

КООРДИНАЦІЯ АКТИВНОСТІ М'ЯЗІВ ПЛЕЧОВОГО ПОЯСА ТА ПЛЕЧА ЛЮДИНИ В ПЕРЕБІГУ БІМАНУАЛЬНИХ СИНХРОННИХ ДВОСУГЛОБОВИХ РУХІВ

Надійшла 20.04.14

Досліджували координацію активності м'язів-флексорів та екстензорів плечових та ліктьових суглобів під час реалізації синхронних бімануальних рухів типу «*gamp-and-hold*» у горизонтальній площині, подібних до таких під час веслування. Тестований переміщував руків'я двох важелів, що оберталися на вертикальних осях, відстежуючи траєкторію командного сигналу, котрий пред'являвся на моніторі. Тест-рухи включали в себе переміщення руків'їв важелів «на себе» та «від себе» (тривалість 0.4, 1.0 або 2.0 с), розділені фазою фіксації крайнього положення після першої фази (тривалість 6.0 с); амплітуда поворотів важелів складала 30 град. Рухи реалізувалися в умовах прикладання зовнішніх навантажень 33–28 та 19–15 Н у напрямках «від себе» та «на себе». У перебігу реалізації рухів білатерально відводили ЕМГ-активність м'язів плечового пояса та плечей; патерни випрямлених та інтегрованих ЕМГ розглядалися як кореляти центральних моторних команд (ЦМК), що надходять до відповідних м'язів. Результати аналізу ЕМГ, відведених від 12 досліджених м'язів (по шість для кожної кінцівки), свідчили про досить складну координацію активності останніх. Описано особливості функціональної взаємодії (синергій) м'язів при скоординованих переміщеннях плечових ланок та передпліч в умовах реалізації описаних вище тест-рухів. Виявлено вплив фактора швидкості на динамічні компоненти ЦМК, адресованих дослідженим м'язам. Статистично значущі відмінності між амплітудами ЕМГ при рухах «на себе» та «від себе» були зареєстровані в кожного з м'язів; відмінності динамічних та статичних компонентів ЕМГ в умовах дії зовнішніх навантажень різних напрямків також були значущими. Як виявилось, ЦМК, що надходять до згиначів ліктьових суглобів у перебігу рухів, були більш варіабельними («гнучкими») порівняно з ЦМК до розгиначів плечей. Зі збільшенням тривалості активних фаз тест-руху амплітуда цих фаз (*D1* і *D2*) у складі ЕМГ усіх досліджуваних м'язів зменшувалася при обох напрямках зовнішнього навантаження. Показано також залежність стаціонарних рівнів ЕМГ від напрямку дії даного навантаження. Статичні компоненти ЕМГ-активності всіх м'язів були значно більшими під час дії розгинального навантаження порівняно з такими при згинальному навантаженні.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: бімануальні двосуглобові рухи, м'язи плечового пояса та плеча, електроміографія, центральні моторні команди (ЦМК), динамічні та статичні компоненти рухів, синергії.

ВСТУП

Патерни центральних моторних команд (ЦМК), які надходять до м'язів кінцівки в перебігу реальних довільних (або близьких до таких) рухів людини, вивчалися переважно з використанням експери-

ментальних моделей простих стереотипних рухів [1–4]. Корелятами ЦМК, що забезпечують керування такими рухами, можуть слугувати випрямлені та піддані низькочастотній фільтрації ЕМГ, котрі відводяться від залучених м'язів у перебігу реалізації цих рухів.

Односуглобові рухи типу «*gamp-and-hold*» звичайно розглядаються як перехід від одного рівноважного положення ланки кінцівки до іншого.

¹ Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України, Київ (Україна).

² Академія фізичного виховання і спорту, Гданськ (Польща).

Ел. пошта: tatyana_abramovich90@mail.ru (Т. І. Абрамович).

Результати наших попередніх досліджень дали підстави думати, що керування довільними односуглобовими рухами (зокрема, в ліктьовому суглобі) забезпечується переважно за рахунок скоординованої взаємодії динамічних компонентів ЦМК. Як вважають ряд дослідників, перехід ланки кінцівки від одного рівноважного положення до іншого (і при згинанні, і при розгинанні) контролюється динамічними змінами активності мотонейронів відповідних м'язів, організованими за принципом "трипачкового патерну" незалежно від швидкості руху [5]. Одночасно існує гіпотеза, згідно з якою перехід ланки кінцівки від одного рівноважного положення до іншого здійснюється за рахунок зміни статичних компонентів ЦМК у результаті зміни певних параметрів у системі стретч-рефлексу [6–8]. У контексті деяких теорій моторного контролю (зокрема, гіпотези рівноважних положень) постулюється існування однозначного відношення між еферентною активністю мотонейронів, отриманою м'язами, котрі контролюють відповідний суглоб, та механічними параметрами руху [9–11]. Результати аналізу ЕМГ-активності м'язів, генерованої в перебігу стереотипних односуглобових рухів, які реалізуються в режимі, близькому до ізотонії, вказують, проте, на очевидну можливість неоднозначності відношень між рівнем ЕМГ-активності та параметрами позиціонування згаданої ланки. Як було показано в дослідженнях на м'язах гомілки людини [12], під час реалізації рухів в умовах постійної дії зовнішнього навантаження одне й те ж саме рівноважне положення стопи може бути досягнуто при істотно різних рівнях еферентної активності, що надходить до м'язів; відповідні патерни в значній мірі залежать від передісторії попереднього руху.

Зміни суглобового кута в процесі реалізації елементарного руху забезпечуються координованими скороченнями та розслабленнями м'язів-агоністів та антагоністів. Патерни активності агоністів змінюються не тільки в разі виконання різних рухових задач; інтенсивність активації цих м'язів може значно варіювати навіть в ідентичних рухах. У певних фазах рухів можлива коактивація м'язів-антагоністів, що збільшує механічну жорсткість суглобів; даний феномен є особливо важливим для складних багатосуглобових рухів [13]. Таке збільшення жорсткості забезпечує також подолання нестабільного положення ланки кінцівки в умовах дії тих або інших зовнішніх сил. Тому коактивація антагоністичних м'язів є одним із найважливіших факторів, який забезпечує підвищення точності

руху [2, 3]. Отже, незважаючи на інтенсивне вивчення проблеми керування простими односуглобовими рухами, в ній залишається значна кількість невирішених питань. Ще більше подібних питань виникає щодо механізмів керування складнішими багатосуглобовими координованими рухами.

Як встановлено, м'язи під час керування рухами в різних суглобах можуть формувати певні тимчасові функціональні групи, котрі діють узгоджено (м'язові синергії). Такі синергії є варіабельними; м'язи, що утворюють певну синергію, при реалізації одного й того ж самого руху можуть демонструвати не тільки однакові, але й помітно різні рівні активації [14–17]. Менше зусилля, що розвивається певним м'язом, може компенсуватися більшими зусиллями інших м'язів, причому інтегральні рухові феномени (рухи кінцівки або зусилля, що розвиваються нею) можуть бути в даному випадку однаковими або досить близькими. Патерни ЦМК у перебігу реальних комплексних багатосуглобових рухів включають у себе як детерміновані, так і випадкові компоненти. Останні пов'язані з випадковим характером перерозподілу активності в межах синергічних груп м'язів та між групами агоністів та антагоністів.

Логічно вважати, що першу стадію аналізу таких рухових феноменів доцільно застосовувати щодо стереотипних двосуглобових рухів стандартизованої форми; зокрема, це дозволило б адекватно порівняти динамічні та статичні компоненти активності залучених м'язів та дослідити варіабельність характеристик активності даних м'язів у перебігу виконання ідентичних рухів. Цікавим аспектом при вивченні відповідних рухових феноменів є дослідження подібності та відмінностей реагування одних і тих самих м'язів в умовах ідентичних синхронних рухів двох верхніх кінцівок. У даній ситуації характеристики рухів можуть залежати від домінування подібності або відмінності активності одного й того ж самого м'яза в двох різних кінцівках.

Основна частина досліджень, присвячених вивченню бімануальних рухів [18–21], була орієнтована лише на біомеханічні параметри таких моторних феноменів. У нашій же роботі ми намагалися кількісно проаналізувати характеристики ЕМГ-активності низки м'язів плечового пояса та плечей, генерованої в перебігу ідентичних синхронних рухів верхніх кінцівок людини, в умовах зміни напрямку зовнішнього навантаження. Тест-рухи ініціювалися та їх траєкторії відслідковувалися

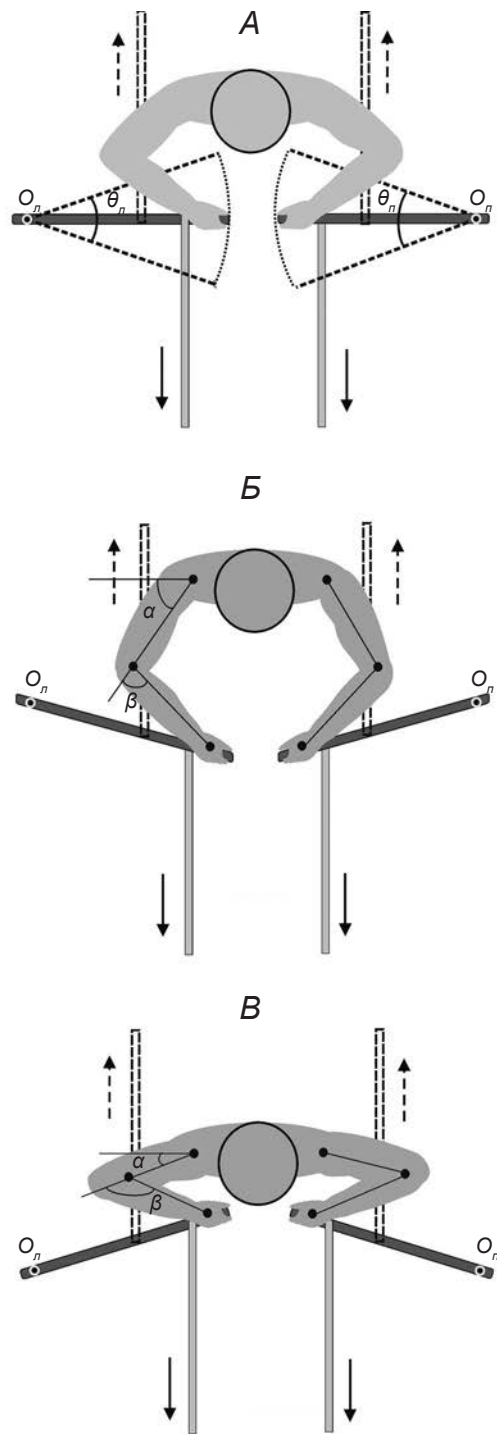
відповідно до візуального сигналу; рухи включали в себе фази активного переміщення в двох протилежних напрямках, розділені фазою утримання досягнутої позиції.

МЕТОДИКА

Організація тестів. У дослідженні взяли участь сім чоловіків-добровольців-правшів (вік 19–27 років). Механічна частина експериментальної установки схематично показана на рис. 1. Тестований сидів у кріслі з регульованим положенням сидіння перед спеціальним столом; рівень пахв знаходився на 10–15 см вище поверхні столу. Тестований тримався кистями обох рук за руків'я двох рухомих важелів, встановлених на столі на вертикальних осях обертання; конструкція вузлів обертання за рахунок використання кулькових підшипників забезпечувала мінімізацію опору тертя при рухах важелів. Відстані від центрів обертання важелів до середини руків'їв складали 60 см. До важелів могли приєднуватися гумові паси довжиною по 4.0 м, що дозволяло створювати зовнішні зусилля, скеровані «від себе» або «на себе» щодо тіла тестованого.

Кутові зміщення важелів при реалізації тест-рухів обох видів складали приблизно 30 град та могли варіювати в межах ± 5 град залежно від довжини ланок рук тестованого. Значення кутів обертання важелів вимірювалося за допомогою прецизійних потенціометрів, встановлених на осях обертання; нульові рівні сигналів відповідали середнім положенням важелів (рис. 1, А).

Синхронні тест-рухи обох рук починалися з положення, показаного на рис. 1, Б, коли зовнішні кути між осями плеча та передпліччя (у ліктьових суглобах) та між фронтальною площею грудей та осями плечових ланок кінцівок (у плечових суглобах) складали по 60 град. За візуальним сигналом (появою курсора на екрані контрольного монітора) тестований починав рух руків'їв «на себе» до крайнього положення (В). У перебігу руху тестований, переміщуючи сигнал від датчика кута лівого важеля, мав відслідковувати з максимальною точністю рух командного трапецієподібного сигналу; траєкторії сигналів візуалізувалися на екрані двопроменевого монітора. Тривалість переміщення руків'їв «на себе» могла складати 0.4, 1.0 або 2.0 с; після цього положення важелів мало утримуватися протягом 6.0 с. Потім рух реалізувався в зворотному



Р и с. 1. Схема експериментальної установки та організації тестів.

O_n та O_n – осі обертання важелів. На А θ_n та θ_n – робочі діапазони кутів переміщення важелів. На Б та В – положення рук тестованого та важелів при ініціації тест-руху (Б) та при фіксації положення після першої фази останнього («на себе», В). Показані значення кутів у плечових та ліктьових суглобах (α та β відповідно). Детальніші пояснення в тексті. Стрілками позначені спрямування навантаження.

му напрямку («від себе») до досягнення вихідного положення. Тривалість цієї фази руху теж могла складати від 0.4 до 2.0 с.

Тест-рухи виконувалися в умовах дії зовнішніх навантажень двох різних напрямків. При тест-рухах 1 зовнішні навантаження, створювані за допомогою гумових пасів, були скеровані «від себе», тобто проти першої фази руху. На початку тест-руху 1 зовнішні навантаження, перераховані щодо точок прикладання зусиль тестованого (руків'їв), склали 28, а з досягненням кінцевого положення руків'їв та його фіксації – 33 Н. Під час реалізації тест-рухів 2 зовнішні навантаження на руків'ях були скеровані «на себе»; на вихідній позиції руків'їв вони склали 19, а у фінальному положенні (після руху важелів «на себе») – 15 Н.

Як видно з рис. 1, бімануальні тест-рухи в нашому експерименті були певною мірою подібні до рухів рук веслувальника при парному веслуванні на шлюпках або академічних човнах. Рухи важелів «на себе» відповідали фазі активного гребка, а рухи «від себе» – занесенню весел перед наступним гребком.

Реєстрація ЕМГ-активності та її аналіз. ЕМГ-активність низки м'язів плечей та плечового пояса відводили за допомогою поверхневих електродів («Віорас System EL 503», США) білатерально з використанням стандартної техніки електроміографії. Реєстрували ЕМГ-активність наступних м'язів: *mm. pectoralis major (Pect)*, *deltoideus scapularis (Delt)*, *biceps brachii, caput longum (Bic. l)*, *biceps brachii, caput breve (Bic. b)*, *brachioradialis (Br)* та *triceps brachii, caput longum (Tric)*. Відведені ЕМГ-сигнали посилювали із застосуванням 16-канального підсилювача («CWE Inc.», США) і піддавали фільтрації (смуга пропускання 10–5000 Гц). Відведену ЕМГ-активність вказаних 12 м'язів та сигнали від датчиків кутів обертання важелів оцифровували за допомогою АЦП (Power 1401 Data Acquisition System) з використанням програми «Spike 2» («Cambridge Electronic Design», Великобританія); частота дискретизації складала 10^4 та $2 \cdot 10^3$ с⁻¹ відповідно. Сигнали від згаданих датчиків кутів важелів з урахуванням антропометричних характеристик тестованого трансформували в значення зовнішніх суглобових кутів для плечових та ліктьових суглобів. Для аналізу даних *off-line* використовували програмні засоби «Origin 8.0» («OriginLab Corp.», США) та SPSS 17.0 («IBM Business Analytics», США). Оцифровані записи ЕМГ піддавали двохнапівперіодному випрямленню та низькочастотному

фільтруванню (фільтр Баттерворта четвертого порядку, полоса пропускання 0–10 Гц); така процедура призводила до фазового зсуву щодо вихідного запису ЕМГ приблизно на 130–150 мс [4]. Після попередньої обробки сигнали усереднювали по десяти реалізаціях одного й того ж самого тесту. Перед кожним тестом реєстрували ЕМГ усіх досліджених м'язів при максимальному довільному скороченні (МДС) останніх для нормування усереднених записів ЕМГ у перебігу тест-рухів щодо цього значення.

РЕЗУЛЬТАТИ

На рис. 2 наведено приклади змін суглобових кутів та ЕМГ-активності при реалізації тест-рухів, коли зміщення важелів «на себе», підтримання стаціонарної позиції та рухи «від себе» здійснювалися в умовах прикладання зовнішніх навантажень різних напрямків. Як видно, графіки змін кутів лівого (відстежуваного) та правого (невідстежуваного) важелів мали майже однакову трапецієподібну форму. В межах даного експериментального підходу двосуглобові рухи обох верхніх кінцівок формувалися з односуглобових компонентів; рухи в плечових та ліктьових суглобах були відповідно скоординовані в часі. Передпліччя та плечові ланки рухалися синхронно і в протифазі, значення кутів у ліктьових суглобах змінювались у напрямку згинання, а плечових – у напрямку розгинання. Досягнуте фінальне положення в обох суглобах утримувалося 6 с, після чого ланки кінцівок синхронно рухались у зворотному напрямку, ліктьові суглоби розгинались, а плечові – згинались. У разі, коли зовнішнє зусилля мало напрямок «від себе» щодо фронтальної площини тіла випробуваного, це зусилля намаглося розігнути ліктьові та зігнути плечові суглоби, фактично діючи проти зусиль м'язів-згиначів ліктьового суглоба та розгиначів плеча.

Аналіз записів ЕМГ-активності досліджуваних м'язів плечового пояса та плечей показав їх досить складну координацію. Відповідно до вказаного напрямку дії зовнішнього навантаження рух важелів здійснювався в результаті переважної активації згиначів ліктьових (*Br, Bic. b, Bic. l*) та розгиначів плечових суглобів (*Delt*). Екстензори плеча (*Delt*) створювали сили, які протидіяли зовнішньому навантаженню у фазі розгинання, стабілізували дане навантаження на стаціонарному рівні та розвивали додаткові сили, що в свою чергу дозволяло зо-

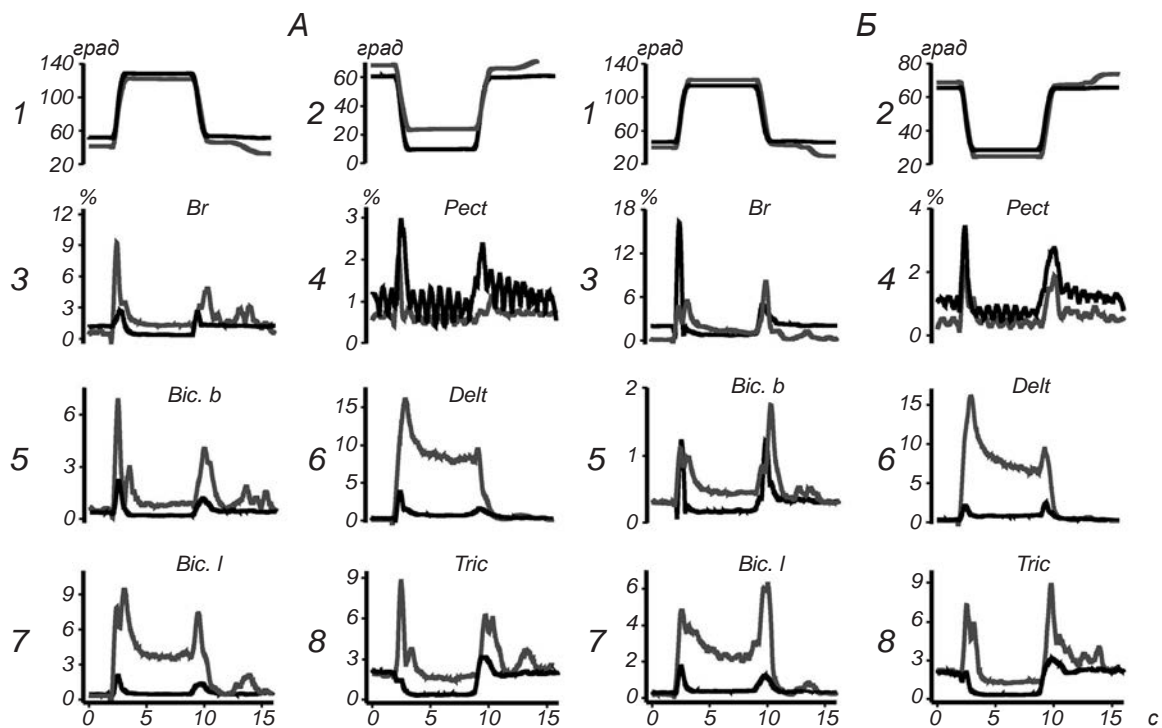


Рис. 2. Усереднені записи значень кутів у ліктьових (1) та плечових (2) суглобах та ЕМГ-активності м'язів плечового пояса та плечей (3–8) під час реалізації тест-рухів із тривалістю переміщення важелів 1.0 с (А, Б – для лівої та правої руки відповідно). Чорними та сірими лініями позначені записи при дії зовнішніх навантажень «на себе» та «від себе» відповідно. Вертикальні шкали на фрагментах 1 та 2 – зовнішні кути в згаданих суглобах, град, на фрагментах 3–8 – інтенсивність ЕМГ, нормована щодо такої при максимальному довільному скороченні вказаних м'язів, %. Позначення м'язів див. у Методиці.

внiшньому навантаженню згинати плечові суглоби до вихідного положення. Патерни ЕМГ-активності *Delt* обох кінцівок були практично однаковими.

Особливості формування ЕМГ-активності флексорів ліктьового суглоба (*Br*, *Bic. b* та *Bic. l*) були багато в чому подібними до таких у вищерозглянутому випадку активації м'язів плеча. Також спостерігались їх протидія зовнішній силі (навантаженню) у фазі згинання ліктьових суглобів, стабілізація на стаціонарній ділянці та розвиток додаткової сили у фазі їх розгинання. У даних умовах усі досліджувані м'язи-згиначі ліктьових суглобів демонстрували швидке підвищення своєї активності. При цьому слід відмітити, що після виходу на стаціонарну фазу утримання досягнутого положення в ліктьовому суглобі правої руки в основному забезпечувалося відносно стабільним рівнем активності *Bic. b* і *Bic. l* та одночасною коактивацією двосуглобового розгинача (*Tric*), у той час як *Br* синхронно знижував свою активність. Натомість стаціонарне положення в ліктьовому суглобі лівої руки підтримувалося практично лише завдяки значній тоничній активації *Bic. l*.

Під час виконання трапецієподібних рухів в

умовах, коли зовнішня сила діяла в напрямку згинання ліктьових та розгинання плечових суглобів, тобто була направлена назад щодо фронтальної площини тіла випробуваного («на себе»), *Bic. b* та *Bic. l* обох кінцівок у фазі згинання проявляли незначну активність порівняно з такою при розгинальному зовнішньому зусиллі (рис. 2). У той же час *Br* правої руки демонстрував чіткий високоамплітудний динамічний компонент своєї активності порівняно з таким *Br* лівої руки. Розгинання ліктьових суглобів забезпечувалося за рахунок збільшення рівнів активності їх екстензорів (*Tric*), які виводили суглоби з рівноважного положення та генерували силу, протидіючи зовнішньому навантаженню. Слід відмітити, що після згинання ліктьових суглобів відбувалося розслаблення *Tric*. У фазі підтримання стаціонарного положення суглобів дані м'язи продовжували підтримувати відносно низьку активність, яка поверталася до вихідного рівня під час розгинання ліктьових суглобів.

Розгинання плечових суглобів в основному здійснювалося за рахунок дії зовнішньої сили (навантаження), а *Delt* лише розвивали деяку додаткову силу для утримання суглобів у стаціонарному по-

ложенні. Також спостерігалась одночасна коактивація флексорів даних суглобів (*Pect*). Контроль виходу плечових суглобів із рівноважного положення та їх згинання забезпечувалися за допомогою активації *Pect*, проти зусиль яких було орієнтовано зовнішнє зусилля.

Для кількісної оцінки змін амплітуд динамічних компонентів ЕМГ-активності досліджуваних м'язів ми розраховували окремо їх значення. З цією метою в кожному блоку тестів для кожного нормованого запису ЕМГ визначались інтервали динамічних компонентів – *D1* (2–4 с, фаза руху важелів “на себе”) і *D2* (9–12 с, фаза руху важелів “від себе”), в межах яких обчислювалися середні значення нормованих компонентів ЕМГ. Отримані значення даного параметра були усереднені для кожного м'яза окремо по кожній серії. Така ж сама процедура виконувалася для обчислення середніх значень статистичних компонентів ЕМГ (5–8 с).

Для оцінки потенційних залежностей динамічних та статичних компонентів від експериментальних умов застосовувалася процедура багатфакторного дисперсійного аналізу (ANOVA). Як перший фактор брали до уваги латералізацію – ліву або праву руку. Другим фактором виступав напрямок зовнішнього навантаження – вперед або назад щодо фрон-

тальної площини тіла випробуваного («від себе» або «на себе»). Третім фактором була тривалість фаз переміщення важелів (0.4, 1.0 або 2.0 с), а четвертим – динамічний компонент – перший (*D1*) або другий (*D2*). Статистичні обчислення проводилися з використанням програми «SPSS Statistics 17.0» («IBM», США). За рівень статистичної значущості приймалися значення $P < 0.05$ та $P < 0.01$.

На рис. 3 та 4 представлені результати порівняння змін амплітуди динамічних компонентів *D1* та *D2* залежно від напрямку зовнішнього зусилля та тривалості активних фаз руху. В цілому, враховуючи вплив фактора швидкості на динамічні компоненти ЕМГ, відмінності між амплітудами *D1* та *D2* були статистично значущими в усіх досліджуваних м'язів. При згинанні ліктьових суглобів досить потужні динамічні компоненти ЕМГ-активності спостерігались у флексорних м'язів (*Br*, *Bic. b*, *Bic. l*) в умовах дії розгинального зовнішнього зусилля та тривалості активної фази руху 0.4 с (рис. 3). Вихід суглобів із рівноважного стану та їх повернення в початкове положення контролювалися тими ж самими м'язами, але з менш вираженим компонентом *D2*. Така ж сама картина зміни амплітуд *D1* та *D2* спостерігалась у розгиначів плечового суглоба (*Delt*). При цьому подібна динаміка зберігалась у разі дії

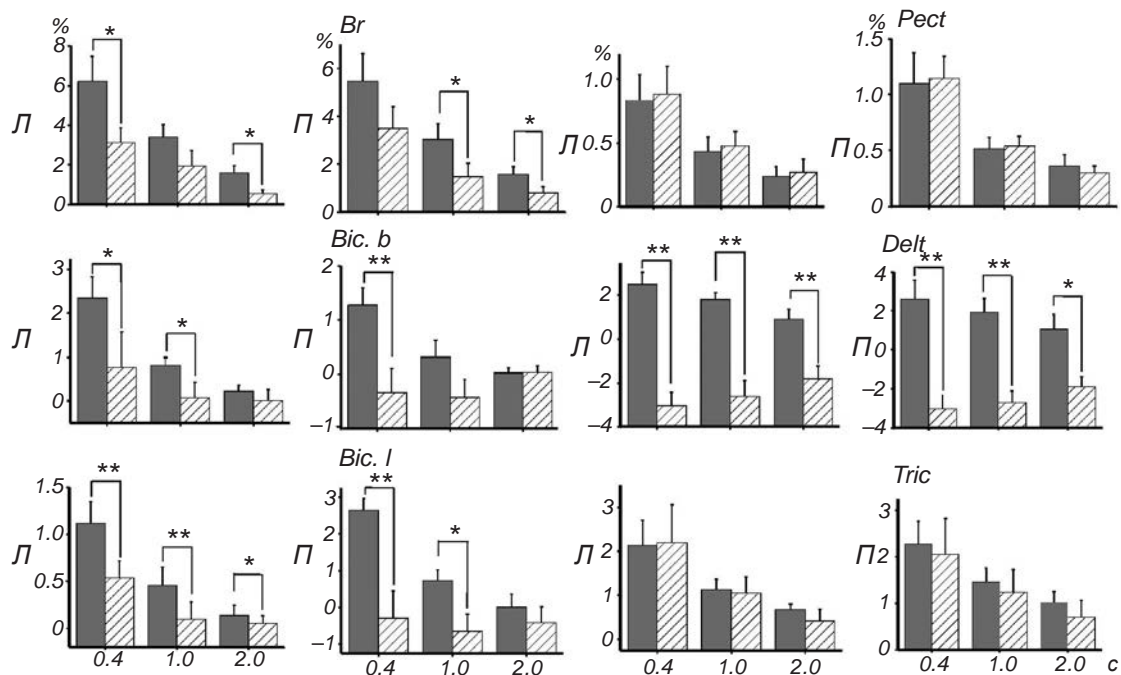


Рис. 3. Співвідношення динамічних компонентів активності м'язів плечового пояса та плечей лівої (Л) та правої (П) рук під час реалізації тест-рухів зі спрямуванням зовнішнього навантаження «від себе» та різною тривалістю активних фаз рухів (*D1* та *D2*). Сірі та заштриховані стовпчики – усереднені значення амплітуд динамічних компонентів при русі «на себе» (фаза *D1*) та «від себе» (фаза *D2*); по горизонталі – тривалість вказаних активних фаз руху (0.4, 1.0 та 2.0 с). Однією та двома зірочками вказані випадки статистично вірогідних відмінностей між значеннями *D1* та *D2* з $P < 0.05$ та $P < 0.01$ відповідно. Інші позначення аналогічні таким на рис. 2.

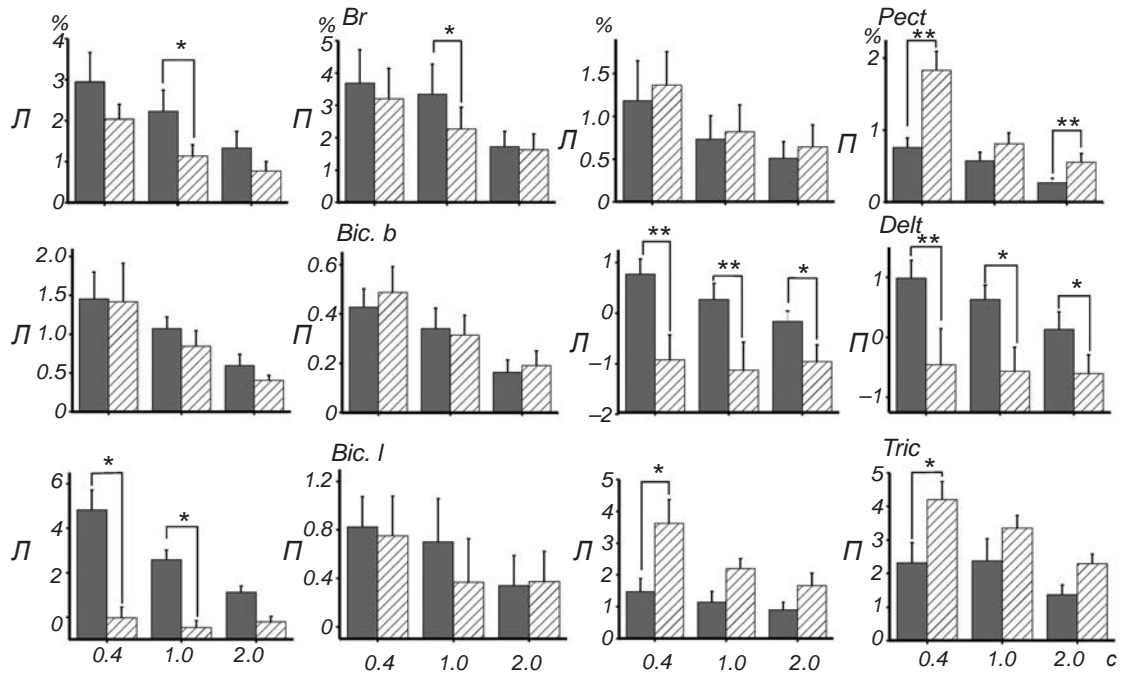


Рис. 4. Співвідношення динамічних компонентів (*D1* та *D2*) ЕМГ-активності м'язів плечового пояса та плечей лівої (*L*) та правої (*P*) рук під час реалізації тест-рухів із зовнішнім навантаженням, спрямованим «на себе», та різною тривалістю згаданих активних фаз руху.

Решта позначень такі ж самі, що й на рис. 2 і 3.

на дані суглоби як розгинального, так і згинального зовнішнього навантаження, на що вказує статистично вірогідна різниця між значеннями амплітуд *D1* та *D2* у м'язів обох кінцівок (рис. 3; 4). Амплітуди компонентів *D1* та *D2* ЕМГ-активності *Tric* та *Pect* в умовах дії розгинального зовнішнього навантаження були практично однаковими (рис. 3). Під час руху в умовах зміни напрямку зовнішньої сили на протилежний амплітуда компонента *D2* у даних м'язів вірогідно збільшувалася. Зі збільшенням тривалості активного переміщення амплітуда компонентів *D1* та *D2* у всіх досліджуваних м'язів зменшувалася при обох напрямках зовнішнього навантаження. Крім того, в разі найбільшої тривалості активної фази руху (2 с) активність *Bic. b* характеризувалася майже однаковими амплітудами компонентів *D1* та *D2*.

ANOVA-аналіз використовували для оцінки залежності статичних компонентів ЕМГ від напрямку зовнішнього навантаження та тривалості активних фаз руху (рис. 5; див. таблицю). Загальною особливістю ЕМГ-активності досліджуваних м'язів була явна залежність її стаціонарних рівнів від швидкості руху. Збільшення останнього параметра зазвичай призводило до підвищення інтенсивності ЕМГ у межах стаціонарної фази. Також виявилось, що статичні компоненти ЕМГ-активності всіх м'язів були значно вищими під час дії розгинального на-

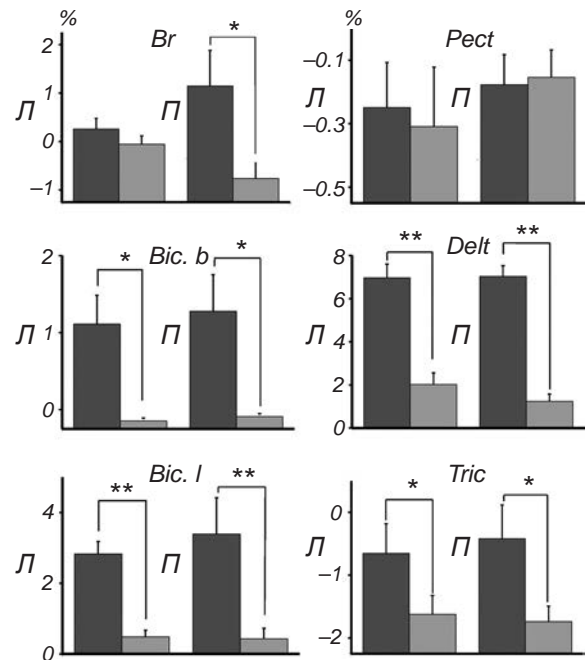


Рис. 5. Співвідношення статичних компонентів (*D1* та *D2*) ЕМГ-активності м'язів плечового пояса та плечей лівої (*L*) та правої (*P*) рук під час реалізації тест-рухів із різним спрямуванням зовнішнього навантаження та тривалістю активних фаз 1.0 с. Темні та світлі стовпчики – при дії зовнішнього навантаження «від себе» та «на себе» відповідно. Решта позначень такі ж самі, що й на рис. 4.

Співвідношення рівнів статичних компонентів ЕМГ досліджених м'язів залежно від спрямованості зовнішнього навантаження та тривалості активних фаз тест-рухів (0.4 та 2.0 с)

М'язи	Бік	Навантаження	Тривалість наростання фази руху, с	$M \pm m$	P
<i>Bic. b</i>	<i>Л</i>	1	0.4	1.48±0.5	0.008**
			2.0	0.91±0.4	0.044*
		2	0.4	-0.07±0.1	0.008**
			2.0	-0.14±0.1	0.044*
	<i>П</i>	1	0.4	1.28±0.5	0.028*
		2.0	0.98±0.3	0.008**	
<i>Bic. l</i>	<i>Л</i>	1	0.4	2.46±0.3	0.001**
			2.0	2.78±0.6	0.004**
		2	0.4	0.48±0.1	0.001**
			2.0	0.38±0.1	0.004**
	<i>П</i>	1	0.4	3.83±1.3	0.016*
		2.0	2.77±0.8	0.007**	
<i>Br</i>	<i>Л</i>	1	0.4	0.65±0.4	0.016*
			2.0	0.27±0.2	0.007**
		2	0.4	-0.02±0.4	0.17
			2.0	0.30±0.4	0.367
	<i>П</i>	1	0.4	-0.10±0.2	0.17
		2.0	-0.12±0.2	0.367	
<i>Tric</i>	<i>Л</i>	1	0.4	1.28±0.8	0.189
			2.0	0.94±0.6	0.102
		2	0.4	-0.73±0.3	0.189
			2.0	-0.70±0.3	0.102
	<i>П</i>	1	0.4	-0.84±0.5	0.006**
		2.0	-0.56±0.5	0.023*	
<i>Pect</i>	<i>Л</i>	1	0.4	-2.16±0.6	0.006**
			2.0	-1.67±0.3	0.023*
		2	0.4	-0.45±0.6	0.035*
			2.0	0.05±0.4	0.002**
	<i>П</i>	1	0.4	-1.84±0.3	0.035*
		2.0	-1.59±0.2	0.002**	
<i>Delt</i>	<i>Л</i>	1	0.4	-0.22±0.1	0.41
			2.0	-0.32±0.2	0.984
		2	0.4	-0.30±0.1	0.41
			2.0	-0.31±0.2	0.984
	<i>П</i>	1	0.4	-0.24±0.1	0.705
		2.0	-0.18±0.1	0.773	
<i>Bic. a</i>	<i>Л</i>	1	0.4	-0.29±0.1	0.705
			2.0	-0.13±0.1	0.773
		2	0.4	7.07±0.7	0.005**
			2.0	6.63±0.8	0.006**
	<i>П</i>	1	0.4	2.41±0.5	0.005**
		2.0	2.04±0.5	0.006**	
<i>Bic. c</i>	<i>Л</i>	1	0.4	7.00±0.7	0.004**
			2.0	7.02±0.8	0.002**
		2	0.4	1.88±0.8	0.004**
			2.0	1.54±0.7	0.002**
	<i>П</i>	1	0.4	7.00±0.7	0.004**
		2.0	7.02±0.8	0.002**	

П р и м і т к и. *Л* – ліва, *П* – права рука; $M \pm m$ – середнє та похибка середнього рівня нормованих ЕМГ у межах стаціонарної фази. Жирним шрифтом та зірочками позначені випадки вірогідності різниці (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$) між рівнями ЕМГ-активності м'язів у фазі утримання стаціонарного положення кінцівок. 1, 2 – спрямування навантаження «від себе» та «на себе» відповідно.

вантаження порівняно з такими під час дії згинального. Це підтверджується статистично значущими відмінностями в даних випадках ($P < 0.05$). Виняток становив рівень активності флексорів плечового суглоба (*Pect*). Статичний компонент ЕМГ *Br* у правій руці був значно більшим порівняно з таким у лівій руці при тривалостях активної фази руху 0.4 та 1.0 с. У всіх інших досліджуваних м'язах лівої і правої кінцівок рівні ЕМГ в умовах утримання стаціонарного положення були майже однаковими.

ОБГОВОРЕННЯ

Ми аналізували координацію ЦМК, адресованих м'язам плечового пояса та плечей, при реалізації простих бімануальних рухів, які виконувалися синхронно в умовах дії зовнішніх навантажень та складались із симетричних фаз рухів важелів «на себе» та «від себе», розділених фазою стаціонарної фіксації проміжного положення. Головною метою дослідження було визначити патерни усереднених ЕМГ у різних м'язах плечового пояса та плечей та порівняти активність відповідних м'язів правої та лівої рук при різних тривалостях активних фаз руху. В умовах, коли зовнішнє навантаження діяло в напрямку згинання плечових та розгинання ліктьових суглобів (тобто було спрямоване «від себе»), останні суглоби утримувалися в зігнутому рівноважному положенні силою, яку розвивали їх згиначі. В даному випадку із загальної кількості досліджуваних м'язів, що згинали ліктьові суглоби, тільки *Bic. b* та *Bic. l* демонстрували високу активність у межах фази утримання кінцівок у стаціонарному положенні. У перебігу урівноваження ліктьових суглобів у зігнутому положенні *Br* проявляли лише незначну активність або взагалі не брали участі. Відповідно до цього саме *Bic. b* та *Bic. l* синхронно знижували свою активність перед початком розгинання, що, як ми вважаємо, призводило до виходу суглобів із рівноважного положення та дозволяло зовнішньому навантаженню почати розгинати вказані суглоби. Практично одразу з початком розгинання дані м'язи збільшували свою активність; одночасно з цим збільшувалась активність *Br*. За такою ж самою схемою відбувалося згинання плечових суглобів, але процесом згинання керували розгиначі плечей (*Delt*), проти зусиль яких було спрямоване зовнішнє навантаження. Під час зміни напрямку такого навантаження від розгинального до згинального екстензія передпліч здійснювалася

за рахунок збільшення активності їх екстензорів (*Tric*), які виводили суглоби з рівноважного стану та генерували силу для протидії зовнішньому навантаженню. Згиначі активувалися дещо пізніше; це, ймовірно, підвищувало керованість суглобів. Слід відмітити, що активність *Tric* як лівої, так і правої руки була значно вищою під час дії розгинального навантаження на ліктьові суглоби. Дані м'язи в такій ситуації виступали як антагоністи і коактивувалися при згинанні, розвиваючи додаткові зусилля під час розгинання суглобів. Аналогічно, в плечових суглобах після переходу від зовнішнього навантаження, згинального щодо цих суглобів, до розгинального контроль процесу згинання переходив від м'язів-розгиначів до згиначів.

При використанні нашого експериментального підходу, в межах якого двосуглобові рухи кожної верхньої кінцівки формувалися з односуглобових компонентів, передпліччя та плечові ланки рухалися синхронно та протифазно. Це дало можливість виявити певну функціональну взаємодію м'язів, які керують різними суглобами та в анатомічному аспекті є антагоністами. У вказаному випадку мова йде про синергічну взаємодію м'язів, що згинають ліктьові (*Br, Bic. b, Bic. l*) та розгинають плечові (*Delt*) суглоби в перебігу руху важелів «на себе», та м'язів, котрі розгинають ліктьові (*Tric*) та згинають плечові (*Pect*) суглоби у межах фази «від себе».

На даний момент м'язові синергії кваліфікуються як тимчасова поєднана в часі та просторі активація певних груп м'язів [22]. В умовах виконання двосуглобових тест-рухів у наших експериментах м'язи, котрі згинають ліктьові та розгинають плечові суглоби, забезпечують рухи важелів «на себе» на початку тесту, підтримують стабільні суглобові кути в стаціонарній фазі та працюють майже у фоновому режимі протягом фази руху важелів «від себе». Інша група м'язів (*Tric* та *Pect*) знаходиться в антагоністичній взаємодії з флексорами та екстензорами ліктьових та плечових суглобів відповідно. У межах двох згаданих фаз рухів ці м'язи збільшують свою активність, протидіючи силам, генерованим згиначами ліктьових та розгиначами плечових суглобів. Відносно значна варіабельність ЕМГ-активності даних м'язів у стаціонарній фазі тест-руху, очевидно, пов'язана з їх допоміжною роллю в реалізації такого руху. Подібна функціональна взаємодія м'язів забезпечує скоординовані зміни кутів у плечових та ліктьових суглобах в умовах реалізації двосуглобових рухів кінцівок та, в свою чергу, стабілізує певні характе-

ристики центрального моторного контролю.

Протягом здійснення рухів ЦМК, що надходили до згиначів ліктьових суглобів, були гнучкішими та більш варіабельними порівняно з командами, адресованими розгиначам плечей. Про це свідчить наявність постійних статистично значущих відмінностей між рівнями компонентів *D1* та *D2* в активності *Delt* незалежно від швидкості руху та напрямку дії зовнішнього навантаження. Натомість зі збільшенням тривалості активних фаз рухів у м'язах-згиначах ліктьових суглобів спостерігалось деяке зниження їх активності, а амплітуди *D1* та *D2* були приблизно однаковими.

Раніше було встановлено, що динамічні та статичні компоненти ЦМК, які надходять до м'язів протягом згинальних рухів типу «*gamp-and-hold*», істотно залежать від феномену м'язового гістерезису [7]. Згідно з висунутим припущенням, ефекти гістерезису призводять до зменшення інтенсивності центральної еферентної активності, що допомагає фіксації довжини м'яза після скорочення [8]. Як слід підкреслити, в межах нашої експериментальної парадигми у фазі руху важелів «від себе», коли м'язи подовжуються в режимі додаткової роботи, був зареєстрований помітно відмінний патерн їх ЕМГ-активності (рис. 2).

В еферентній активності, що контролює двосуглобові рухи, можуть бути наявними певні часові інтервали, в межах яких переважають програми коактивації агоністів та антагоністів. Фази активних рухів значною мірою супроводжуються коактивацією антагоністів, тоді як підтримання стаціонарної фази пов'язане з переважним використанням «нормальної» реципрокної активації. В наших недавніх дослідженнях [6, 23] було показано, що реципрокна активація може забезпечувати значно лінійніший характер руху після зміни його напрямку та ініціювання його швидкого початку. Було також встановлено, що коактиваційні патерни можуть значно зменшувати небажані ефекти неоднозначності в системі рухового контролю, зокрема нейтралізуючи певною мірою ефекти м'язового гістерезису. Результати досліджень контролю поступальних рухів свідчать про використання випробуваними коактивації м'язів як стратегії для того, щоб стабілізувати положення в суглобах кінцівок при наявності впливів зовнішніх сил [24, 25]. Під час реалізації рухів суб'єкти також здатні створювати певний баланс коактивації м'язів для забезпечення жорсткості кінцівки в різних просторових напрямках [1] та в різних суглобах [2]. Існує

думка, що ЦНС може досить широко використовувати коактивацію м'язів як важливу стратегію для забезпечення точності виконання цілеспрямованих рухів кінцівок [3].

У деяких роботах було показано, що при створенні бімануальних ізометричних зусиль для перерозподілу генерованих сил між м'язами обох кінцівок випробуваному достатньо використовувати стратегію зворотного сенсорного зв'язку [20, 26]. Натомість в умовах, коли істотною є дія зовнішнього фактора, процес координації моторних команд стає не таким однозначним. У наших тестах, незважаючи на досить високу в цілому якість виконання тест-рухів суб'єктами, патерни ЕМГ-активності аналогічних м'язів, керуючих правою та лівою руками, могли дещо розрізнятись. Імовірно, що такі відмінності між ЦМК, адресованими м'язу під час активних фаз тест-руху, пов'язані з намаганнями випробуваними використовувати стратегію перерозподілу активності між аналогічними м'язами з метою збалансувати дію зовнішнього навантаження та нейтралізувати різницю між зусиллями, розвинутими лівою та правою руками, тим самим забезпечуючи координацію одночасних рухів обох кінцівок.

Очевидно, що тест-рухи в умовах наших експериментів є лише відносними аналогами рухів веслувальника. В реальних умовах парного веслування руків'я весел описують циклічні траєкторії в тривимірному просторі, а не рухаються лише в горизонтальній площині; в межах нашої експериментальної постановки виключені рухи тулуба та ніг. Тим не менш дослідження часової та просторової організації активності значної кількості м'язів під час синхронних бімануальних рухів може забезпечити отримання істотної додаткової інформації щодо принципів центрального контролю при керуванні такими досить складними рухами. Мабуть, певне спрощення умов реалізації даної активності на початку подібних досліджень є необхідною умовою.

Аналіз ЕМГ, відведених від досліджуваних м'язів плечового пояса та плечей при виконанні бімануальних циклічних рухів, показав, що м'язова активність координована складним чином. Це підтверджується комплексним характером ЦМК, що забезпечують контроль подібних досить складних моторних тест-феноменів. Як треба відзначити, отримані в нашій роботі результати відповідають сучасним уявленням про те, що ЦНС може керувати виконанням рухів у режимах, близьких до

ізотонії, за рахунок використання певної кількості функціональних м'язових синергій, відповідним чином пов'язаних із моторним завданням.

Дане дослідження було здійснено відповідно до положень Хельсинкської Декларації (1975). Попередня письмова інформована згода була отримана від усіх суб'єктів, які брали участь у тестах.

Автори роботи – Т. І. Абрамович, І. В. Верещака, А. М. Тальнов, А. В. Горковенко, М. Дорновський та О. І. Костюков – підтверджують відсутність будь-яких конфліктів щодо комерційних або фінансових інтересів, відношень з організаціями або особами, котрі будь-яким чином могли бути пов'язані з дослідженням, а також взаємовідносин співавторів статті.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. H. Gomi and R. Osu, "Task dependent viscoelasticity of human multijoint arm and spatial characteristic for interaction with environment," *J. Neurosci.*, **18**, 8965-8978 (1998).
2. P. L. Gribble and D. J. Ostry, "Independent coactivation of shoulder and elbow muscles," *Exp. Brain Res.*, **123**, 335-360 (1998).
3. P. L. Gribble, L. I. Mullin, and A. Mattar, "Role of contraction in arm movement accuracy," *J. Neurophysiol.*, **89**, 2396-2405 (2003).
4. A. N. Tal'nov, T. Tomiak, A. V. Maznychenko, et al., "Firing patterns of human biceps brachii motor units during isotorque ramp-and-hold movements in the elbow joint," *J. Neurophysiol.*, **46**, 212-220 (2014).
5. А. М. Тальнов, С. Г. Сіренко, О. В. Агулова, "Роль стаціонарних та динамічних компонентів моторної команди у формуванні рівноважного стану при найпростіших цілеспрямованих рухах", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **31**, № 1, 34-38 (1999).
6. А. І. Костюков, "Muscle hysteresis and movement control: a theoretical study," *Neuroscience*, **83**, 303-320 (1998).
7. А. І. Костюков and О. Е. Корчак, "Length changes of the cat soleus muscle under frequency-modulated distributed stimulation of efferents in isotony," *Neuroscience*, **82**, 943-955 (1998).
8. W. Herzog, E. J. Lee, and D. E. Rassier, "Residual force enhancement in skeletal muscle," *J. Physiol.*, **574**, 635-642 (2006).
9. A. G. Feldman, "Functional tuning of nervous system with control of movement or maintenance of a steady posture: 2. Controllable parameters of the muscle," *Biophysics*, **11**, 565-578 (1966).
10. N. Hogan, "The mechanics of multi-joint posture and movement control," *Biol. Cybern.*, **52**, 315-331 (1985).
11. A. G. Feldman and M. F. Levin, "The equilibrium-point hypothesis—past, present and future," *Adv. Exp. Med. Biol.*, **629**, 699-726 (2009).
12. A. N. Tal'nov and A. I. Kostyukov, "Hysteresis aftereffects in human single-joint voluntary movements," *Neurophysiology*, **26**, 65-71 (1994).
13. N. V. Dounskaia, C. Ketcham, and G. E. Stelmach, "Influence of biomechanical constraints on horizontal arm movements," *Motor Control*, **6**, 366-387 (2002).
14. M. L. Latash, A. S. Aruin, and M. B. Shapiro, "The relations between posture and movements: study of a simple synergy in a two-joint task," *Human Mov. Sci.*, **14**, 79-107 (1995).
15. M. L. Latash, *Synergy*. Oxford Univ. Press, New York (2008).
16. G. Torres-Oviedo and L. M. Ting, "Muscles synergies characterizing human postural responses," *J. Neurophysiol.*, **98**, 2144-2156 (2007).
17. E. J. Weiss and M. Flanders, "Muscular and postural synergies of the human hand," *J. Neurophysiol.*, **92**, 523-535 (2004).
18. S. P. Swinnen, K. Jardin, and R. Meulenbroek, "Between-limb asynchronies during bimanual coordination: effects of manual dominance and attentional cueing," *J. Neuropsychol.*, **34**, 1203-1213 (1996).
19. N. V. Dounskaia, S. P. Swinnen, C. B. Walter, et al., "Hierarchical control of different elbow-wrist coordination patterns," *Exp. Brain Res.*, **121**, C239-C254 (1998).
20. D. S. Soteropoulos and M. A. Perez, "Physiological changes underlying bilateral isometric arm voluntary contractions in healthy humans," *J. Neurophysiol.*, **105**, 1594-1602 (2011).
21. M. Gueugnon, K. Torre, D. Mottet, and F. Bonnetblanc, "Asymmetries of bilateral isometric force matching with movement intention and unilateral fatigue," *Exp. Brain Res.*, **232**, 1699-1706 (2014).
22. A. d'Avella and E. Bizzi, "Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102**, 3076-3081 (2005).
23. A. V. Gorkovenko, S. Sawczyn, N. V. Bulgakova, et al., "Muscle agonist-antagonist interactions in an experimental joint model," *Exp. Brain Res.*, **222**, 399-414 (2012).
24. S. J. De Serres and T. E. Milner, "Wrist muscle activation patterns and stiffness associated with stable and unstable mechanical loads," *Exp. Brain Res.*, **86**, 451-458 (1991).
25. T. E. Milner and C. Cloutier, "Damping of the wrist joint during voluntary movement," *Exp. Brain Res.*, **122**, 309-317 (1998).
26. S. P. Swinnen, "Intermanual coordination: from behavioral principles to neural-network interactions," *Nat. Rev. Neurosci.*, **3**, 348-359 (2002).