

## МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ УПРАВЛЕНИЯ ЗАДНИМИ КОНЕЧНОСТЯМИ КОШКИ ПРИ ХОДЬБЕ НАЗАД

© 2016 г. В.А. Ляховецкий\*, Н.С. Меркульева\* \*\*, А.А. Вещицкий\*, Ю.П. Герасименко\*, П.Е. Мусиенко\* \*\* \*\*

\*Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, 199034, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 6;

\*\*Институт трансляционной биомедицины Санкт-Петербургского государственного университета, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9;

\*\*\*Клиника детской хирургии и ортопедии, Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт физиопульмонологии, 194064, Санкт-Петербург, Политехническая ул., 32

E-mail: pol-spb@mail.ru

Поступила в редакцию 24.06.16 г.

В рамках единой модели локомоции задних конечностей кошки с поддержанием баланса лишь за счет изменения управляющих воздействий помимо режима «ходьба вперед» реализован режим «ходьба назад». Скелетная часть модели содержит позвоночник, таз и две конечности, состоящие из бедра, голени и стопы. Тазобедренный сустав и крепление позвоночника в грудном отделе имеют по три степени свободы, коленный и голеностопный суставы – одну степень свободы. Таз жестко соединен с позвоночником. Управление осуществляется модельными мышцами – флексорами и экстензорами бедра, голени и стопы. Активация мышц осуществляется воздействиями, характерными для управляющих мышцами мотонейронов. Лапы в фазе опоры касаются тредбана, движущегося с постоянной скоростью. Модель качественно воспроизводит многочисленные характеристики движений кошки при ходьбе вперед и назад, что свидетельствует о ее валидности.

*Ключевые слова:* ходьба назад, математическая модель, кошка.

В управлении локомоцией у позвоночных участвуют нейронные механизмы разных уровней центральной нервной системы. Шагательные движения отдельных конечностей генерируются спинальными нейронными сетями (контроллерами конечностей) [1]. Супраспинальные центры и афферентные сигналы активируют и корректируют работу спинальных механизмов, адаптируют их активность к различным поведенческим задачам и условиям окружающей среды [2–5]. Одной из важных функций локомоторной системы является регуляция направления шагательных движений отдельных конечностей относительно передне-задней оси тела. Большинство двуногих и четвероногих животных, включая человека, способны к движению в разных направлениях (вперед, назад, вбок) [6–11]. Эта способность, в частности, используется для поддержания равновесия при стоянии и локомоции при неповрежденном спинном и головном мозге [12,13]. При этом децеребрированные и спинальные кошки [9,14] и крысы [15] при электрической стимуляции спинного мозга произвольно ходят назад, вперед и в сторону, адаптируясь к направлению движения ленты тредбана.

Структурно-функциональная организация спинальной системы контроля направления ходьбы мало изучена. Спинальные локомоторные сети, генерирующие ходьбу вперед, во многих аспектах также остаются неисследованными. Интерес к моделированию обусловлен тем, что этот подход может помочь пониманию того, как нервная система, особенно на спинальном уровне, управляет мышцами для обеспечения координированных движений конечностей.

Модель локомоции должна содержать описание характеристик костей стопы, голени, бедра, таза и, возможно, туловища, а также мышц конечностей, соединяющих между собой эти фрагменты скелета. Для модели необходима система управления локомоцией, объединяющая как мышечные рефлексy, так и сигналы управления ходьбы от нейронных структур разного уровня. Модель содержит как дифференциальные ньютоновские уравнения динамики фрагментов скелета, так и уравнения Хилла, дающие зависимость силы, развиваемой мышцей, от скорости и длины ее растяжения–сокращения, а также различные выражения, описывающие работу системы управления.

Первоначально из-за ограниченности вычислительных ресурсов моделировали лишь поддержание позы задними конечностями кошки при небольших отклонениях от начального положения [16]. Затем была разработана модель шага одной конечности кошки [17]. Далее была создана «плоская» (planar) модель задних конечностей кошки, способная к продолжительной локомоции [18]. Впоследствии модели становятся трехмерными – в них включается и таз, фиксированный без контроля латеральной стабильности [19] или же способный к латеральным отклонениям [20]. Появляются модели, способные к имитации ходьбы вперед любых двуногих существ, в которых оптимизируемыми параметрами являются не только параметры активации мышц, но и сами точки крепления мышц [21].

К ходьбе назад способны как двуногие человекоподобные роботы [22], так и четвероногие [23] и шестиногие [24] роботы. И хотя принципиальная схема активации мышц для ходьбы назад была предложена уже в работе [25], биологически правдоподобные модели ходьбы исследуются, как правило, в режиме ходьбы вперед. Целью настоящей работы является (1) расширение разработанной прежде модели, описывающей ходьбу вперед задних конечностей кошки при эпидуральной стимуляции спинного мозга [20], путем реализации режима ходьбы назад; (2) постановка модельных экспериментов ходьбы назад; (3) сравнение модельных характеристик ходьбы назад с характеристиками локомоции назад у экспериментальных животных.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

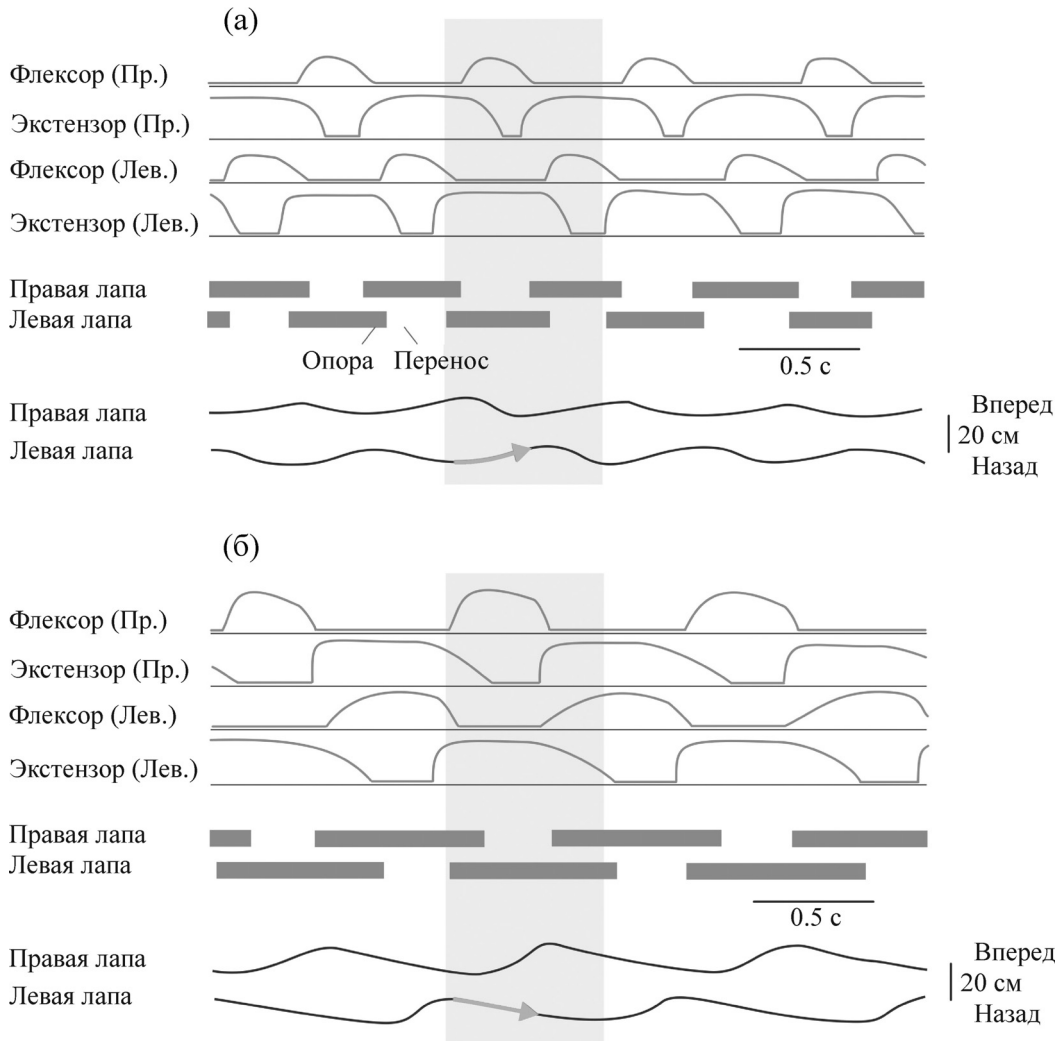
Для разработки модели использовали среду технических вычислений Matlab R2010b. *Скелетная подсистема* модели реализована в модуле SimMechanics библиотеки разработки моделей и конструирования функций Simulink. *Мышечная подсистема* модели реализована с помощью пакета VirtualMuscle 4.0.1 [26]. Моделирование движущейся опоры проводили на основе уравнений, представленных в работе [27].

Нейрофизиологические эксперименты для проверки реалистичности модели выполнены на трех децеребрированных кошках. Все эксперименты проведены согласно «Правилам проведения работ с использованием экспериментальных животных», утвержденным приказом МЗ СССР №775 от 12.08.1977 г., и в соответствии с законом «О защите животных от жестокого обращения», гл. IV, ст. 10, 4679/11 ГК от 01.12.1999 г.

Под общим наркозом осуществляли интубацию трахеи, перевязку сонных артерий, фиксацию животного в стереотаксической установке, трепанацию черепа и децеребрацию. Затем выполняли имплантацию электромиографических электродов, ламинэктомию на уровне поясничных сегментов L4–L7, постановку спинального эпидурального электрода, имплантацию кинематических маркеров в проекции суставов задних конечностей [28]. Функциональное состояние контролировали по электрокардиограмме, дыхательным движениям и ректальной температуре.

Голову и туловище животного жестко закрепляли в стереотаксической установке, задние конечности животного свободно располагались на опорной поверхности. Инициацию локомоторной активности осуществляли эпидуральной стимуляцией спинного мозга. Эпидуральную стимуляцию с оптимальными для вызова шага назад параметрами (частота стимуляции 5 Гц, длительность стимула 0,5 мс, сила тока 100–300 мкА) проводили монополярным проводочным электродом на уровне сегментов L5–L6 [29]. Индифферентный электрод был имплантирован в паравертебральные мышцы. Применялся стимулятор Model 2100 (A-M Systems, США). Билатеральную регистрацию электромиографической активности мышц tibialis anterior (сгибатель голени стопного сустава) и gastrocnemius medialis (разгибатель голени стопного сустава) осуществляли биполярно проводочными электродами из нержавеющей стали (AS632; CoonerWire, Chatsworth, США), вживленными в исследуемые мышцы [30]. Электромиографические сигналы усиливались дифференциальным усилителем (Model 1700, A-M Systems, США) в диапазоне от 30 Гц до 10 кГц и оцифровывались с частотой 20 кГц с помощью аналого-цифрового преобразователя фирмы National Instrument (США) с последующим анализом пакетом программ LabView. Одновременно производили видеорегистрацию движений животного. Параметры кинематики движений анализировали по изменению положения светоотражающих маркеров, расположенных на коже в проекции тазобедренного, коленного, голени стопного суставов и на пятом пальце стопы. Для сравнения с моделью брали устойчивые фрагменты записи локомоции протяженностью 10–20 шагательных циклов.

Количественные характеристики (средние значения  $\pm$  стандартная ошибка) вычисляли с помощью стандартных статистических программ. Самоподобие кривых активации мышц вычисляли как значение автокорреляционной функции при сдвиге, равном периоду колебаний



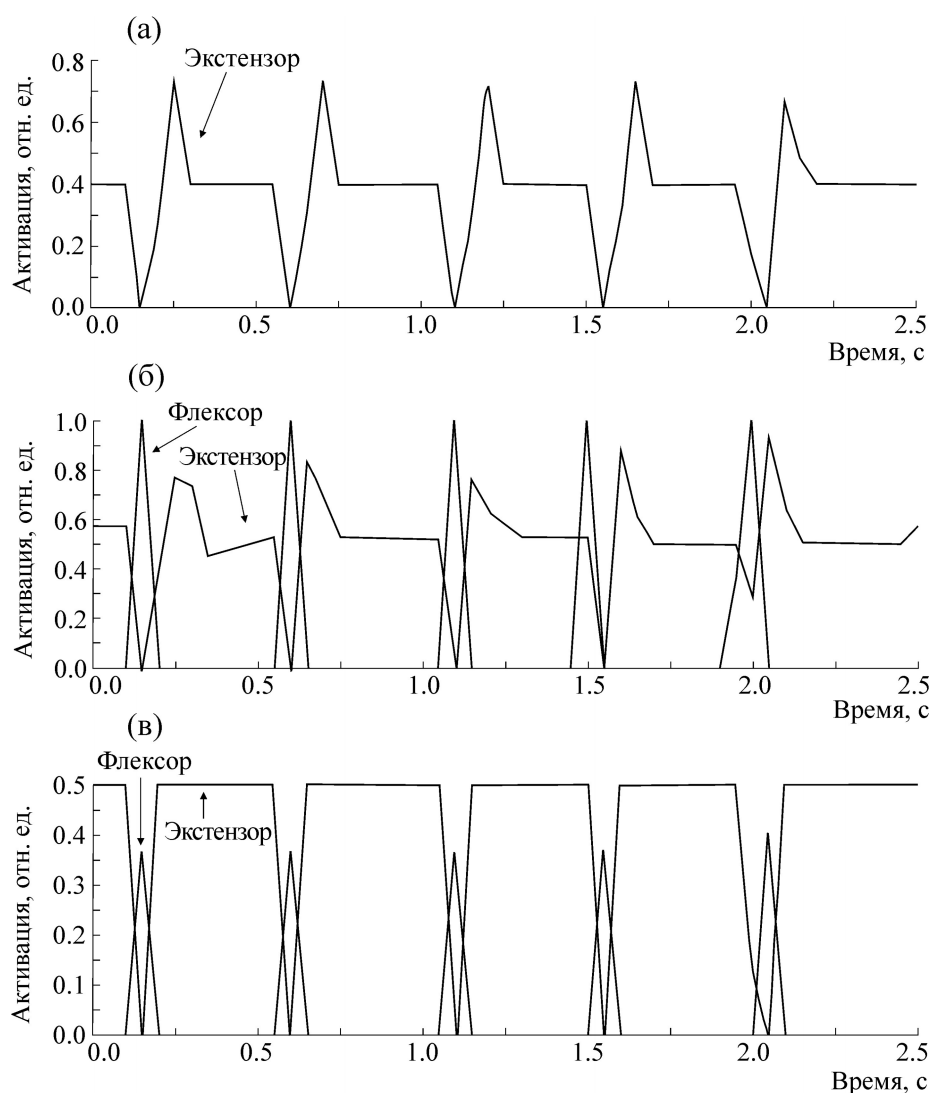
**Рис. 1.** Ходьба децеребрированной кошки назад (а) и вперед (б) при стимуляции спинного мозга. Сверху вниз: активность флексорной (*tibialis anterior*) и экстензорной (*gastrocnemius*) мышц правой лапы; активность флексорной (*tibialis anterior*) и экстензорной (*gastrocnemius*) мышц левой лапы; фаза опоры и переноса локомоторного цикла правой и левой лапы; колебания нижних точек стоп вперед–назад. Серой стрелкой показано (на примере левой лапы), что при ходьбе назад в сравнении с ходьбой вперед в фазу опоры конечность двигалась вперед по отношению к телу (вместо движения назад).

кривой. Коэффициент связи Юла (непараметрический аналог корреляции) между электромиограммами различных мышц вычисляли при уровне порога 0,15.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Ходьба кошки назад.** Стимуляция спинного мозга в области поясничного утолщения децеребрированной кошки вызывала ходьбу задних конечностей вперед по ленте тредбана, движущейся назад (рис. 1). Смена направления движения ленты тредбана при неизменных параметрах эпидуральной стимуляции приводила к появлению ходьбы назад. Ходьба назад харак-

теризовалась реципрокными флексорно-экстензорными взаимоотношениями, схожими с наблюдаемыми при ходьбе вперед (рис. 1), а именно флексорной активностью в фазу переноса и экстензорной – в фазу опоры. Однако в фазу опоры вместо движения назад по отношению к телу задняя конечность двигалась вперед (показано на рис. 1 серой стрелкой на примере левой лапы). В фазу переноса вместо движения вперед задняя конечность двигалась назад. По сравнению с ходьбой вперед экскурсия тазобедренного сустава при ходьбе назад уменьшалась, локомоторные движения конечностей выполнялись в более ростральном положении по отношению к телу [29].



**Рис. 2.** Параметры активации мышц правой лапы – экстензоры бедра (а), экстензоры и флексоры колена (б), экстензоры и флексоры стопы (в) при локомоции назад.

**Структура математической модели.** Детальное описание модели приведено в работе [20]. Кратко укажем здесь основные сведения. Мышечно-скелетная модель предназначена для симуляции движений задних конечностей кошки, вывешенной в грудном отделе позвоночника. Скелетная подсистема модели состоит из восьми сегментов: позвоночника, таза и двух лап, содержащих по три сегмента – бедра, голени и стопы. Сегменты соединены суставами. Сочленение позвоночника в месте крепления к опоре, а также тазобедренный сустав имеют три степени свободы. Коленный сустав и голеностоп имеют по одной степени свободы. Таз жестко соединен с позвоночником. Управление сегментами скелета происходит с помощью мышц шести групп (флексоров и экстен-

зоров бедра, голени и стопы): *semimembranosus brevis* (SMA), *iliopsoas* (IP), *biceps posterior* (BFP), *vastus lateralis* (VL), *lateral gastrocnemius* (LG), *tibialis anterior* (TA). Временный паттерн активации мышц осуществляется спинальной нейронной локомоторной сетью и соответствующими мотонейронными пулами. Параметры стимуляции подбирались эмпирически, в зависимости от характеристик предыдущего шага (рис. 2). На основе суставных углов, длины и силы мышцы рассчитывался передаваемый на сустав момент силы мышцы (рис. 3). Также в модели для компенсации отклонений таза от средней линии введена обобщенная боковая сила, действующая на сегмент позвоночника (рис. 4а). Задние конечности кошки в фазе опоры касаются дорожки (тредбана), которая дви-

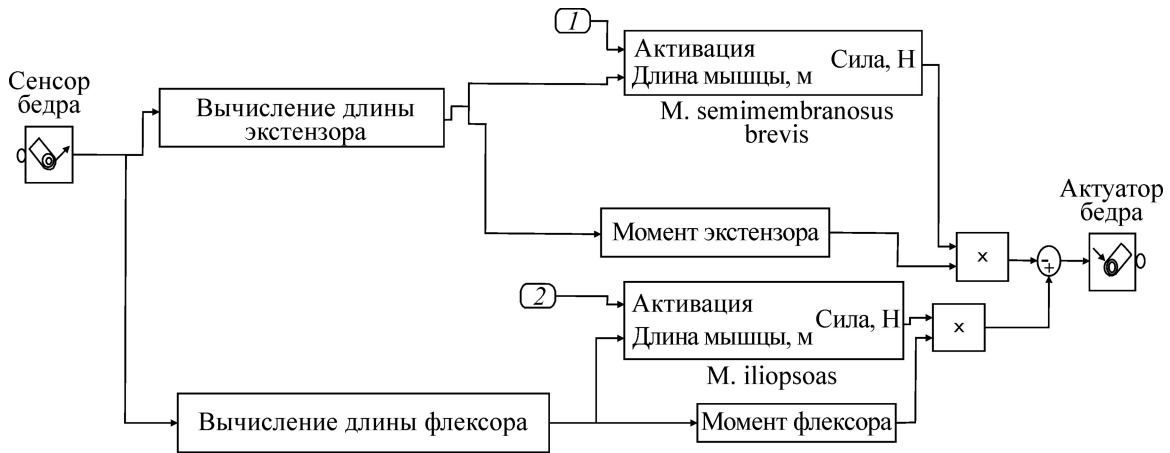


Рис. 3. Принцип расчета сил, действующих на модельный сустав.

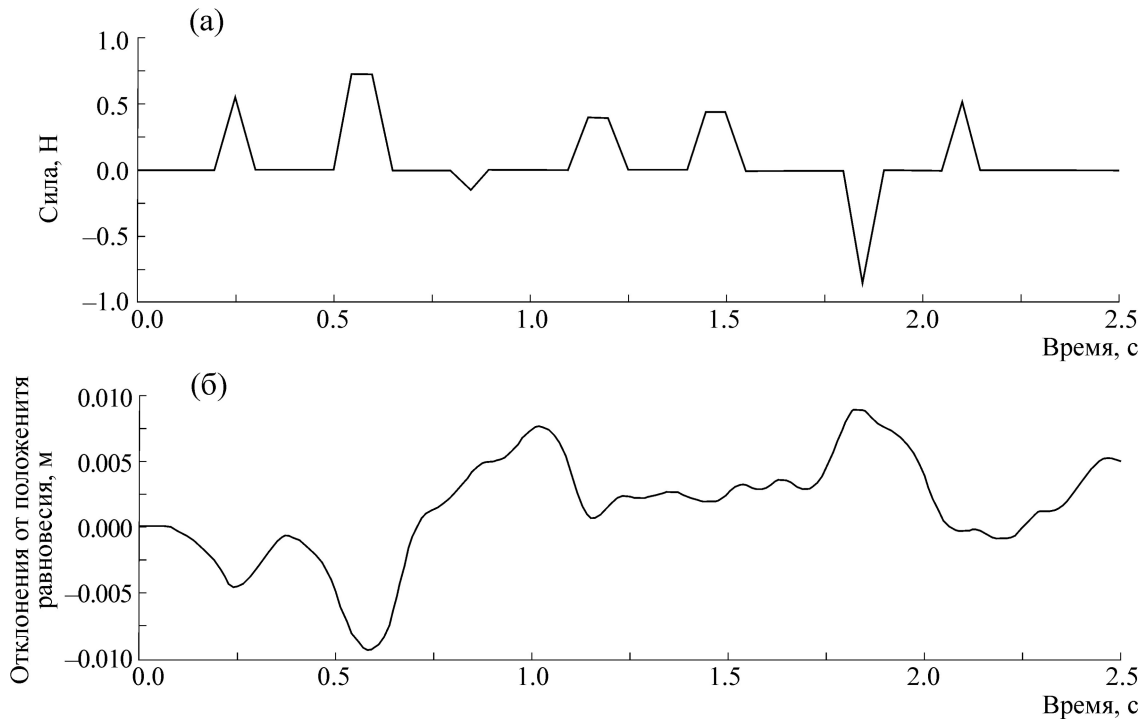


Рис. 4. Иллюстрация дополнительных воздействий для поддержания равновесия модели: (а) – обобщенная боковая сила; (б) – колебания центра тяжести таза.

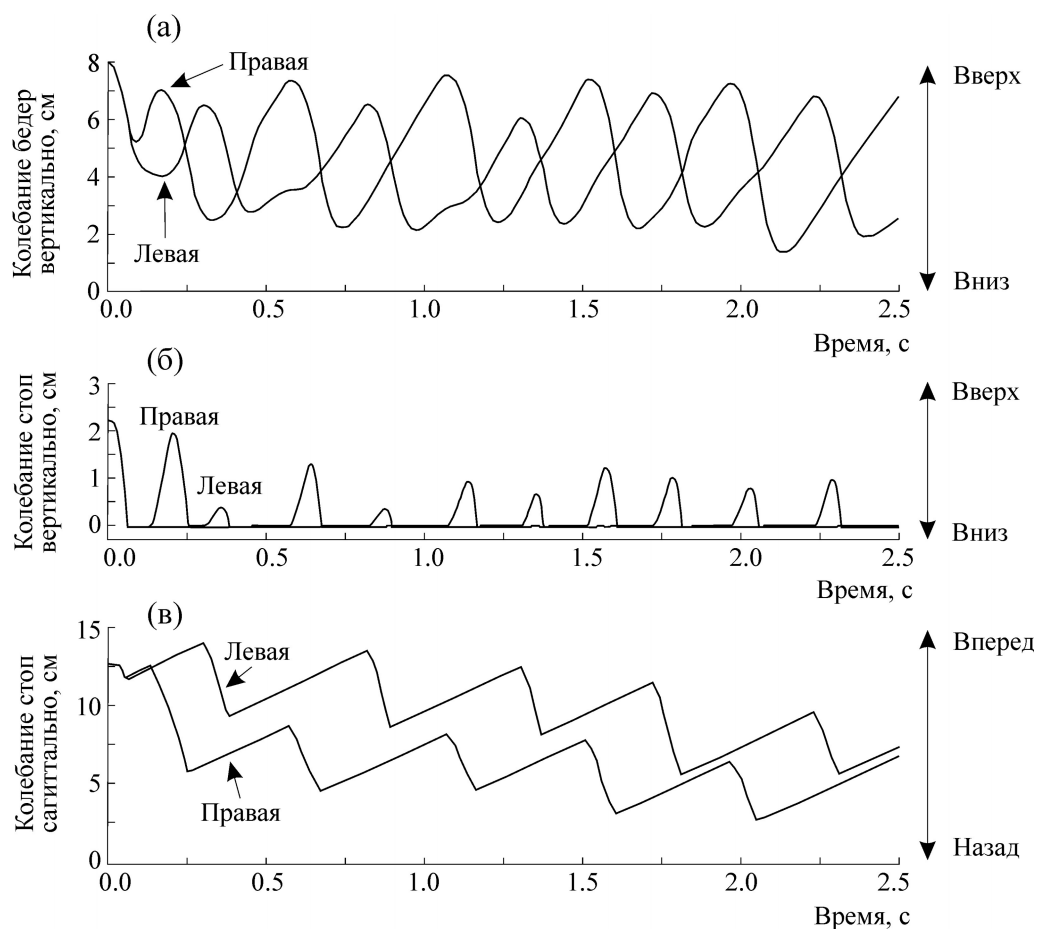
жется вперед с постоянной скоростью. Составляющие силы опоры  $F$  рассчитывали следующим образом:

$F_x = 1000 \cdot (v_{\text{track}} - x')$ , где  $x'$  – скорость движения опорной точки стопы в горизонтальной плоскости,  $v_{\text{track}} = 0,1$  м/с,  $v_{\text{track}}$  – скорость движения дорожки;

$F_y = 81500 \cdot y \cdot (33,3 \cdot y' + 1)$ ,  $y > 0$ ,  $y' > 0,03$ , где  $y$  – величина «проникновения» стопы за плоскость опоры,  $y'$  – скорость «проникновения» стопы за плоскость опоры;

$F_z = -2500 \cdot z'$ , где  $z'$  – скорость движения опорной точки стопы в направлении, перпендикулярном плоскости тредбана.

**Работа модели в режиме локомоции назад.** Реципрокность работы синергий флексоров и экстензоров у кошек сходна при ходьбе вперед и назад. Известно, что, по сравнению с ходьбой вперед, для ходьбы назад характерна меньшая активность флексоров бедра (мышца *iliopsoas* в модели) и большая активность флексоров колена (мышца *biceps posterior* в модели) [7].



**Рис. 5.** Локомоция назад модели. По оси ординат – колебания бедер правой и левой ноги вертикально (а); стоп правой и левой ноги вертикально (б) и сагиттально (в).

При выбранных параметрах мышечной и скелетной подсистем, задаваемых параметрах активации мышц и обобщенной боковой силе модель способна к совершению локомоции (рис. 5). В фазе опоры работают мышцы-эксстензоры (*semimembranosus brevis*, *vastus lateralis*, *gastrocnemius*) (рис. 2). В фазе переноса активируются мышцы-флексоры голени и стопы, а флексор бедра (*iliopsoas*) неактивен. Сначала при отрыве конечности от опоры активируется мышца *biceps posterior*. При этом длительность и сила активации данной мышцы при ходьбе назад несколько (на 9%) выше, чем при симуляции ходьбы вперед. Одновременно с ней активируется мышца *tibialis anterior* (флексор в голеностопном суставе).

Задаваемые параметры активации всех мышц подобны друг другу для каждого шага. «Тонкая подстройка» активации мышц для поддержания равновесия достигалась за счет изменения параметров активации мышцы *vastus lateralis* (эксстензор колена). Подобраны параметры для десяти модельных шагов.

Кинематика движений задних конечностей при симуляции ходьбы выглядит следующим образом. В середине фазы опоры верхняя точка бедра правой задней лапы постепенно поднимается во фронтальной плоскости с  $12,3 \pm 0,01$  см от уровня тредбана до  $16,4 \pm 0,2$  см (рис. 5а) – правая задняя лапа перед фазой переноса разгружается за счет переноса веса на левую заднюю лапу, более согнутую в бедре. В начале фазы переноса бедро благодаря импульсу, полученному при отталкивании от опоры, поднимается еще на  $0,5 \pm 0,03$  см. При продолжении фазы переноса и в начале фазы опоры, до развития эксстензорами требуемого усилия, бедро опускается с  $16,9 \pm 0,01$  см до  $12,3 \pm 0,01$  см. Далее аналогичные колебания производит бедро левой задней лапы.

Центр тяжести таза модели при локомоции совершает периодические колебания в медиолатеральном направлении (рис. 4б). При работе мышц, которые прилагают усилия к суставам левой и правой конечности только в сагитталь-

ной плоскости (флексоры–экстензоры) равновесие не было устойчивым. Однако когда при сильном отклонении прилагалась боковая обобщенная сила, которая смещала таз в противоположном направлении, колебания центра масс становились более равномерными с сохранением латеральной устойчивости. Боковая сила действовала во фронтальной плоскости и, таким образом, симулировала работу паравертебральных и аддукторных–абдукторных мышц конечностей, которые смещают центр тяжести медиолатерально [28]. Модельная боковая сила сравнима по величине с силой, развиваемой флексорами и экстензорами.

В фазе переноса нижняя точка стоп поднимается на  $1,0 \pm 0,2$  см от уровня тредбана (рис. 5б), при этом делается шаг длиной  $4,7 \pm 0,2$  см (рис. 5в). Фаза опоры более продолжительна, чем фаза переноса –  $0,39 \pm 0,05$  с и  $0,08 \pm 0,01$  с соответственно. Децеребрированные кошки осуществляют более длинные ( $12,6 \pm 0,02$  см), по сравнению с моделью, шаги. При этом выше длительность как фазы опоры ( $0,64 \pm 0,22$  с), так и фазы переноса ( $0,48 \pm 0,16$  с). Фаза опоры у децеребрированных кошек также продолжительнее фазы переноса. Корреляция между колебаниями стоп в сагиттальной плоскости (рис. 5в) у модели отрицательна (т.е. тогда, когда одна стопа двигается вместе с тредбаном вперед, другая стопа осуществляет шаг назад) и составляет  $-0,42 \pm 0,39$ . Корреляция между колебаниями стоп в сагиттальной плоскости у децеребрированных кошек несколько более выражена, она также отрицательна и составляет  $-0,63 \pm 0,13$ . Можно предположить, что большая согласованность между реципрокными движениями конечностей и большая амплитуда шага достигаются у децеребрированных кошек за счет более сложного и неоднородного, по сравнению с моделью, паттерна активации мышц. Самоподобие активности модельных мышц составляет для *tibialis anterior*  $0,53 \pm 0,08$ , для *gastrocnemius* –  $0,50 \pm 0,02$ . Самоподобие миограмм соответствующих мышц децеребрированных кошек значительно ниже и составляет  $0,31 \pm 0,16$  для *tibialis anterior* и  $0,17 \pm 0,03$  для *gastrocnemius*. О более сложном паттерне взаимодействия мышц у кошек, по сравнению с моделью, говорит и показатель связи Юла. Для модели показатель связи Юла между активацией мышц *tibialis anterior* и *gastrocnemius* составляет  $-1$ , то есть эти мышцы, флексор и экстензор стопы, работают строго реципрокно (рис. 2в). Для децеребрированных кошек показатель связи Юла между миограм-

мами мышц *tibialis anterior* и *gastrocnemius* ниже и составляет  $-0,44 \pm 0,48$ .

Таким образом, в рамках единой модели локомоции задних конечностей кошки с поддержанием баланса лишь за счет изменения управляющих воздействий нами, помимо режима «ходьба вперед», был реализован режим «ходьба назад». Созданная на данный момент модель качественно воспроизводит многочисленные характеристики движений лап кошки при ходьбе вперед и назад, что свидетельствует о ее валидности.

Функциональная организация системы управления направлением локомоторной активности исследовалась нами ранее на модели децеребрированной кошки [29]. Были использованы различные направления движения ленты тредбана относительно оси тела ( $0, \pm 45^\circ, \pm 90^\circ$  и  $180^\circ$ ). Для каждого направления сравнивали локомоторную активность, вызванную стимуляцией мезэнцефалической локомоторной области, и локомоцию, вызванную эпидуральной стимуляцией спинного мозга. Было обнаружено, что стимуляция спинного мозга вызывала хорошо координированные шагательные движения в различных направлениях движения ленты тредбана. Направление шагов было противоположным движению ленты тредбана. Это позволяет полагать, что направление движения лапы определялось фазной афферентацией от рецепторов конечностей, сигнализирующей о направлении и амплитуде отклонения конечности в фазе опоры. Например, во время ходьбы вбок афферентация сигнализирует об абдукции, и аддукция может быть использована для запуска переноса в противоположном направлении. Таким образом, стимуляция непосредственно спинного мозга активировала компоненты спинальных нейронных сетей – контроллеры конечности [1], которые способны генерировать шагательные движения в различных направлениях. Напротив, стимуляция мезэнцефалической локомоторной области вызывала хорошо координированные шагательные движения только при движении ленты тредбана в переднезаднем направлении. Поэтому предполагается, что супраспинальные команды, вызванные стимуляцией мезэнцефалической локомоторной области, активируют только одну из множества форм работы спинальных контроллеров конечностей, а именно ходьбу вперед. Мезэнцефалическую локомоторную область, таким образом, можно рассматривать как командный центр для локомоции вперед, что является основной формой передвижения у двуногих и четвероногих. Не исключено, что ствол головного мозга со-

держит и командные центры шагания в других направлениях [31,32].

Нейрональные механизмы и функциональные принципы построения системы управления скелетно-мышечным аппаратом, выявляемые при экспериментах на животных и в ходе математических исследований, могут лечь в основу будущих реалистичных моделей нейронных сетей, ответственных за контроль направления при движении. Кроме фундаментального, это имеет прикладное значение для разработки систем управления универсальными многомерными робототехническими нейропротезами [33], позволяющими осуществлять тренировки локомоторной активности инвалидов в разных плоскостях и направлениях.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 14-15-00788).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. G. Orlovsky, T. G. Deliagina, and S. Grillner, *Neuronal control of locomotion* (Oxford Neuroscience Series, London, 1999).
2. C. S. Sherrington, *The integrative action of the nervous system* (New Haven Yale Univ. Press, London, 1906).
3. S. Grillner, *Physiol. Rev.* **55**, 247 (1975).
4. M. L. Shik and G. N. Orlovsky, *Physiol. Rev.* **56** (3), 465 (1976).
5. Y. I. Arshavsky, I. M. Gelfand, and G. N. Orlovsky, *Trends Neurosci.* **6**, 417 (1983).
6. P. S. G. Stein, L. I. Mortin, and G. A. Robertson, *The forms of a task and their blends, in Neurobiology of vertebrate locomotion* (Macmillan, London, 1986), pp. 201–216.
7. J. A. Buford and J. L. Smith, *J. Neurophysiol.* **64** (3), 756 (1990).
8. J. A. Buford, R. F. Zernicke, and J. L. Smith, *J. Neurophysiol.* **64** (3), 745 (1990).
9. S. Rossignol, in *Handbook of Physiology*, Ed. by L. B. Rowell and J. T. Sheperd (Oxford University Press, New York, 1996), pp. 173–216.
10. T. G. Deliagina, L. B. Popova, and G. Grant, *Arch. Ital. Biol.* **135**, 239 (1997).
11. P. V. Zelenin, T. G. Deliagina, G. N. Orlovsky, et al., *J. Neurophysiol.* **105**, 2698 (2011).
12. S. A. Chvatal, G. Torres-Oviedo, S. A. Safavynia, and L. H. Ting, *J. Neurophysiol.* **106**, 999 (2011).
13. A. Karayannidou, P. V. Zelenin, G. N. Orlovsky, et al., *J. Neurophysiol.* **101**, 8 (2009).
14. П. Е. Мусиенко, И. Н. Богачева и Ю. П. Герасименко, *Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова*, **95** (12), 1407 (2005).
15. G. Courtine, Y. Gerasimenko, R. van den Brand, et al., *Nat. Neurosci.* **12**, 1333 (2009).
16. J. He, W. S. Levin, and G. E. Loeb, *IEEE Transactions on Automatic Control* **36**, 322 (1991).
17. T. Wadden and O. Ekeberg, *Biol. Cybernetics* **79** (2), 161 (1998).
18. S. Yakovenko, V. Gritsenko, and A. Prochazka, *Biol. Cybernetics* **90**, 146 (2004).
19. O. Ekeberg and K. Pearson, *J. Neurophysiol.* **94**, 4256 (2005).
20. В. А. Ляховецкий, О. В. Горский, Ю. П. Герасименко и П. Е. Мусиенко, *Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова*, **101** (2), 200 (2015).
21. T. Geijteebek, M. van de Panne, and A. F. van der Stappen, *ACM Transactions on Graphics* **32** (6), 206 (2013).
22. N. Girardi, C. Kooijman, and A. Wiggers, in *Proc. 25<sup>th</sup> Benelux Conf. on Artificial Intelligence*, (Netherlands, 2013), p. 203.
23. X. Zhao, J. Zhang, and C. Qi, *Abstr. in 11<sup>th</sup> Intern. Conf. "Machine Learning and Applications" (ICMLA)* (USA, 2012), p. 448.
24. K. Saito, M. Takato, Y. Sekine, and F. Uchikoba, *J. Robotics Soc. Japan* **31** (7), 684 (2012).
25. A. Prochazka and S. Yakovenko, in: *The somatosensory system Deciphering the brain's own body image*, Ed. by R. J. Nelson (CRC Press, 2002), pp. 141–181.
26. E. G. Cheng, I. E. Brown, and G. E. Loeb, *J. Neurosci. Methods* **101**, 117 (2000).
27. H. Geyer and H. Herr, *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering* **18**, 263 (2010).
28. P. Musienko, G. Courtine, J. E. Tibbs, et al., *J. Neurophysiol.* **107**, 2072 (2012).
29. P. E. Musienko, P. V. Zelenin, V. F. Lyalka, et al., *J. Neurosci.* **32** (48), 17442 (2012).
30. П. Е. Мусиенко, О. В. Горский, В. А. Килимник и др., *Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова*. **99** (3), 392. (2013).
31. M. G. Sirota, G. V. Di Prisco, and R. Dubuc, *Eur. J. Neurosci.* **12** (11), 4081. (2000).
32. R. Dubuc, F. Brocard, M. Antri, et al., *Brain Res. Rev.* **57** (1), 172 (2008).
33. N. Dominici, U. Keller, H. Vallery, et al., *Nature medicine* **18** (7), 1142 (2012).



## **Mathematical Model of Cat Hindlimbs Control during Backward Locomotion**

**V.A. Lyakhovetskii\*, N.S. Merkulyeva\* \*\*, A.A. Veshchitskii\*,  
Y.P. Gerasimenko\*, and P.E. Musienko\* \*\* \*\*\***

*\*Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, nab. Makarova 6, St. Petersburg, 199034 Russia*

*\*\*Institute of Translational Biomedicine, St. Petersburg State University,  
St. Petersburg, Universitetskaya nab. 7/9, 199034 Russia*

*\*\*\*Children's Surgery and Orthopedic Clinic, Research Institute of Phthysiopulmonology,  
Politekhnikeskaya ul. 32, St. Petersburg, 194064 Russia*

A common model of the locomotion movements of cat hindlimbs adjusted only by varying model parameters and included the forward locomotion mode, was extended by adding the backward locomotion mode. The skeletal part of the model consists of the spine, the pelvic girdle and two hindlimbs, each containing the hip, shank and foot. The hip joint and attachment point for the spinal segment in the thoracic region have a three degree-of-freedom. Knee and ankle joints have one degree of freedom. The pelvis is rigidly connected to the spine. Modeled muscles – flexors and extensors of hips, shanks and foot are used as muscle control parameters. The patterns of muscles activation correspond to the patterns of motoneurons. The hindlimbs in the stance phase are placed on a treadmill belt moving at a constant speed. The model qualitatively reproduces numerous characteristics during backward and forward cat locomotion. These results give evidence of the validity of the model.

*Key words: backward locomotion, mathematical model, cat*