействия на фоне ходьбы. В обработке биопотенциалов мышц использовали участки записи равные шести пачкам ЭМГ-активности мышц (рис. 1).



**Рис. 1.** Образец записи ЭМГ-активности мышц-антагонистов голени.

A — участок записи биопотенциалов мышц без чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ); B — участок записи биопотенциалов мышц во время ЧЭССМ; B — участок записи биопотенциалов после ЧЭССМ; Г — отметка ЧЭССМ.

Анализ записей ЭМГ мышц-антагонистов голени при всех экспериментальных условиях (нормализация, выпрямление, усреднение) осуществляли при помощи интерактивного пакета программы *MatLab 2018b* (*MathWorks*, США) (рис. 2).

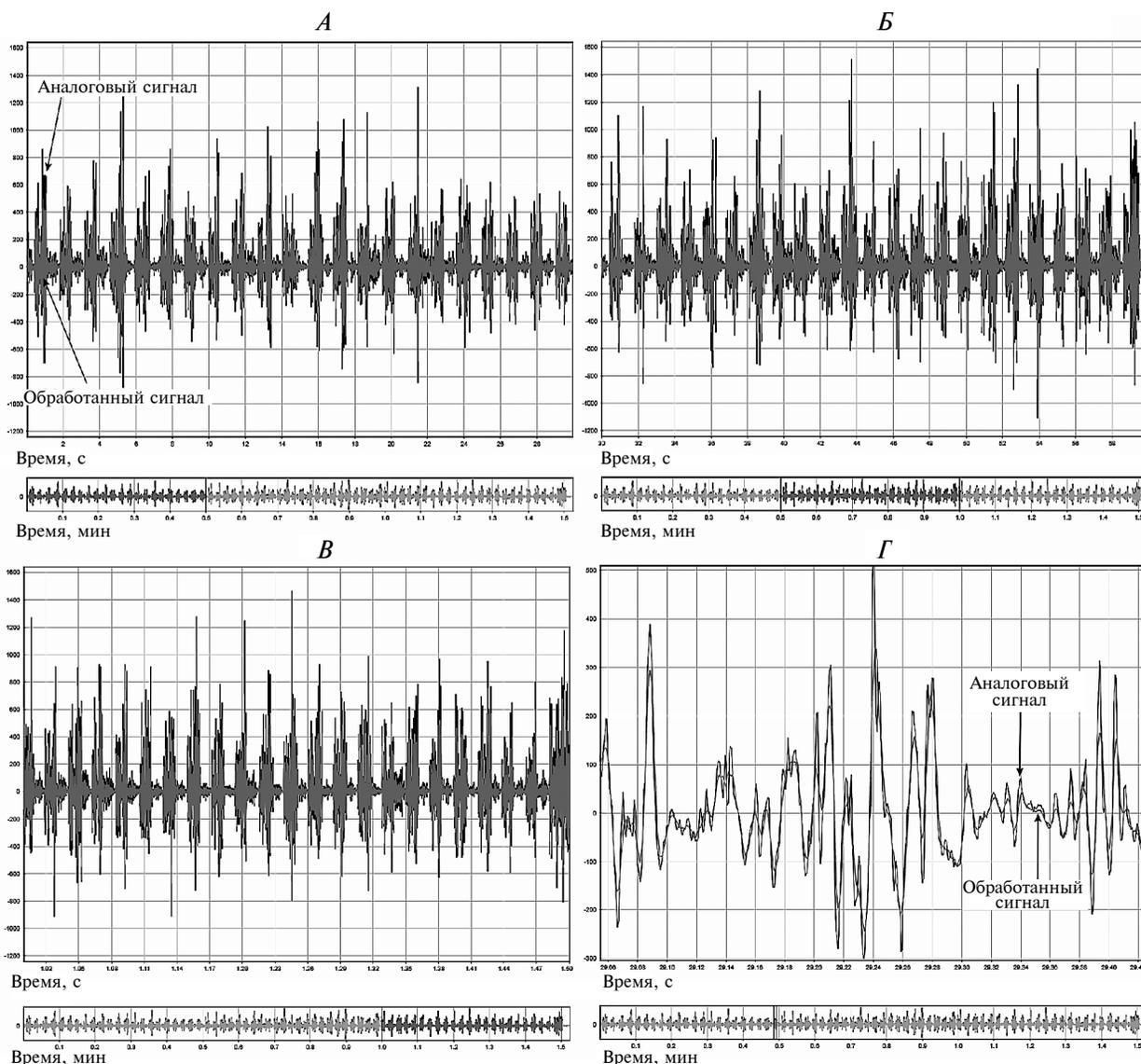
Коэффициент реципрокности мышц-антагонистов голени (КР, усл. ед.) рассчитывали по формуле [15]:

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

где  $\text{ЭМГ}_{\text{АН}}$  — показатель амплитуды ЭМГ-антагониста;  $\text{ЭМГ}_{\text{АГ}}$  — показатель амплитуды ЭМГ-агониста.

**Математическое моделирование.** Для расчета импульсной активности первичных и вторичных афферентов мышц-антагонистов голени применяли математическую модель, основанную на прогнозировании срабатывания мышечных веретен [16-19]. 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. Импульсную активность Ia афферентов вычисляли по следующей модели [16]:

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



**Рис. 2.** Пример обработки ЭМГ *m. gastrocnemius med.* при помощи интерактивного пакета программ *MatLab 2018b*. *A* — участок записи ЭМГ *m. gastrocnemius med.* без чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ); *B* — участок записи ЭМГ *m. gastrocnemius med.* во время ЧЭССМ; *B* — участок записи ЭМГ *m. gastrocnemius med.* после ЧЭССМ; *Г* — увеличенная ЭМГ-пачка мышцы.

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

где  $v$  — скорость изменения длины мышечных пучков;  $l$  — изменения длины мышечных пучков;  $b$  — значения смещения (для Ia афферентов — 285) [16];  $f$  (ЭМГ) — сигнал, представляющий связанное фузиторное действие; ЭМГ — выпрямленный, усредненный и нормализованный сигнал исследуемой мышцы;  $s$  — оператор Лапласа.

Активность волокон Ib рассчитывали на основе мышечной силы ( $F_M$ ) с использованием математической модели [17, 18]:

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

$$F_M = S_M \times \sigma_M, \quad (5)$$

где  $S$  — поперечное сечение мышцы (для TA — 9.9 см<sup>2</sup>, GM — 32.4 см<sup>2</sup>) [18];  $\sigma_M$  — напряжение мышцы (30 Н/см<sup>2</sup>) [18].

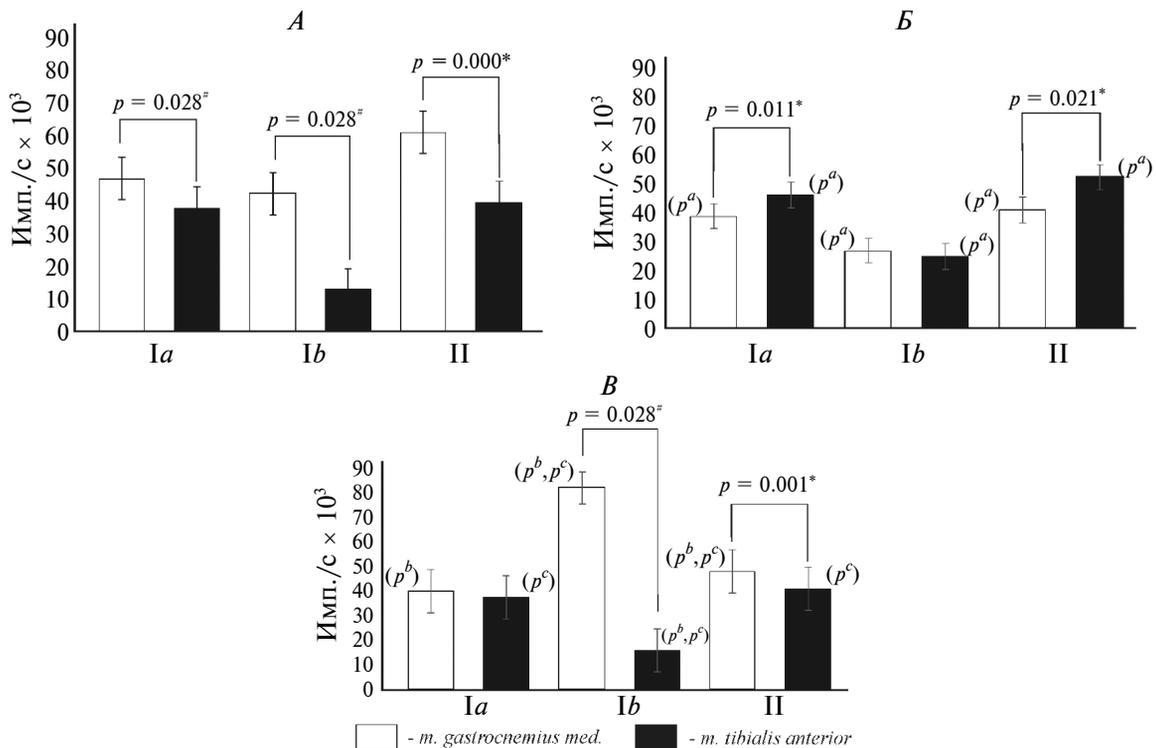
Импульсную активность афферентов II группы вычисляли по формуле:

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

где  $l$  — изменения длины мышечных волокон;  $b$  — значения смещения (для II афферентов — 190) [16]; ЭМГ — выпрямленный, усредненный и нормализованный сигнал исследуемой мышцы.

Средние значения показателей активности первичных и вторичных групп афферентов выражали импульсы в секунду (имп./с  $\times 10^3$ ).

**Статистический анализ.** Статистическую обработку полученных данных выполняли в программе *Statistica v.12.5 Build 192.7 (StatSoft, США)*. Нормальность распределения выборок определяли с помощью *Shapiro-Wilk's W test* и *Levene's Test (ANOVA)*. Достоверность различий исследуемых показателей определяли при помощи примененных параметрических (однофакторный дисперсионный анализ с *post-hoc* анализом *Newman-Keuls*, *Fisher LSD*) и непараметрических методов (*Mann-Whitney U Test*, *Wilcoxon test*). При проверке нулевых гипотез уровень статистически достоверных различий принимали равным 5% ( $p = 0.05$ ). Данные ЭМГ-паттернов мышц-антагонистов и коэффициент реципрокности рассчитывали в виде среднего значения ( $M$ ) и стандартной ошибки ( $\pm SE$ ), а также с указанием межквартильных размахов ( $Me$ ) от 25 до 75% перцентилей.



**Рис. 3.** Изменение импульсной активности афферентов Ia, Ib и II групп GM и TA при ходьбе. А — ходьба без стимуляции; Б — ходьба при стимуляции; В — ходьба после стимуляции. ( $p^a$ ), ( $p^b$ ) — достоверно значимые различия показателей, полученных во время и после чрескожной электрической стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ), в сравнении с показателями без стимуляции; ( $p^c$ ) — достоверно значимые различия между показателями во время и после ЧЭССМ; \* — *One-way Anova* с *post-hoc* анализом *Newman-Keuls*; # — *Mann-Whitney U Test*.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Характеристики импульсной активности афферентных волокон и ЭМГ-паттернов мышц-антагонистов голени при ходьбе без стимуляции спинного мозга.* При ходьбе по движущейся ленте treadmill в отсутствие стимуляции спинного мозга импульсная активность афферентов групп I (Ia и Ib) и II GM была выше, чем TA (рис. 3, A). Так, активность афферентов Ia и Ib GM была больше на 8.90 ( $p = 0.028$ ) и 29.51 имп./с  $\times 10^3$  ( $p = 0.028$ ) соответственно, волокон II группы — на 21.54 имп./с  $\times 10^3$  ( $p = 0.000$ ). Активность афферентов группы II GM во время локомоции усиливалась, чем афферентов I группы ( $p^{Ia-II} = 0.000$ ,  $p^{Ib-II} = 0.000$ ; рис. 3, A), но для афферентов группы Ia активность была больше, чем у сенсорных волокон Ib ( $p^{Ia-Ib} = 0.037$ ). Импульсная активность афферентных волокон Ib TA была выражена меньше по сравнению с афферентами Ia ( $p^{Ia-Ib} = 0.000$ ) и II ( $p^{Ib-II} = 0.000$ ). Афференты Ia и II TA проявляли одинаковую импульсную активность ( $p^{Ia-II} = 0.407$ ).

ЭМГ-паттерны мышц-антагонистов во время ходьбы представляли их реципрокное взаимодействие, с увеличением активности мотонейронных пулов GM (табл. 1). Коэффициент реципрокности мышц-антагонистов голени без стимуляции спинного мозга составлял  $0.65 \pm 0.05$  усл. ед., а средняя ЭМГ-активность GM — 22.93 мкВ, что на 51.45% больше по сравнению с активностью TA.

*Характеристики импульсной активности афферентных волокон и ЭМГ-паттернов мышц-антагонистов голени при ходьбе со стимуляцией спинного мозга.* Данные рис. 3, B свидетельствуют, что на фоне применения электрической стимуляции спинного мозга во время ходьбы активность афферентов Ia и группы II GM была ниже, чем аналогичных афферентов TA ( $p = 0.011$ ;  $p = 0.021$ ). Стимуляция спинного мозга вызывала наибольшую импульсацию афферентов Ia и II волокон GM и TA по сравнению с афферентами Ib мышц-антагонистов (GM:  $p^{Ia-Ib} = 0.002$ ,  $p^{II-Ib} = 0.002$ ; TA:  $p^{Ia-Ib} = 0.001$ ,  $p^{II-Ib} = 0.006$ ). Активность афферентов II TA была выражена больше по сравнению с афферентами Ia ( $p^{Ia-II} = 0.007$ ), а афференты Ia и II GM проявляли одинаковую импульсную активность ( $p^{Ia-II} = 0.470$ ).

При стимуляции спинного мозга ЭМГ-паттерны мышц-антагонистов во время ходьбы представляли их реципрокное взаимодействие с увеличением активности мотонейронных пулов GM на 12.62 мВ (46.47%) по сравнению с TA. Коэффициент реципрокности мышц-антагонистов голени при локомоции во время стимуляции спинного мозга составил 0.69 усл. ед.

*Характеристики импульсной активности афферентных волокон и ЭМГ-паттернов мышц-антагонистов голени при ходьбе после стимуляции спинного мозга.* Прекращение стимуляции спинного мозга сопровождалось уменьшением импульсной активности афферентов Ib и II групп TA в сравнении афферентами GM (рис. 3, B,  $p = 0.028$ ,  $p = 0.001$ ), при этом активность волокон Ib TA была меньше по сравнению с афферентами Ia ( $p = 0.028$ ) и II ( $p = 0.028$ ), а афферентов II выражена больше, чем сенсорных волокон Ia ( $p = 0.035$ ). Импульсная активность афферентных волокон Ib GM наиболее выражена по сравнению с афферентами Ia ( $p = 0.028$ ) и II ( $p = 0.028$ ), а афференты группы II проявляли себя активнее, чем афференты Ia ( $p = 0.001$ ).

Последствие электростимуляции увеличивало биоэлектрическую активность GM на 16.64 мВ (44.90%) по сравнению с TA, при этом коэффициент реципрокности мышц-антагонистов голени оставался неизменным 0.69 усл. ед. (табл. 1).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящем исследовании получены новые данные о влиянии чрескожной электрической стимуляции дорсальных корешков нижнегрудного отдела спинного мозга на импульсную активность различных групп афферентных волокон и ЭМГ-паттерны мышц-антагонистов голени при локомоторных движениях. Попытаемся сопоставить зарегистрированные изменения в импульсной активности различных афферентных волокон в системе мышц-антагонистов голени с возможными рефлекторными механизмами регуляции локомоции, на основе известных феноменов, связанных с взаимодействием различных афферентных входов на нейрональный аппарат спинного мозга, без стимуляции, на фоне ее воздействия и последствия.

*Импульсная активность афферентных волокон I и II групп в системе мышц-антагонистов без электрической стимуляции спинного мозга.* Известно, что при ходьбе афферентные потоки опорно-двигательного аппарата модулируют спинальные интернейроны,  $\alpha$ - и  $\gamma$ -мотонейроны, они фазозависимы, а также находятся под нисходящим контролем от кортико-, ретикуло- и вестибулоспинальных трактов, оказывающих возбуждающие и тормозные воздействия на состояние нейрональной сети спинного мозга [2, 20, 21]. С помощью применения математической модели, основанной на прогнозировании срабатывания мышечных веретен, установлено, что ходьба по подвижной ленте treadmill в отсутствие стимуляции спинного мозга сопровождалась сильной импульсной активностью афферентов I и II групп, повышением возбудимости мотонейронного пула флексора и ослаблением

афферентной активности и возбудимости экстензора голени (рис. 4, табл. 1). Эти данные позволяют предположить, что во время ходьбы афференты групп I и II мышцы-экстензора подвергаются большим тормозным влияниям на интернейрональный аппарат спинного мозга со стороны афферентных каналов мышцы-флексора, вероятнее всего, с помощью систем пресинаптического и реципрокного торможения. *E. Pierrot-Deseilligny* [22] установил, что ходьба характеризуется уменьшением выраженности пресинаптического торможения Ia афферентов, проецирующийся на  $\alpha$ -мотонейроны сокращающейся мышцы нижней конечности, а пресинаптическое торможение Ia афферентов, идущих к антагонистам или мотонейронному пулу синергистов, не участвующих в движении, усиливается. Например, коротколатентная стимуляция афферентов Ia мышцы-экстензора во время ходьбы со скоростью 3 км/ч повышает активность тормозных интернейронов Ia реципрокного торможения мышцы-флексора, при этом с увеличением скорости ходьбы до 6 км/ч выраженность реципрокного торможения  $\alpha$ -мотонейронов мышцы-флексора повышается [23]. Реципрокное торможение  $\alpha$ -мотонейронов флексора, вызванное коротколатентной стимуляцией афферентов I группы экстензора, уменьшается в середине фазы переноса конечности, но усиливается в ее поздней фазе, а также на протяжении всей фазы переноса [24]. Однако длиннолатентное пресинаптическое торможение

афферентов Ia флексора усиливается при опоре на пятку, но снижается в поздней фазе опоры и начальной фазе переноса конечности [24]. Тем не менее, в научных работах не найдено комплексного изучения функциональной активности разных видов тормозных процессов на спинальном уровне во время локомоции человека. Как выяснилось нами ранее, в регуляции произвольных движений доминирующим является длиннолатентное пресинаптическое торможение афференты Ia флексора, которое ограничивает избыточный афферентный приток к  $\alpha$ -мотонейронам мышцы-флексора стопы и растормаживает интернейроны Ib реципрокного и интернейроны Ia реципрокного торможения [25].

Следует обратить внимание на тот факт, что во время настройки человека перед совершением шагательных движений активность афферентных волокон Ib снижается, тем самым нереципрокное торможение  $\alpha$ -мотонейронов мышцы-флексора стопы уменьшается при ходьбе, т.е. инвертируется на нереципрокное облегчение [26, 27]. В целом, при локомоторных движениях афферентные системы группы I оказывают тормозное влияние на Ia интернейроны реципрокного и интернейроны Ib нереципрокного торможения мышц голени через терминали Ia и Ib пресинаптического торможения и клеток Реншоу возвратного торможения, посредством возвратных коллатералей аксонов  $\alpha$ -мотонейронов [28, 29].

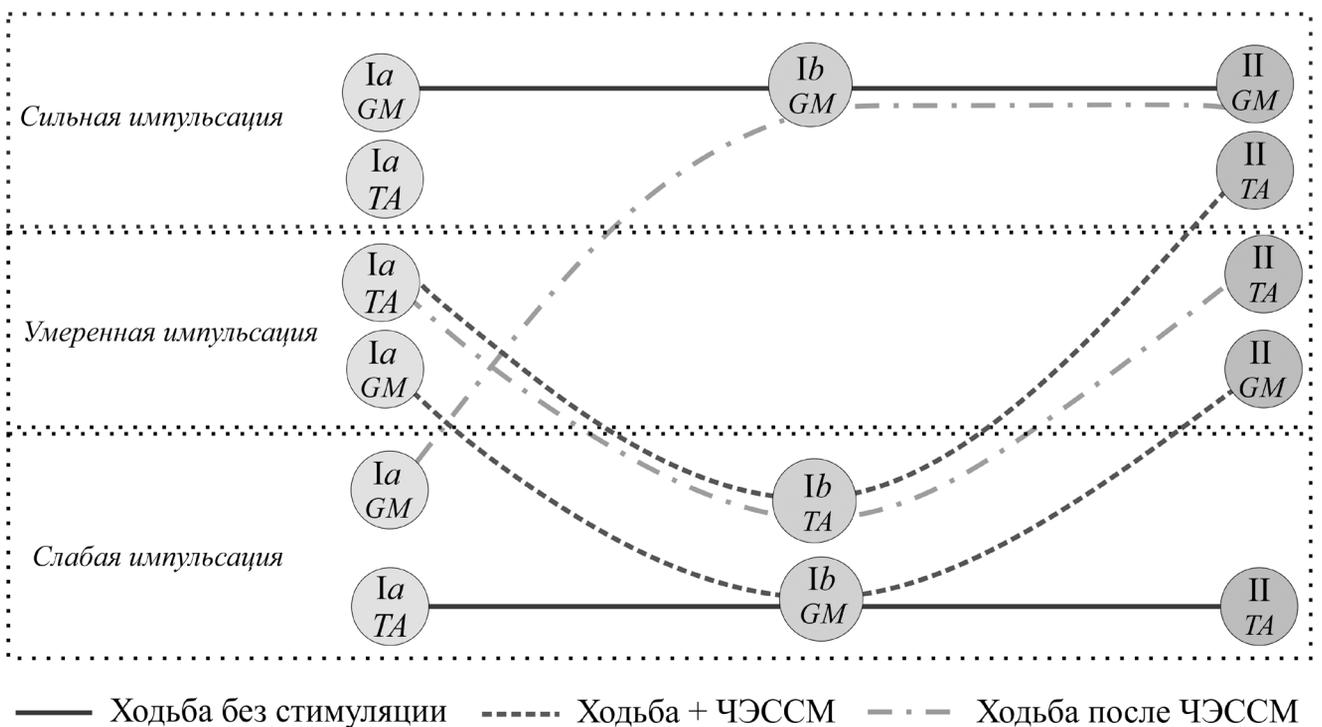


Рис. 4. Модель импульсной активности различных афферентных волокон при ходьбе без стимуляции спинного мозга, во время и после ее воздействия.

**Таблица 1.** Изменения амплитуды ЭМГ-активности мышц-антагонистов голени при ЧЭССМ на фоне выполнения произвольной ходьбы,  $M \pm SE$ ,  $Me [25, 75\%]$ 

Мышцы	Условия регистрации					
	Без стимуляции		Во время стимуляции		После стимуляции	
	Амплитуда ЭМГ, мВ	КР, усл. ед.	Амплитуда ЭМГ, мВ	КР, усл. ед.	Амплитуда ЭМГ, мВ	КР, усл. ед.
<i>GM</i>	22.93 ± 0.43 [22.14; 23.68]	0.65 ± 0.05 [0.56; 0.73]	39.78 ± 0.37 <sup>ω</sup> [39.02; 40.54]	0.69 ± 0.02 [0.66; 0.71]	53.54 ± 0.79 <sup>ω</sup> [52.36; 55.03]	0.69 ± 0.02 [0.65; 0.72]
<i>TA</i>	15.14 ± 1.15 [13.08; 16.89]		27.16 ± 0.68 <sup>ω</sup> [26.27; 28.65]		37.06 ± 0.51 <sup>ω</sup> [35.98; 38.14]	
<i>p</i>	<b>0.003*</b>		<b>0.028*</b>		<b>0.028*</b>	

*Примечание:* КР — коэффициент реципрокности; жирным шрифтом выделены достоверные отличия в показателях мышц-антагонистов при уровне значимости  $p < 0.05$  (*One-way Anova* с *post-hoc* анализом \* — *Newman-Keuls*; # — *Mann-Whitney U Test*); <sup>ω</sup> — достоверно значимые различия в показателях по отношению без стимуляции (*Wilcoxon test*).

Роль афферентов II группы в нейрональном контроле локомоторных движений у человека изучена меньше по сравнению с афферентами I группы, вероятно, из-за отсутствия их селективной стимуляции [30]. Известно, что влияние импульсов, поступающих по афферентам группы II к двигательным центрам спинного мозга, может быть различным в зависимости от характера движений конечности [31]. Эта группа волокон обеспечивает афферентный флексорный рефлекс, т.е. полисинаптическое возбуждение флексоров и торможение экстензоров. По мнению ряда авторов [2, 19, 30, 32], кожный афферентный контроль возбуждающих и тормозных путей спинного мозга имеет место в регуляции позы, локомоции и в условиях внезапного ощущения препятствий при передвижении.

*Импульсная активность афферентных волокон I и II групп в системе мышц-антагонистов при электрической стимуляции спинного мозга.* Было высказано предположение, что нейромодулятивный эффект ЧЭССМ основан 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 [8, 9, 33, 34]. В настоящем исследовании мы показали, что электрическая стимуляция дорсальных корешков нижнегрудного отдела спинного мозга при ходьбе на тредбане 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, при этом возбудимость мотонейронного пула экстензора ниже, чем флексора (рис. 4, табл. 1). На основе известного факта о влиянии неинвазивной электрической стимуляции в области  $T_{11}$ – $T_{12}$  грудных

позвонок спинного мозга на нейромодуляцию интернейронных сетей, — пунктов конвергенции различных афферентных сигналов, в системе мышц-антагонистов и синергистов голени человека [8, 9], мы предположили, 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, также коррекцией нисходящих супраспинальных влияний на  $\alpha$ -мотонейроны мышц-антагонистов голени. Наши данные подтверждаются исследованиями *Y.P. Gerasimenko et al.* [35] 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.

ЧЭССМ при ходьбе оказывала умеренную возбуждающую активность афферентов *Ia* мышц-флексоров и экстензоров (рис. 4, табл. 1). Такой нейромодулятивный эффект связан с физиологической ролью сенсорного канала *Ia*, который является важнейшим в контроле движений и ограничивает избыточное поступление афферентных сигналов к двигательным центрам с помощью пресинаптического торможения. В предыдущих исследованиях нами было обнаружено, что продолжительное воздействие электрической стимуляции на спинной мозг при удержании слабого по величине мышечного напряжения приводит к усилению функциональной активности тормозных спинальных нейронных структур мышц-антагонистов, причем наиболее выраженным являлось пресинаптическое торможение афферентов *Ia*, проецирующихся на  $\alpha$ -мотонейроны мышцы флексора, чем реципрокное торможение афферентов *Ia* [8].

Электрическая стимуляция спинного мозга во время ходьбы вызывала слабую импульсную

активность *Ib* афферентов флексора и экстензора мышц голени (рис. 4). Вполне вероятно, что афференты *Ib* в системе мышц-антагонистов при ЧЭССМ и ходьбе являются ограничителями нежелательной активации тормозных интернейронов *Ib*, тем самым своевременно предохраняя скелетные мышцы от чрезмерного их напряжения и осуществления координации в активности разных мышечных групп [20, 21]. Ранее нами было показано, что удержание слабого по величине мышечного усилия (5% от максимального произвольного сокращения (МПС)) во время стимуляции спинного мозга сопровождалось ослаблением нерцептивного (*Ib* торможение) торможения и усилением возвратного торможения  $\alpha$ -мотонейронов мышцы-флексора [9].

Однако уменьшение возбудимости мотонейронного пула мышцы-экстензора, по сравнению с флексором при неинвазивной стимуляции спинного мозга в сочетании с ходьбой (табл. 1), может быть обусловлено активацией суставных рецепторов нижней конечности и тормозными влияниями от *Ia* афферентов активированных мышц бедра и голени во время локомоции [21]. Вполне вероятно, что преобладающими структурными единицами, выполняющими интегративную функцию в контроле локомоторных и произвольных движений, являются интернейроны (первичной афферентной деполяризации и *Ia*) пресинаптического торможения, участвующие в передаче возбуждения от афферентов мышц-антагонистов голени, а также клетки Реншоу возвратного торможения мышцы-экстензора. Это предположение согласуется с ранее полученными нами результатами, которые указывают на то, что доминирующими тормозными системами в обеспечении двигательного контроля при продолжительной ЧЭССМ являются пресинаптическое и возвратное торможение мышцы-сгибателя стопы [8, 9].

*Импульсная активность афферентных волокон I и II групп в системе мышц-антагонистов после нанесения неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга.* Постактивационный эффект ЧЭССМ во время ходьбы заключался в усилении импульсации афферентных волокон *Ib* и II группы мышцы-флексора, ослаблением афферентных потоков *Ib* мышцы-экстензора и *Ia* афферентов флексора, наряду с этим афферентные потоки *Ia* и II группы к мотонейронному ядру экстензора снижались до умеренной импульсации (рис. 4, табл. 1), а возбудимость мотонейронного пула флексора была выше, чем экстензора. Нейромодулятивный эффект после нанесения электрической стимуляции спинного мозга, отражающийся в разнонаправленной импульсной активности проприорецептивных афферентов гомонимных мышц-антагонистов голени, указывает на то, что неинвазивная стимуляция индуцирует параметры афферентных входов на интернейроны и мотонейроны спинного

мозга, которые опосредуют взаимную интеграцию восходящих афферентных систем и нисходящих систем головного мозга. Это согласуется с имеющимися экспериментальными данными о влиянии 20-минутной ЧЭССМ на корковые и спинальные нейронные сети, оказывающие модулирующие тормозные влияния на корковом уровне головного мозга и возбуждающие эффекты на двигательные центры спинного мозга у здоровых людей и пациентов с тетраплегией [11]. В предыдущих работах также приводятся убедительные данные, что постактивационные эффекты продолжительной электрической стимуляции спинного мозга модулируют интернейронные сети тормозных систем спинного мозга мышц-антагонистов и агонистов голени у здоровых испытуемых в покое и при произвольной двигательной модели [8, 9, 36].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем исследовании впервые при помощи математической модели, основанной на прогнозировании срабатывания мышечных веретен, анализировалась импульсная активность различных групп афферентов мышц-антагонистов голени при локомоторных движениях человека на основе эффектов неинвазивной чрескожной стимуляции дорсальных корешков нижегрудного отдела спинного мозга. Показана вариабельность в проявлении импульсной активности различных афферентов экстензора и флексора голени при ходьбе в разных экспериментальных условиях. Полученные данные дополняют имеющиеся представления о механизмах воздействия различных афферентов на спинальные двигательные центры мышц экстензоров/флексоров при ходьбе у здоровых испытуемых и подчеркивают широкие возможности неинвазивной ЧЭССМ в модуляции рефлекторной деятельности спинного мозга, и в управлении движениями в целом.

**Этические нормы.** Все исследования проведены в соответствии с принципами биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлениях, и одобрены комиссией по вопросам этики Великолукской государственной академии физической культуры и спорта (Великие Луки), протокол № 01 от 05.10.2022 г.

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

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность О.В. Казенникову (Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва) за консультативную помощь.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Stachowski N.J., Dougherty K.J.* Spinal Inhibitory Interneurons: Gatekeepers of Sensorimotor Pathways // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22. № 5. P. 2667.
2. *Плещинский И.Н., Алексеева Н.Л.* Спинной мозг: афферентные взаимодействия // *Физиология человека.* 1996. Т. 22. № 1. С. 123.
3. *Prescott S.A., Ma Q., De Koninck Y.* Normal and abnormal coding of somatosensory stimuli causing pain // *Nat. Neurosci.* 2014. V. 17. № 2. P. 183.
4. *Abraira V.E., Kuehn E.D., Chirila A.M. et al.* The Cellular and Synaptic Architecture of the Mechanosensory Dorsal Horn // *Cell.* 2017. V. 168. № 1–2. P. 295.
5. *Богачева И.Н., Щербакова Н.А., Гришин А.А., Герасименко Ю.П.* Эффекты фазовых сдвигов чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на кинематические характеристики шагательных движений у человека // *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова.* 2021. Т. 107. № 3. С. 374.
6. *Городничев Р.М., Пухов А.М., Мусеев С.А. и др.* Регуляция фаз шагательного цикла при неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга // *Физиология человека.* 2021. Т. 47. № 1. С. 73.
7. *Барканов М.Г., Городничев Р.М.* Особенности вызванных мышечных ответов и кинематических параметров скоростных локомоторных движений при чрескожной электрической стимуляции разных зон спинного мозга // *Физиология человека.* 2022. Т. 48. № 5. С. 49.
8. *Gladchenko D.A., Roshchina L.V., Bogdanov S.M. et al.* Effect of transcutaneous electrical spinal cord stimulation on the functional activity of reciprocal and presynaptic inhibition in healthy subjects // *Rus. Open Med. J.* 2022. V. 11. № 3. P. 302.
9. *Челноков А.А., Рощина Л.В., Гладченко Д.А. и др.* Эффект чрескожной электрической стимуляции спинного мозга на функциональную активность спинального торможения в системе мышц-синергистов голени у человека // *Физиология человека.* 2022. Т. 48. № 2. С. 14.
10. *Яфарова Г.Г., Милицкова А.Д., Шульман А.А. и др.* Влияние транскраниальной магнитной стимуляции на ответы мышц голени, вызванные чрескожной электрической стимуляцией спинного мозга // *Практическая медицина.* 2017. № 8 (109). С. 201.
11. *Benavides F.D., Jo H.J., Lundell H. et al.* Cortical and Subcortical Effects of Transcutaneous Spinal Cord Stimulation in Humans with Tetraplegia // *J. Neuroscience.* 2020. V. 40. № 13. P. 2633.
12. *Sayenko D.G., Rath M., Ferguson A.R. et al.* Self-assisted standing enabled by non-invasive spinal stimulation after spinal cord injury // *J. Neurotrauma.* 2019. V. 36. № 9. P. 1435.
13. *Milosevic M., Masugi Y., Sasaki A. et al.* On the reflex mechanisms of cervical transcutaneous spinal cord stimulation in humans subjects // *J. Neurophysiol.* 2019. V. 121. № 5. P. 1672.
14. *Barss T.S., Parhizi B., Porter J., Mushahwar V.K.* Neural Substrates of Transcutaneous Spinal Cord Stimulation: Neuromodulation across Multiple Segments of the Spinal Cord // *J. Clin. Med.* 2022. V. 11. № 3. P. 639.
15. *Команцев В.Н.* Методические основы клинической электронейромиографии. Руководство для врачей. СПб.: Лань, 2006. 362 с.
16. *Prochazka A., Gorassini M.* Ensemble firing of muscle afferents recorded during normal locomotion in cats // *J. Physiol.* 1998. V. 507. Pt. 1. P. 293.
17. *Mileusnic M.P., Loeb G.E.* Force estimation from ensembles of Golgi tendon organs // *J. Neural. Eng.* 2009. V. 6. № 3. P. e036001.
18. *Enoka R.M.* *Neuromechanics of Human Movement.* Champaign, IL, United States: Human Kinetics, 2015. 504 p.
19. *Gervasio S., Voigt M., Kersting U.G. et al.* Sensory Feedback in Interlimb Coordination: Contralateral Afferent Contribution to the Short-Latency Crossed Response during Human Walking // *PLoS One.* 2017. V. 12. № 1. P. e0168557.
20. *Бикмуллина Р.Х., Розенталь А.Н., Плещинский И.Н.* Тормозные системы спинного мозга в контроле взаимодействий функционально сопряженных мышц // *Физиология человека.* 2007. Т. 33. № 1. С. 119.
21. *Pierrot-Deseilligny E., Burke D.* *The Circuitry of the human spinal cord: spinal and corticospinal mechanisms of movement.* United States: Cambridge University Press, 2012. 606 p.
22. *Pierrot-Deseilligny E.* Assessing changes in presynaptic inhibition of Ia afferents during movement in humans // *J. Neurosci. Methods.* 1997. V. 74. № 2. P. 189.
23. *Kido A., Tanaka N., Stein R.B.* Spinal reciprocal inhibition in human locomotion // *J. Appl. Physiol.* 2004. V. 96. № 5. P. 1969.
24. *Mummidisetty C.K., Smith A.C., Knikou M.* Modulation of reciprocal and presynaptic inhibition during robotic-assisted stepping in humans // *Clin. Neurophysiol.* 2013. V. 124. № 3. P. 557.
25. *Челноков А.А., Буцацкая И.Н.* Функциональные особенности спинального торможения человека при произвольной двигательной активности // *Теория и практика физической культуры.* 2015. № 6. С. 11.
26. *Stephens M.J., Yang J.F.* Short latency, non-reciprocal group I inhibition is reduced during the stance phase of walking in humans // *Brain Res.* 1996. V. 743. № 1–2. P. 24.

27. *Faist M., Hoefer C., Hodapp M. et al.* In humans Ib facilitation depends on locomotion while suppression of Ib inhibition requires loading // *Brain Res.* 2006. V. 1076. № 1. P. 87.
28. *Pierrot-Deseilligny E., Morin C., Bergego C. et al.* Pattern of group I fibre projections from ankle flexor and extensor muscle in man // *Exp. Brain Res.* 1981. V. 42. № 3–4. P. 337.
29. *Rossi A., Decchi B.* Changes in Ib heteronymous inhibition to soleus motoneurons during cutaneous and muscle nociceptive stimulation in humans // *Brain Res.* 1997. V. 774. № 1–2. P. 55.
30. *Côté M.P., Murray L.M., Knikou M.* Spinal Control of Locomotion: Individual Neurons, Their Circuits and Functions // *Front. Physiol.* 2018. V. 9. P. 784.
31. *Labrecque C., Bélanger M.* The effects of low intensity cutaneous stimulation on the H-reflex modulation during static and dynamic cycling movements // *Dept de Kinanthropologie Society for neurosciens abstracts.* 1994. V. 20. № 715. P. 7.
32. *Day B., Marsden C., Rothwell J.C. et al.* Cutaneous effects on presynaptic inhibition of flexor Ia afferents in the human forearm // *J. Physiol.* 1987. V. 344. P. 160.
33. *Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Machueva E. et al.* Novel and direct access to the human locomotor spinal circuitry // *J. Neurosci.* 2010. V. 30. № 10. P. 3700.
34. *Городничев Р.М., Пивоварова Е.А., Пухов А.М. и др.* Чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека // *Физиология человека.* 2012. Т. 38. № 2. С. 46.
35. *Gerasimenko Y.P., Gad P., Sayenko D. et al.* Integration of Sensory, Spinal, and Volitional Descending Inputs in Regulation of Human Locomotion // *J. Neurophysiol.* 2016. V. 116. № 1. P. 98.
36. *Yamaguchi T., Fujiwara T., Takahara T. et al.* The effects of transcutaneous spinal cord stimulation on spinal reciprocal inhibition in healthy persons // *Clin. Neurophysiol.* 2017. V. 128. № 3. P. 115.
6. *Gorodnichev R.M., Pukhov A.M., Moiseev S.A. et al.* Regulation of gait cycle phases during noninvasive electrical stimulation of the spinal cord // *Human Physiology.* 2021. V. 47. № 1. P. 60.
7. *Barkanov M.G., Gorodnichev R.M.* Peculiarities of Induced Muscle Responses and Kinematic Parameters of High-Speed Locomotor Movements under Percutaneous Electrical Stimulation of Different Spinal Cord Areas // *Human Physiology.* 2022. V. 48. № 5. P. 526.
8. *Gladchenko D.A., Roshchina L.V., Bogdanov S.M. et al.* Effect of transcutaneous electrical spinal cord stimulation on the functional activity of reciprocal and presynaptic inhibition in healthy subjects // *Rus. Open Med. J.* 2022. V. 11. № 3. P. 302.
9. *Chelnokov A.A., Roshchina L.V., Gladchenko D.A. et al.* The effect of transcutaneous electrical spinal cord stimulation on the functional activity of spinal inhibition in the system of synergistic muscles of the lower leg in humans // *Human Physiology.* 2022. V. 48. № 2. P. 121.
10. *Yafarova G.G., Militskova A.D., Shulman A.A.* The effect of transcranial magnetic stimulation on the responses of the leg muscles caused by percutaneous electrical stimulation of the spinal cord // *Practical Medicine.* 2017. №. 8 (109). P. 201.
11. *Benavides F.D., Jo H.J., Lundell H. et al.* Cortical and Subcortical Effects of Transcutaneous Spinal Cord Stimulation in Humans with Tetraplegia // *J. Neuroscience.* 2020. V. 40. № 13. P. 2633.
12. *Sayenko D.G., Rath M., Ferguson A.R. et al.* Self-assisted standing enabled by non-invasive spinal stimulation after spinal cord injury // *J. Neurotrauma.* 2019. V. 36. № 9. P. 1435.
13. *Milosevic M., Masugi Y., Sasaki A. et al.* On the reflex mechanisms of cervical transcutaneous spinal cord stimulation in human subjects // *J. Neurophysiol.* 2019. V. 121. № 5. P. 1672.
14. *Barss T.S., Parhizi B., Porter J., Mushahwar V.K.* Neural Substrates of Transcutaneous Spinal Cord Stimulation: Neuromodulation across Multiple Segments of the Spinal Cord // *J. Clin. Med.* 2022. V. 11. № 3. P. 639.
15. *Komantsev V.N.* [Methodological principles of clinical electroneuromyography. Guide for doctors] St. Petersburg: Lan', 2006. 362 p.

## REFERENCES

1. *Stachowski N.J., Dougherty K.J.* Spinal Inhibitory Interneurons: Gatekeepers of Sensorimotor Pathways // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22. № 5. P. 2667.
2. *Pleshchinskii I.N., Alekseeva N.L.* [Spinnoi mozg: afferentnye vzaimodeistviia Spinal cord: afferent interactions] // *Fiziologiya Cheloveka.* 1996. V. 22. № 1. P. 123.
3. *Prescott S.A., Ma Q., De Koninck Y.* Normal and abnormal coding of somatosensory stimuli causing pain // *Nat. Neurosci.* 2014. V. 17. № 2. P. 183.
4. *Abraira V.E., Kuehn E.D., Chirila A.M. et al.* The Cellular and Synaptic Architecture of the Mechanosensory Dorsal Horn // *Cell.* 2017. V. 168. № 1–2. P. 295.
5. *Bogacheva I.N., Scherbakova N.A., Grishin A.A., Gerasimenko Yu.P.* Effects of phase shifts of transcutaneous electrical spinal cord stimulation on the kinematic characteristics of stepping movements in humans // *Russ. J. Physiol.* 2021. V. 107. № 3. P. 374.
16. *Prochazka A., Gorassini M.* Ensemble firing of muscle afferents recorded during normal locomotion in cats // *J. Physiol.* 1998. V. 507. Pt. 1. P. 293.
17. *Mileusnic M.P., Loeb G.E.* Force estimation from ensembles of Golgi tendon organs // *J. Neural. Eng.* 2009. V. 6. № 3. P. e036001.
18. *Enoka R.M.* *Neuromechanics of Human Movement.* Champaign, IL, United States: Human Kinetics, 2015. 504 p.
19. *Gervasio S., Voigt M., Kersting U.G. et al.* Sensory Feedback in Interlimb Coordination: Contralateral Afferent Contribution to the Short-Latency Crossed Response during Human Walking // *PLoS One.* 2017. V. 12. № 1. P. e0168557.
20. *Bikmullina R.Kh., Rozental' A.N., Pleshchinskii I.N.* Inhibitory systems of the spinal cord in the control of interactions of functionally coupled muscles // *Human Physiology.* 2007. V. 33. № 1. P. 105.

21. *Pierrot-Deseilligny E., Burke D.* The Circuitry of the human spinal cord: spinal and corticospinal mechanisms of movement. United States: Cambridge University Press, 2012. 606 p.
22. *Pierrot-Deseilligny E.* Assessing changes in presynaptic inhibition of Ia afferents during movement in humans // *J. Neurosci. Methods.* 1997. V. 74. № 2. P. 189.
23. *Kido A., Tanaka N., Stein R.B.* Spinal reciprocal inhibition in human locomotion // *J. Appl. Physiol.* 2004. V. 96. № 5. P. 1969.
24. *Mummidisetty C.K., Smith A.C., Knikou M.* Modulation of reciprocal and presynaptic inhibition during robotic-assisted stepping in humans // *Clin. Neurophysiol.* 2013. V. 124. № 3. P. 557.
25. *Chelnokov A.A., Buchatskaya I.N.* Functional features spinal inhibition during voluntary motor activity // *Theor. Prac. Phys. Cult.* 2015. № 6. P. 11.
26. *Stephens M.J., Yang J.F.* Short latency, non-reciprocal group I inhibition is reduced during the stance phase of walking in humans // *Brain Res.* 1996. V. 743. № 1-2. P. 24.
27. *Faist M., Hoefler C., Hodapp M. et al.* In humans Ib facilitation depends on locomotion while suppression of Ib inhibition requires loading // *Brain Res.* 2006. V. 1076. № 1. P. 87.
28. *Pierrot-Deseilligny E., Morin C., Bergego C. et al.* Pattern of group I fibre projections from ankle flexor and extensor muscle in man // *Exp. Brain Res.* 1981. V. 42. № 3-4. P. 337.
29. *Rossi A., Decchi B.* Changes in Ib heteronymous inhibition to soleus motoneurons during cutaneous and muscle nociceptive stimulation in humans // *Brain Res.* 1997. V. 774. № 1-2. P. 55.
30. *Côté M.P., Murray L.M., Knikou M.* Spinal Control of Locomotion: Individual Neurons, Their Circuits and Functions // *Front. Physiol.* 2018. V. 9. P. 784.
31. *Labrecque C., Bélanger M.* The effects of low intensity cutaneous stimulation on the H-reflex modulation during static and dynamic cycling movements // *Dept de Kinanthropologie Society for neurosciences abstracts.* 1994. V. 20. № 715. P. 7.
32. *Day B., Marsden C., Rothwell J.C. et al.* Cutaneous effects on presynaptic inhibition of flexor Ia afferents in the human forearm // *J. Physiol.* 1987. V. 344. P. 160.
33. *Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Machueva E. et al.* Novel and direct access to the human locomotor spinal circuitry // *J. Neurosci.* 2010. V. 30. № 10. P. 3700.
34. *Gorodnichev R.M., Pivovarova E.A., Puhov A. et al.* Transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord: a noninvasive tool for the activation of stepping pattern generators in humans // *Human Physiology.* 2012. V. 38. № 2. P. 158.
35. *Gerasimenko Y.P., Gad P., Sayenko D. et al.* Integration of Sensory, Spinal, and Volitional Descending Inputs in Regulation of Human Locomotion // *J. Neurophysiol.* 2016. V. 116. № 1. P. 98.
36. *Yamaguchi T., Fujiwara T., Takahara T. et al.* The effects of transcutaneous spinal cord stimulation on spinal reciprocal inhibition in healthy persons // *Clin. Neurophysiol.* 2017. V. 128. № 3. P. 115.

## Modelling of Impulse Activity of Afferent Fibers of Antagonist Muscles During Transcutaneous Electrical Stimulation of the Spinal Cord During Walking

**D. A. Gladchenko<sup>a, \*</sup>, I. V. Alekseeva<sup>a</sup>, A. A. Chelnokov<sup>a</sup>, M. G. Barkanov<sup>a</sup>**

<sup>a</sup>*Velikie Luki State Academy of Physical Education and Sports, Velikie Luki, Russia*

*\*E-mail: gladchenko84@outlook.com*

The article describes the results of studies on the impulse activity of various groups of afferent fibers and EMG patterns of lower leg antagonist muscles when walking without, during and after transcutaneous electrical stimulation of the dorsal roots of the lower thoracic spinal cord of a person. Using a mathematical model based on the prediction of the triggering of muscle spindles, variability in the manifestation of impulse activity of various afferents tibialis anterior muscle (TA) and gastrocnemius medialis muscle (GM) when walking under different experimental conditions is shown. It was found that walking on a movable treadmill tape in the absence of spinal cord stimulation was accompanied by strong impulse activity of afferents I (Ia and Ib) and II groups GM, increased excitability of its motoneuron pool and weakening of afferent activity and excitability of TA. On the contrary, electrical stimulation of the spinal cord during walking caused strong impulsive activity of group II TA afferents and moderate — GM, while the activity of Ia fibers TA and GM decreased to moderate impulsivity, Ib afferents of the same muscles had the weakest activity, and the excitability of the GM motoneuron pool was greater than TA. During the postactivation period, walking was accompanied by increased impulses of afferent fibers of group Ib and II GM, weakening of afferent flows of Ib TA and Ia afferents GM, but along with this, afferent signals of group Ia and II to the motoneuron nucleus TA decreased to moderate impulses, and excitability of the motoneuron pool GM was higher than TA. The supposed reflex mechanisms of locomotion regulation are discussed on the basis of well-known phenomena associated with the interaction of various afferent inputs to the spinal cord neuronal apparatus in the system of lower leg antagonist muscles.

**Keywords:** transcutaneous electrical spinal cord stimulation, afferents, interneurons, spinal inhibition, muscles, locomotor movements.