

ОСОБЛИВОСТІ АКТИВНОСТІ М'ЯЗИВ ЛЮДИНИ ПРИ ВИКОНАННІ ЦИКЛІЧНИХ БІМАНУАЛЬНИХ РУХІВ З РІЗНОЮ ОРГАНІЗАЦІЄЮ ЦИКЛІВ

Надійшла 20.04.15

Згідно з характеристиками ЕМГ, підданих повному випрямленню та низькочастотній фільтрації, досліджували координату центральних моторних команд, що надходять до м'язів плечового пояса та плеча під час реалізації циклічних бімануальних рухів у горизонтальній площині, близьких до таких при парному веслуванні. Тестувалося виконання трьох моторних завдань: рухи в зручному для тестованого темпі (ЗТ), рухи в максимальному темпі (МТ) та рухи зі зворотним зв'язком (ЗЗ), коли тестований мав можливість відслідковувати темп рухів і кути обертання одного з важелів установки. До важелів могли прикладатися зовнішні навантаження двох рівнів у напрямку «від себе». Встановлено, що під час виконання тесту ЗТ темп «веслування» в разі прикладання більшого навантаження був вищим, ніж у разі меншого опору. Середній рівень ЕМГ м'язів в умовах більшого рівня навантаження при виконанні тесту ЗТ був вищим, ніж при виконанні тесту ЗЗ. Рівень активації м'язів під час виконання тесту МТ не залежав істотно від рівня зовнішнього навантаження. Рівень спряження ЕМГ-активності однойменних м'язів лівої та правої рук мав тенденцію до зниження в умовах наявності зорового ЗЗ. Припускається, що в умовах дії такого зв'язку посилюється когнітивний вплив на виконання рухового завдання і сам тип руху наближується до дискретного.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: бімануальні рухи, м'язи плечового пояса та плеча, електроміографія, спряження активності м'язів та їх груп, циклічні рухи, дискретні рухи.

ВСТУП

Принципи керування рухами верхніх кінцівок людини є предметом значної частини сучасних досліджень механізмів моторного контролю. Раніше в нашій лабораторії вивчалися особливості активації м'язів однієї кінцівки при створенні ізометричного зусилля [1] та виконанні двосуглобових рухів у просторі [2]. Спираючись на попередній досвід, ми перейшли до дослідження особливостей моторного контролю в разі виконання бімануальних рухів. Результати попереднього вивчення таких рухів підтвердили, що можна диференціювати різні режими їх реалізації – дискретні та циклічні. Дискретні рухи [3] характеризуються тим, що переміщення кінцівок мають чіткі початок і кінець у часі [3]. Прикладом таких рухів є, зокрема, так звані цілеспрямовані рухи досягання, коли людина має пе-

ремістити кисть своєї руки в певну точку операційного простору [4]. Дослідженню циклічних рухів були присвячені багато робіт; вивчалися рухи однієї [5] та двох [6, 7] кінцівок, досліджувалися також ситуації з поєднанням циклічних та дискретних рухів [8]. При порівнянні згаданих рухів було зроблено висновок, що принципи моторного контролю моторних феноменів двох даних типів суттєво розрізняються [9]. З урахуванням результатів подібних досліджень намагалися створити математичні моделі рухів різних типів, реалізованих як однією [10], так і двома [11, 12] руками.

Один із важливих висновків попередніх робіт щодо організації моторного контролю бімануальних циклічних рухів полягав у тому, що найбільш стабільним режимом виконання рухів є симетричний, коли положення кінцівок у кожний момент часу є дзеркальним відображенням одне одного [13]. Такий режим забезпечується здебільшого коактивацією однойменних м'язів обох кінцівок та плечових поясів, тобто бімануальним спряженням, яке забезпечується діяльністю досить склад-

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).

них нейронних механізмів [14, 15].

У згаданих роботах рухи однієї з рук реалізувались у відслідковуючому режимі (кутові зміщення важеля візуалізувались на екрані двопроектного монітора, і тестований мав із максимальною точністю відтворювати відповідну траєкторію); тривалості фаз руху варіювались. У роботі, результати якої описані нижче, темп рухів задавався не зовнішнім сигналом, а самим суб'єктом: рухи виконувались у двох темпах – зручному для тестованого (ЗТ) та максимально можливому (МТ). Окрім того, перший із вказаних режимів реалізувався або без наявності зорової інформації про рух, що виконується, або з представленням такої інформації (надходженням візуальної інформації про кутові зміщення одного з важелів). Як ми вважали, дослідження механічних параметрів руху та електричної активності м'язів, що забезпечують переміщення ланок верхніх кінцівок у згаданих вище режимах, дозволить отримати додаткові відомості про принципи моторного контролю при реалізації бімануальних рухів, зокрема про механізми спряження активності однойменних м'язів під час виконання тестових завдань у різних умовах.

МЕТОДИКА

Учасники тестів. Дослідження проводилося на базі Академії фізичного виховання і спорту (Гданськ, Польща). Добровольці рекрутувались серед студентів і співробітників Академії. В тестах взяли участь дев'ять чоловіків віком від 19 до 39 років (24.8 ± 5.5 року) без неврологічних захворювань та вад опорно-рухового апарату. Всі добровольці були спортсменами, що спеціалізувались на академічному веслуванні; серед них було вісім правшів і один шульга.

Механічна установка. Основою механічної установки (рис. 1) був стіл, на якому були змонтовані два важелі. Вони імітували руків'я весел, і їх кінці могли обертатися навколо вертикальних осей. Кожна з осей була обладнана прецизійним реостатним гоніометром, що дозволяло вимірювати кути обертання важелів. До кожного з важелів могло прикладатися зовнішнє зусилля за рахунок розтягнення довгих гумових пасів (рис. 1). Тестований сидів на спеціальному стільці зі змінною висотою сидіння; пахви розташовувалися на висоті 10–15 см над площиною стола, а верхні кінцівки при виконанні ру-

хів знаходилися в горизонтальній площині на рівні плечей. Тулуб тестованого м'яко фіксувався до спинки стільця. Кути при положенні важелів, паралельному фронтальній площині тулуба, приймалися за нульові. Зовнішні зусилля, прикладені до важелів, були спрямовані «від себе»; отже, при рухах важелів «на себе» вони збільшувалися. Відстань між центрами обертання важелів становила 160 см, відстані від центра обертання важеля до середини долоні на руків'ї складали по 66 см, відстані від центрів обертання до точок прикладання зовнішнього зусилля (кріплення гумових пасів) – по 60 см.

Протокол тестів. Тестований мав виконати два блоки моторних завдань при різних середніх величинах зовнішнього зусилля – 32 та 64 Н у нульовому положенні важелів. У разі максимальних зміщень важелів «на себе» зусилля складали 44 та 88 Н відповідно. В першому тесті кожного блоку, а саме при рухах зі зручним темпом (ЗТ), тестований мав виконати 18–20 «гребків» у темпі, який він вважав найбільш зручним. Темп (кількість гребків за хвилину) та амплітуда рухів у першому тесті першого блоку (ЗТ з меншим навантаженням) бралися за еталон, згідно з яким вираховувалися параметри циклічних рухів у третьому тесті кожного з блоків із наявністю зворотного зв'язку (ЗЗ). У таких тестах суб'єкт мав виконати 18 рухів. Відслідковування траєкторії руху було можливим завдяки тому, що сигнал лівого гоніометра виводився на екран монітора, і тестований мав якнайточніше відтворювати траєкторію руху мітки. Таким чином, доброволець мав змогу відстежувати положення тільки лівого

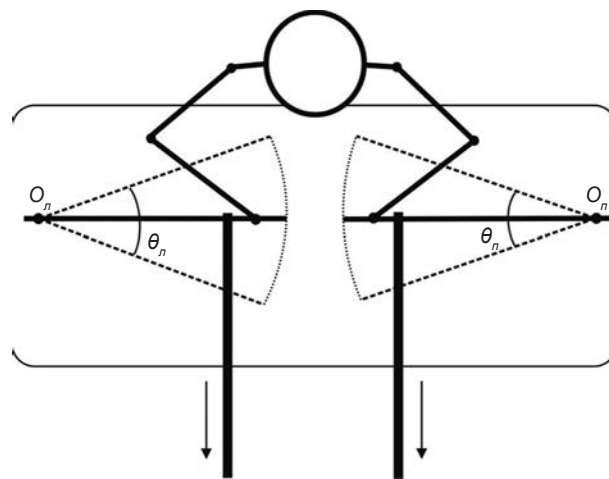


Рис. 1. Загальна схема експериментальної установки. θ_p, θ_n – робочі діапазони кутових переміщень важелів. Стрілками показано спрямування дії зовнішнього навантаження. O_p, O_n – осі обертання лівого та правого важелів відповідно.

«весла»; положення правого важеля при цьому за-
давалося виключно кінестетичним та частково зо-
ровим контролем. Відмітимо, що еталон для рухів
при більшому зовнішньому навантаженні не вира-
ховувався спеціально; в даному випадку за еталон
також приймалися параметри першого тесту пер-
шого блоку. У другому тесті кожного блоку тесто-
ваний мав виконати 18–20 «гребків» у максимально
швидкому темпі (МТ). Ще раз згадаємо, що пер-
ший та третій тести виконувалися без відстежуван-
ня траєкторії рухів лівого важеля.

Реєстрація тест-даних. Під час тестів реєстру-
вали сигнали від двох гоніометрів та відводили бі-
латерально поверхневі ЕМГ від наступних м'язів
плечового пояса і плеча: *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). Використовували парні електроди («Віорас
System EL 503», США) з міжелектродною відстан-
ню 25 мм. Перед кожним тестуванням реєстрували
ЕМГ усіх м'язів при розвитку скорочень із макси-
мальним зусиллям (maximal voluntary contraction,
MVC). Сигнали ЕМГ посилювали з використанням
16-канального підсилювача Bioamplifier («CWE»,
США) з полосою пропускання 10–50000 Гц, після
чого їх разом із сигналами гоніометрів після дис-
кретизації з частотами $2 \cdot 10^3$ та 10^3 с^{-1} відповідно
записували на зовнішні носії за допомогою систе-
ми Spike 2 («Cambridge Electronic Design», Велика
Британія).

Обробка результатів. Сигнали ЕМГ піддава-
ли двонапівперіодному випрямленню і низькочас-
тотній фільтрації через цифровий фільтр Баттер-
ворта 4-го порядку з частотою зрізу 10 Гц. Після
цього дані тесту розділяли на частини, що відпо-
відали двом послідовним «гребкам». Далі кожну
частину тесту, включаючи всі сигнали механограм
і ЕМГ, піддавали повторній дискретизації таким чи-
ном, щоб сигнали кінцевого результату мали стан-
дартну довжину 300 точок; ці точки відповідали
200 %-вому циклу повного «гребка». У такій спосіб
отримували 13–18 окремих частин. У подальшому
отримані частини одного тесту могли усереднюва-
тися для подальшого аналізу.

*Оцінка ступеня синхронізації позиційних та
ЕМГ-сигналів.* Оцінка синхронності виконання мо-
торного завдання обома руками починалась із об-
числення функції крос-кореляції між сигналами, що
відображували динаміку положення важелів, і сиг-
налами ЕМГ, відведеними від однойменних м'язів

правої і лівої рук. Вказана функція крос-кореляції
сигналів X та Y обчислювалася за формулою:

$$\rho_{xy}(m) = \frac{E\{(X_n - \mu_x) \cdot (Y_{n+m} - \mu_y)\}}{\sigma_x \cdot \sigma_y}, \quad (1)$$

де m – значення зміщення одного сигналу щодо
іншого в тих або інших точках; n – точка, в якій
обчислювалося значення сигналу; μ_x, μ_y – середні
значення сигналів X та Y ; σ_x, σ_y – стандартні (серед-
ньоквадратичні) відхилення; $E\{\cdot\}$ – процедура усере-
днення по точках n .

Приклади крос-кореляційних функцій наведе-
но на рис. 2. Рис. 2, А ілюструє результати супер-
позиції 17 пар механограм «гребків» правим (n)
і лівим (l) важелями (1) та відповідних 17 крос-
кореляційних функцій (2). На фрагментах Б цього
ж самого рисунка показані ЕМГ-активність м'язів
Delt обох рук і відповідні крос-кореляційні функ-
ції. Далі до уваги бралася крос-кореляційна функ-
ція для даних сигналів при нульовому зміщенні
 $\rho_{xy}(0)$. На рис. 2, А, 2, Б, 2 це значення відмічено
вертикальною лінією. Для статистичних оцінок за
рівень синхронності двох сигналів приймався ре-
зультат z -перетворення Фішера [16]. Така процеду-
ра виконувалася з метою перетворення коефіцієн-
та кореляції (КК), значення якого може варіювати
між -1 та 1 , у величину, котра наближено відпові-
дає стандартному розподіленню. Це добре видно із
фрагмента А, 2, де значення кореляції між сигнала-
ми механограм важелів практично дорівнюють оди-
ниці і у такому вигляді непридатні для статистич-
них обчислень.

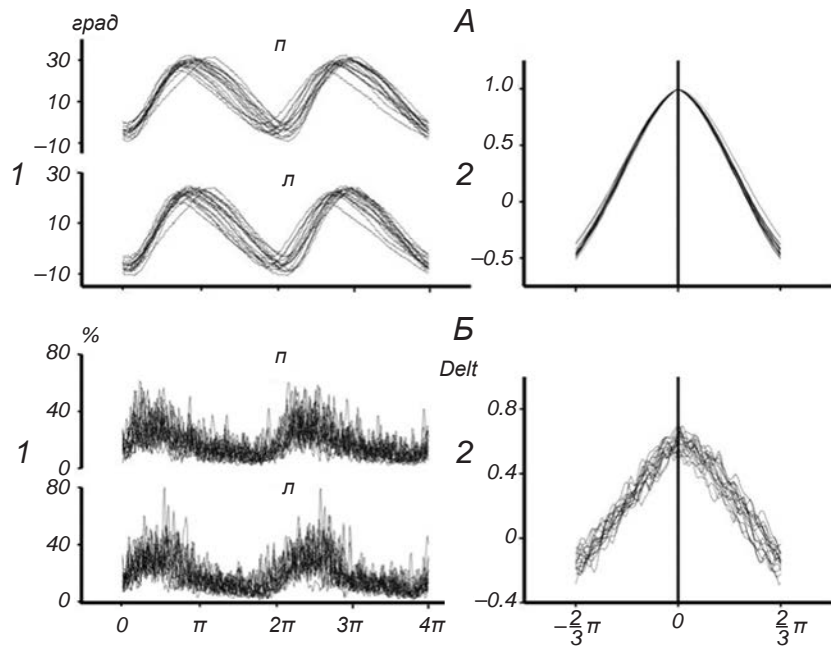
Перетворення Фішера обчислювалося за наступ-
ною формулою:

$$z_{xy} = \frac{1}{2} \cdot \ln \left(\frac{1 + \rho_{xy}(0)}{1 - \rho_{xy}(0)} \right), \quad (2)$$

де ρ_{xy} – значення КК між сигналами X та Y , обчисле-
ні за формулою 1. Для наведених вище математич-
них обчислень використовували програму «Origin-
Pro 8.5» («OriginLab Corp.», США).

Статистична обробка результатів. Для статис-
тичної оцінки результатів застосовували процедуру
багатофакторного дисперсійного аналізу з повтор-
ними вибірками (multifactor ANOVA with repeated
measurements). Як перший фактор розглядали ве-
личину зовнішнього навантаження; цей фактор мав
два рівні, що відповідали меншому і більшому на-

Рис. 2. Приклад крос-кореляційних функцій. А, 1 – суперпозиція механограм 17 подвійних «гребків» правим (п) та лівим (л) важелями; А, 2 – суперпозиція 17 відповідних крос-кореляційних функцій. Б, 1 – суперпозиція 17 записів ЕМГ *Delt* правої (п) та лівої (л) рук; Б, 2 – суперпозиція 17 крос-кореляційних функцій для ЕМГ цих м'язів. На 1 по осі абсцис – фази руху, радіани; по осі ординат – кути повороту важелів, град (А) і рівень ЕМГ, нормований щодо такого при максимальному довільному скороченні вказаних м'язів, % (Б). На 2 по осі абсцис – фазове зміщення між лівим і правим сигналами при розрахунку крос-кореляційної функції; по осі ординат – відповідні значення крос-кореляційної функції. Вертикальними лініями відмічено крос-кореляцію між двома сигналами при нульовому зміщенні сигналів.



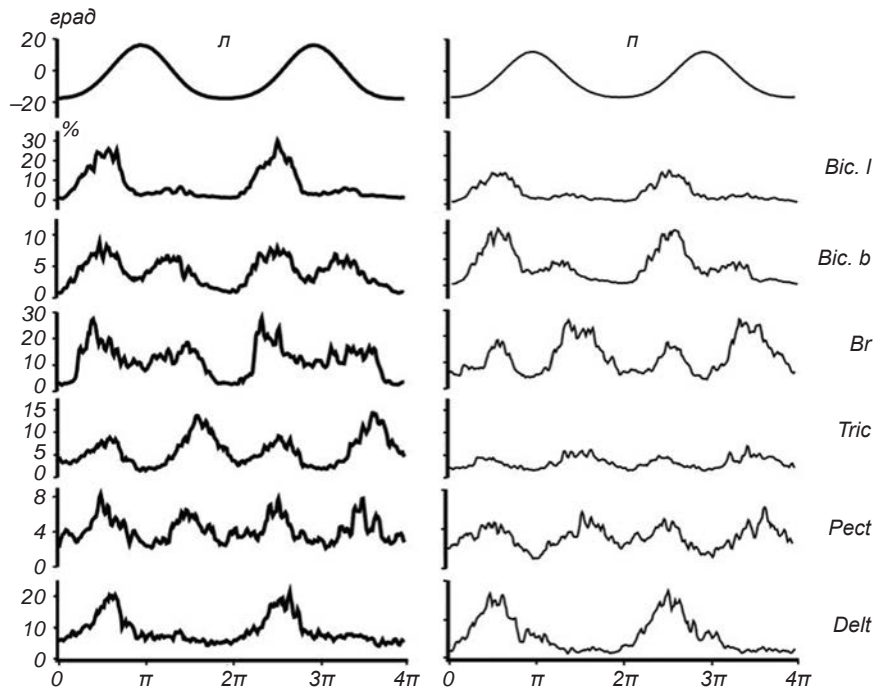
вантаженням. Другим фактором виступав тип рухового завдання з трьома варіантами – ЗТ, МТ та ЗЗ. Під час оцінювання рівня активації м'язів при виконанні рухового завдання міг додаватися ще фактор латералізації – рухи лівою або правою рукою. Всі зазначені фактори були внутрішньогруповими. За рівень, що відповідає статистичній вірогідності різниць, приймалося значення $P = 0.05$. Для проведення попарних *post-hoc*-порівнянь використовували

тест Бонферроні. Статистичні обчислення проводили із застосуванням програми «SPSS Statistics 17.0» («ІВМ», США).

РЕЗУЛЬТАТИ

На рис. 3 наведено приклад змін суглобових кутів та ЕМГ-активності різних м'язів при реаліза-

Рис. 3. Усредненні записи значень ЕМГ-активності м'язів плечового пояса та плеча під час реалізації тест-рухів лівою (л) та правою (п) руками. ЕМГ-активність відводилася від наступних м'язів: *brachioradialis* (Br), *biceps brachii caput breve* (Bic. b), *biceps brachii caput longum* (Bic. l), *triceps brachii caput longum* (Tric), *pectoralis major* (Pect), *deltoideus scapularis* (Delt). Два верхні графіки – сигнали механограм переміщень лівого та правого важелів. Решта позначень такі ж самі, що й на рис. 2.



ції тест-рухів в умовах прикладання зовнішнього навантаження «від себе». Рух важелів «на себе» здійснювався за рахунок згинання ліктьових і розгинання плечових суглобів. Оскільки зовнішнє навантаження, прикладене до важелів, мало напрямок «від себе», в перебігу цієї фази руху відбувалася активація флексорів ліктьових суглобів *Br*, *Bic.b*, *Bic.l* та екстензорів плечових суглобів *Delt*. У даному випадку коактивація антагоністів була, як правило, незначною. При русі руків'їв важелів «від себе» відбувалися розгинання ліктьових і згинання плечових суглобів. Треба відмітити, що цей етап виконання рухового завдання значною мірою реалізувався за рахунок дії зовнішнього навантаження (скорочення пасів); у даному випадку значної активації розгиначів ліктьового (*Tric*) і згиначів плечового (*Pect*) суглобів не спостерігалось. Щодо двох згаданих м'язів треба зазначити, що рівень їх активації протягом виконання рухового завдання був взагалі відносно незначним та варіабельним; тому статистичний аналіз параметрів їх ЕМГ-активності не може вважатися переконливим.

Механічні параметри виконання рухового завдання. Результати реєстрації механічних параметрів виконання рухового завдання наведені на рис. 4. На рис. 4, А представлені дані щодо тривалості одного «гребка» при виконанні різних тестів в умовах прикладання зовнішніх навантажень різних рівнів. Статистичний аналіз цього аспекта реалізації руху на основі двофакторного дисперсійного аналізу показав, що рівень зовнішнього навантаження, тип рухового завдання, а також взаємодія вказаних факторів статистично вірогідно впливали на середню величину тривалості руху ($F = 9.33$,

$P = 0.011$, $F = 93.69$, $P < 0.001$ та $F = 21.61$, $P < 0.001$ відповідно). Очевидно, що в тесті МТ тривалість одного «гребка» була значно меншою, ніж у двох інших тестах. Це підтверджувалося парними порівняннями у перебігу *post-hoc*-аналізу. Більш цікавим результатом, який також підтверджується таким аналізом, було те, що під час виконання тесту ЗТ темп рухів при прикладанні більшого зовнішнього навантаження був більшим, ніж у випадку меншого навантаження. Не дивним виглядає й те, що темп «веслування» в перебігу виконання тесту ЗЗ був приблизно рівним такому в разі виконання тесту ЗТ із меншим зовнішнім навантаженням, бо саме згідно з даними цього тесту вираховувалися параметри рухового завдання зі зворотним зв'язком.

Рис. 4, Б ілюструє результати аналізу синхронізації рухів лівого та правого важелів. Значення КК між динамікою зміни кута повороту важелів у всіх випадках були близькими до одиниці, що свідчить про досить високу синхронність виконання всіх тест-рухів в умовах нашого експерименту. Тим не менш, обчислення z-перетворення Фішера (див. Методику) виявило, що відбувається певне зниження синхронності зміщень лівого та правого важелів під час виконання тесту МТ. Згідно з результатами двофакторного дисперсійного аналізу, тільки фактор типу завдання справляв статистично істотний глобальний вплив на середнє значення величини z, яка була оцінкою синхронності рухів важелів ($F = 3.97$, $P = 0.040$). У той же час при парних порівняннях відповідних величин у перебігу *post-hoc*-аналізу відмінності не досягали рівня статистичної вірогідності.

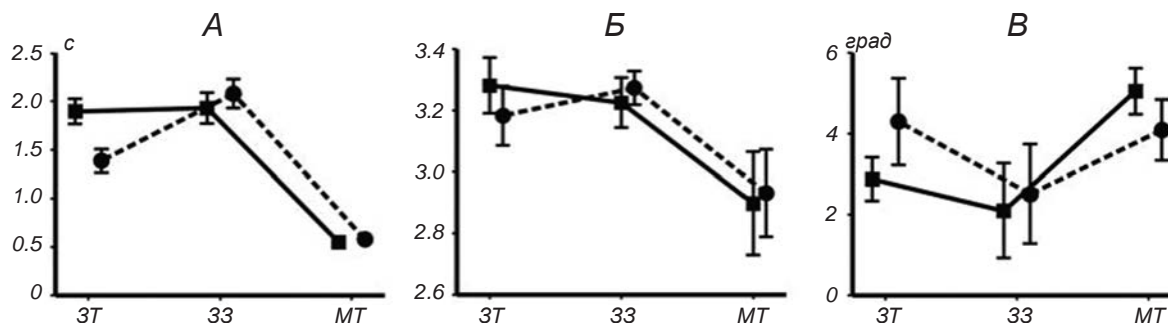


Рис. 4. Механічні параметри виконання рухових завдань.

А – тривалість одного «гребка»; Б – рівень синхронізації рухів лівого та правого важелів; В – різниця амплітуд відхилень лівого та правого важелів - «весел». По горизонталі – тип рухового завдання (ЗТ – зручний темп, ЗЗ – рухи з наявністю візуального зворотного зв'язку, МТ – максимальний темп); по вертикалі – тривалість одного «гребка», с (А), значення відповідних z-перетворень Фішера (Б) та амплітуда відхилень важелів, град (В). Вказані значення похибок середнього. На всіх графіках суцільною лінією позначені дані при менших величинах зовнішнього навантаження, пунктирною – при більших.

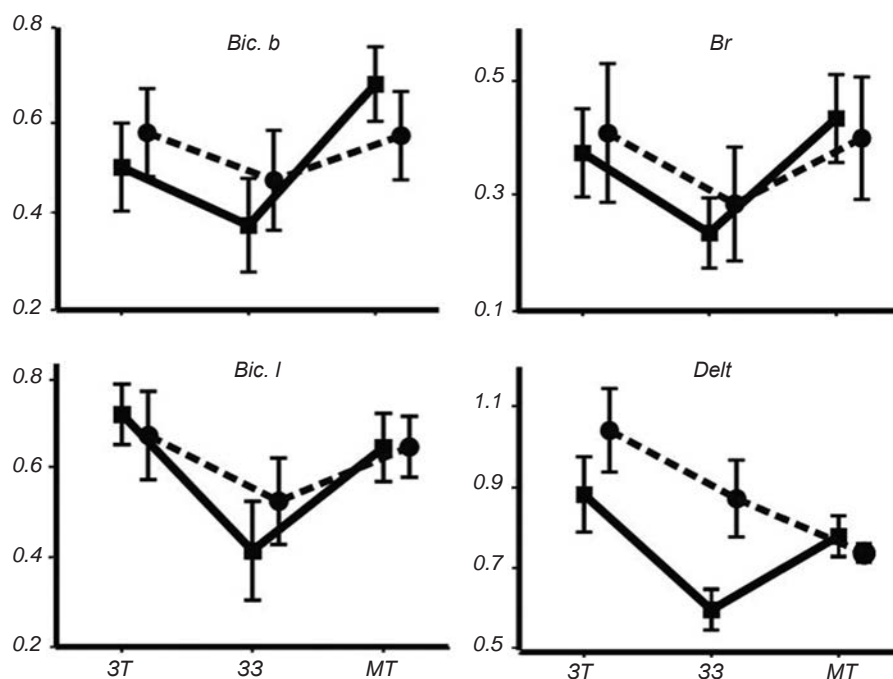
На рис. 4, В наведені результати оцінки амплітуд зміщень важелів у різних умовах проведення тестів. Оцінка впливу конкретних умов тесту на амплітуду коливань важелів робилася на основі трифакторного дисперсійного аналізу, де факторами виступали латералізація (ліва або права рука), величина навантаження (менше, більше) та тип тесту (ЗТ, ЗЗ та МТ). Така оцінка показала, що істотний вплив на середнє значення амплітуд рухів важеля здійснювали лише два фактори – латералізація та навантаження ($F = 52.90, P < 0.001$ і $F = 17.55, P < 0.001$ відповідно). На даному фрагменті показані значення різниці амплітуд рухів лівого та правого важелів при виконанні різних тестів в умовах прикладання двох різних навантажень. Із рисунка видно, що в тестах ЗТ та МТ амплітуда зміщень лівого важеля була вірогідно більшою, ніж амплітуда рухів правого важеля. Цей висновок було зроблено на основі *post-hoc*-аналізу. В той же час даний аналіз не виявив істотної відмінності амплітуд коли-

вань правого та лівого важелів у тесті ЗЗ.

Синхронність активації м'язів, задіяних у реалізацію тест-рухів. Результати оцінки синхронності роботи однойменних лівих та правих м'язів при виконанні тестів наведені на рис. 5, що вміщує графіки залежності z-перетворення Фішера для кроскореляції динаміки ЕМГ-активності м'язів під час виконання різних тестів в умовах прикладання зовнішніх навантажень двох рівнів. Докладніше про цю процедуру згадувалося в Методиці. Значення величини z наведені тільки для чотирьох м'язів – *Bic.l, Bic.b, Br* і *Delt*. Як зазначалося вище, активація *Tric* та *Pect* протягом виконання тестів була незначною, і тому аналіз синхронізації роботи цих м'язів не можна вважати валідним. Головним результатом проведення згаданого аналізу стало виявлення тенденції до певної десинхронізації роботи м'язів при виконанні тесту ЗЗ. Середній рівень ступеня синхронізації був найбільшим у м'язів *Delt*, найнижчим – у *Br*, а синхронізація активності *Bic*.

Т а б л и ц я 1. Результати двофакторного дисперсійного аналізу рівня синхронізації ЕМГ-активності м'язів

М'яз	Фактори					
	навантаження		тип тесту		навантаження × тип тесту	
	F	P	F	P	F	P
<i>Bic.l</i>	0.416	0.537	4.404	0.03	1.353	0.286
<i>Bic.b</i>	0.183	0.68	3.45	0.057	2.635	0.103
<i>Br</i>	0.036	0.855	6.348	0.013	0.423	0.665
<i>Delt</i>	6.114	0.039	4.212	0.034	7.996	0.004



Р и с. 5. Залежність рівня синхронізації ЕМГ-активності м'язів від зовнішнього навантаження та типу рухового завдання. Позначення такі ж самі, що й на рис. 4.

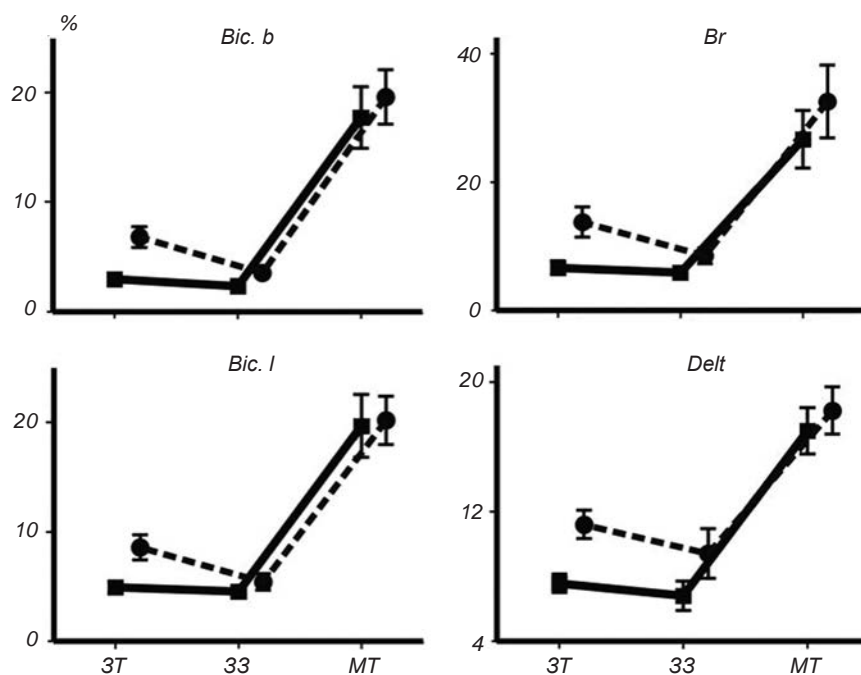
l і *Bic. b* характеризувалася проміжними значеннями. Результати двофакторного дисперсійного аналізу рівня синхронізації ЕМГ-активності м'язів наведені в табл. 1. Із цієї таблиці видно, що десинхронізація активності *Bic. b* не досягала статистично значущого рівня, хоча тенденція до цього була досить очевидною. Залежність рівня синхронізації ЕМГ-активності м'яза *Delt* істотно розрізнялася в умовах прикладання зовнішніх навантажень різного рівня. Так, при меншому рівні динаміка синхронізації роботи даного м'яза від тесту до тесту нагадувала таку для *Bic. l* і *Bic. b*. Іншими словами, рівень синхронізації під час виконання тесту ЗЗ був нижчим за такий у тестах ЗТ і МТ. У разі ж прикладання більшого зовнішнього навантаження рівень синхронізації ЕМГ-активності *Delt* в умовах виконання тесту МТ був значущо нижчим, ніж у тесті ЗЗ. Також відмітимо, що рівень навантаження не впливав істотно на рівень синхронізації ЕМГ-активності м'язів *Bic. l*, *Bic. b* та *Br*.

Рівень активації м'язів. Для оцінки середнього рівня активації м'язів *Bic. l*, *Bic. b*, *Br* та *Delt* спочатку було використано трифакторний дисперсійний аналіз, в якому бралися до уваги ті ж самі фактори, що й при оцінці амплітуди відхилень важелів, а саме латералізація (ліва або права рука), величина навантаження (менше, більше) та тип тесту (ЗТ, ЗЗ та МТ). Згідно з результатами проведеного аналізу, середній рівень ЕМГ-активності зазначених м'язів протягом виконання тестів не залежав від фактора латералізацій, тобто рівень ЕМГ однойменних правих та лівих м'язів був приблизно однаковим. З урахуванням такого результату фактор латералізації було вилучено, після чого було проведено вже двофакторний дисперсійний аналіз. Факторами в даному разі вважалися лише величина зовнішнього навантаження та тип тесту. Результати цього аналізу наведені на рис. 6 та в табл. 2.

Із даних, представлених на рис. 6, видно, що середні рівні ЕМГ усіх м'язів при виконанні тесту МТ

Т а б л и ц я 2. Результати двофакторного дисперсійного аналізу інтенсивності ЕМГ-активності м'язів

М'яз	Фактори					
	навантаження		тип тесту		навантаження × тип тесту	
	F	P	F	P	F	P
<i>Bic. l</i>	4.089	0.078	67.109	0	0.968	0.401
<i>Bic. b</i>	11.13	0.01	42.148	0	0.789	0.471
<i>Br</i>	16.051	0.007	26.502	0	3.391	0.068
<i>Delt</i>	13.648	0.006	51.886	0	1.631	0.227



Р и с. 6. Залежність інтенсивності ЕМГ-активності м'язів від зовнішнього навантаження та типу рухового завдання. Наведено нормовані магнітуди ЕМГ щодо таких при максимальному довільному скороченні вказаних м'язів. Решта позначень такі ж самі, що й на рис. 4.

були істотно вищими, ніж такі при виконанні двох інших тестів. Цей факт було підтверджено результатами *post-hoc*-аналізу у відповідних попарних порівняннях.

До певної міри несподіваним фактом виявилось те, що середні рівні ЕМГ м'язів в умовах дії більшого зовнішнього навантаження під час виконання тесту ЗТ були вищими, ніж відповідні величини в разі виконання тесту ЗЗ (рис. 6, пунктирні лінії). Цей факт був підтверджений при проведенні відповідного *post-hoc*-аналізу для м'язів *Bic. l*, *Bic. b* та *Br*. М'язи *Delt* демонстрували лише певну тенденцію: різниця величин ЕМГ в умовах тестів ЗТ і ЗЗ не досягала рівнів статистичної значущості.

Аналіз залежності ступеня активації досліджених м'язів від рівня зовнішнього навантаження дав наступні результати. Несподівано з'ясувалося, що рівень активації м'язів при виконанні тесту МТ не залежав істотно від рівня зовнішнього навантаження; відповідний *post-hoc*-аналіз у попарних порівняннях не виявив статистично значущих відмінностей. У двох інших тестах (ЗТ та ЗЗ) рівень ЕМГ згаданих м'язів був вищим у разі прикладання більшого зовнішнього навантаження, що підтверджувалось у відповідних попарних порівняннях.

ОБГОВОРЕННЯ

Особливості кінематики виконання тест-рухової програми. У використаних тестах суб'єкт мав вирішувати найпростіше рухове бімануальне циклічне завдання – реалізувати синфазні [17] дзеркально симетричні рухи із часовим спряженням і з відповідністю частот рухів лівого та правого важелів (1:1) [18, 19]. Просторове спряження при цьому забезпечувалось автоматично завдяки конструктивним обмеженням механічного пристрою. Так, кожний важіль міг обертатися лише навколо власної осі (рис. 1); таким чином, увесь комплекс тест-рухів реалізувався в умовах існування лише двох ступенів свободи. Логічно вважати, що саме цим пояснюються високий рівень крос-кореляції сигналів механограм правого та лівого важелів і практична незалежність даного показника від величини зовнішнього навантаження (рис. 4, Б). Треба зазначити, що підвищення ступеню складності бімануального циклічного завдання, як правило, призводить до помітного зменшення координованості рухів кінцівок. Зокрема, виконання рухів із співвідношенням частот циклічних рухів, що відрізня-

ється від 1:1, істотно ускладнює задачу спряження [20]. У наших умовах координація руху важелів у разі виконання МТ дещо погіршувалася. Тут варто відмітити, що в даних умовах компоненти комплексу рухів фактично ставали близькими до балістичних; природно, в цьому разі повинна була частково зменшуватися роль пропріоцептивних механізмів зворотного зв'язку. Роль згаданих сигналів у моторному контролі бімануальних рухів вже відзначалася раніше [21]. Було відмічено, що обробка пропріоцептивних сигналів при виконанні бімануальних рухів не зводиться до механічного об'єднання патернів пропріоцепції від двох рук; діяльність ЦНС у таких умовах спирається здебільшого на сигнали від домінантної руки. В нашому випадку моторне завдання могло дещо ускладнюватися через те, що сигнал зворотного зв'язку відображав положення лівої руки, не домінантної для більшості тестованих.

Також цікавим, на наш погляд, є результат оцінки різниці амплітуд зміщень лівого та правого важелів (рис. 4, В). Вища амплітуда коливань лівого важеля може пояснюватися, з одного боку, впливом зорового зворотного зв'язку (відстежували рухи саме лівого важеля), а з іншого – різницею роботи домінантної та не домінантної рук. Так, вплив зорового зворотного зв'язку було раніше продемонстровано в досліді розвитку ізометричного зусилля різними руками [22]. Відсутність відслідковування рухів обох важелів є певним недоліком представленої нами роботи.

Варто також відмітити дещо більшу частоту рухів важелів у тесті ЗТ порівняно з такими в тесті ЗЗ при прикладанні більшого зовнішнього навантаження (рис. 4, А). Такі дані узгоджуються з результатами роботи Леві-Цедек та співавт. [23]. Поки що важко визначити, чому відбувається саме така перебудова процесу моторного контролю. Єдине, що можна відмітити, – це те, що результати цитованої роботи були отримані при дослідженні циклічних рухів однією рукою; тому важко сказати, яку саме роль тут може відігравати необхідність «міжручного» спряження.

Отримані результати аналізу механограм рухів важелів перегукуються з даними роботи Дунської та співавт. [7]. У тестах з малюванням овалів обома руками автори даної публікації виявили значні відмінності динамічних і кінематичних характеристик рухів домінантної та не домінантної рук. У нашому дослідженні бімануальних циклічних рухів такої різниці не було помічено. Причиною тут може бути

та обставина, що в наших тестах рухи реалізувалися за наявності меншої кількості ступенів свободи. Наші результати показали, що крос-кореляції механограм змінюються, але важко сказати, в якій мірі динамічні і кінематичні особливості руху мають відобразитися на характеристиках ЕМГ. Очевидно, при підвищенні швидкості виконання рухового завдання симетрична координація рухів зазнає певної дестабілізації. В тесті МТ крос-кореляція механограм рухів важелів також ставала помітно менш істотною. Про погіршення «міжручної» координації зі збільшенням темпу виконання циклічних рухів повідомлялося в низці робіт [24–26].

Спряження ЕМГ-активності м'язів. Можливо, найважливішим результатом нашої роботи є виявлення тенденції до зменшення «міжручного» спряження ЕМГ-активності однойменних м'язів при виконанні тесту 33 (рис. 5).

У виконаних раніше роботах зазначалося, що дзеркально симетричний режим виконання бімануальних циклічних рухів забезпечується синхронністю активації однойменних м'язів [13]. Тим не менш, у наших тестах спостерігалася помітна десинхронізація ЕМГ-активності зазначених м'язів (*Br*, *Bic. l*, *Bic. b* – флексорів ліктьових суглобів, *Delt* – екстензорів плечових суглобів) у режимі 33. Цей факт може бути пов'язаним із тим, що при виконанні рухів в умовах зорового 33 неминучо зростає роль когнітивних механізмів у керуванні рухами. Це, можливо, наближує такий тип контролю циклічних моторних феноменів до контролю дискретних рухів [27]. Так, у роботі з моделюванням циклічних та дискретних рухів [28] зазначалося, що згадані рухи двох типів можуть генеруватися на базі однієї моделі, але при визначенні різних граничних умов. Окрім цього, була запропонована модель, у рамках якої була можливою синхронізація не тільки дискретних і циклічних рухів однієї руки, а й рухів, виконуваних двома руками [28].

При аналізі відмінностей принципів моторного контролю дискретних рухів від такого циклічних моторних феноменів треба брати до уваги, що циклічні рухи, вірогідно, є філогенетично більш давніми [29]. Їх контроль базується на активності генераторів центральних патернів (ГЦП). Основні нейронні структури, відповідальні за керування циклічними рухами кінцівок, розміщуються в спинному мозку. В згаданій вище роботі демонструвалася модель ГЦП, яка залежно від вхідних сигналів була здатна генерувати сигнали керування або дискретними, або циклічними рухами, а також поєднанням таких рухів.

Зазначимо, що наші результати також можна трактувати подібним чином. Використання одних і тих самих нейронних механізмів, які задіяні в керуванні виконанням різних рухів, може варіювати в широких межах; слід також брати до уваги, що різниця між дискретними і циклічними рухами є досить розмитою. Такий висновок дещо суперечить концепції низки дослідників моторного контролю. Як вважають ці дослідники, дискретний і циклічний рухи являють собою два принципово специфічних феномени, керування котрими базується на окремих примітивних видах організації контролю [8].

Думка про те, що десинхронізація ЕМГ-активності однойменних м'язів лівої та правої рук пов'язана з підвищенням ролі активності когнітивних механізмів, підтримується результатами, отриманими з використанням різноманітних методів томографії. Зокрема, було досліджено активність головного мозку із застосуванням магніторезонансної томографії. У дослідженні з виконанням дискретних та ритмічних згинань і розгинань зап'ясткового суглоба [9] автори дійшли висновку, що ритмічний рух може розглядатися до певної міри як підвид дискретного руху. Для ініціації останнього активуються майже ті ж самі ділянки мозку, збудження яких збільшується під час виконання ритмічних рухів.

Порівняння ЕМГ-активності м'язів при бімануальних рухах. Результати порівняння середньої інтенсивності ЕМГ-активності лівих і правих м'язів в умовах виконання циклічних рухів (рис. 6) не виявили статистично вірогідних відмінностей цих параметрів. Даний факт може зумовлюватися тим, що такі циклічні рухи відносяться до класу філогенетично давніх [9]. Реалізація подібних рухів формує певний континуум, і в них латералізація не є чітко виявленою. Можливо, також, що відсутність регулярної різниці в інтенсивності активації однойменних м'язів лівої та правої рук пов'язана з обмеженою кількістю ступенів свободи в руховому завданні. В роботах, де кількість ступенів свободи для рухів була більшою, певна різниця ЕМГ-активності м'язів правої та лівої рук у деталях виконання бімануальних рухів виявлялася [7]. Можливо, що відсутність різниць між середніми рівнями ЕМГ-активації зумовлена значною мірою саме циклічним характером моторного завдання. Для дискретних рухових завдань відмінність ЕМГ-активності м'язів домінантної та недомінантної рук спостерігалася досить чітко [30–32]. Треба також відзначити, що в наших тестах брав участь один

шульга. Слід, проте, констатувати, що якихось драматичних відмінностей в якості виконання ним використаного рухового завдання і ЕМГ-активності відповідних м'язів ми не помітили.

Можлива нейронна організація механізмів бімануального спряження. В попередніх роботах вже були зроблені певні висновки щодо нейронних механізмів організації інтермануального спряження. При цьому особливо виділялася роль додаткової моторної ділянки кори (*SMA*) та моторного поля *M1* [14, 33, 34]. В огляді де Олівейра [35] згадувалися три можливі моделі бімануальної координації: 1) гіпотеза про використання загальної генералізованої моторної програми (ГМП) з виявленням певної специфіки організації активності в корі головного мозку при виконанні саме бімануальних рухів; 2) гіпотеза перехресних впливів, у рамках якої м'язи кожної руки мають специфічні програми своєї активації в ЦНС, а взаємодія цих програм відбувається на рівні еферентних проєкцій, зокрема за допомогою взаємодії через шляхи мозолистого тіла (див. також [36]); 3) динамічні гіпотези, що розглядають можливість досить глибокої модуляції нейронної активності структур головного мозку при керуванні різними рухами. На основі наших результатів важко однозначно схилитися до якоїсь окремої гіпотези щодо того, які конкретні нейронні механізми задіяні в забезпечення бімануального спряження. Отримані дані підтверджують труднощі, з якими зустрічається модель генералізованої моторної програми. Між ЕМГ-активністю однойменних м'язів існує досить помірна кореляція, і вона змінюється залежно від специфіки рухового завдання; отже, не зовсім зрозуміло, яким чином згадана модель може врахувати умови наявності 33.

Гіпотеза перехресних впливів розрізняє два рівні останніх. Нижчий рівень реалізується на основі як іпси-, так і контралатеральних впливів з боку півкуль головного мозку на м'язи рук, а високий рівень забезпечується транскалозальними міжпівкульними зв'язками. Ця модель не може пояснити можливості високого рівня кореляції деяких параметрів рухів. У той же час не виключено, що об'єднання двох вказаних моделей все ж є принципово можливим. У такому разі використання ГМП забезпечує базисне планування руху і керування ним на вищому когнітивному рівні, а перехресні впливи вже коригують специфічні аспекти виконання рухового завдання на нижчо-

му рівні. Така об'єднана модель, можливо, здатна пояснити принаймні деякі факти, отримані в нашій роботі, а саме зниження кореляції між ЕМГ-активністю м'язів лівої та правої рук у тестах 33.

Варто також зазначити, що наші результати певним чином узгоджуються з так званою гіпотезою провідного суглоба, яка була запропонована в роботах Дунської та співавт. [37]. У відповідних тестах була виявлена тенденція до вищої інтенсивності крос-кореляції між ЕМГ-активністю двох м'язів *Delt*, ніж такої в інших м'язів. Згідно з гіпотезою «провідного суглоба», характеристики руху кінцівки задаються в основному активністю проксимальних м'язів, тоді як активність дистальних м'язів лише вносить певні корективи, необхідні для задовільного виконання моторного завдання. Симетричність рухів у наших умовах, можливо, якраз і задавалася високосиметричною координацією активності м'язів, що обертають плечові суглоби. Синхронізація активності дистальніших м'язів була меншою, причому найменші значення спостерігалися в активності *Br*.

На нашу думку, найбільш цікавим результатом нашого дослідження бімануальних циклічних рухів було те, що рівень спряження ЕМГ-активності однойменних м'язів лівої та правої рук мав тенденцію до істотного зниження в умовах наявності зорового зворотного зв'язку. Такий зв'язок давав можливість відслідковувати миттєве положення лівого важеля. В умовах існування такого зв'язку, вірогідно, посилюються когнітивні впливи на виконання рухового завдання; у перебіг рухів вводяться певні корекції, циклічність рухів дещо спотворюється, вони розпадаються на окремі компоненти, характер яких наближається до дискретного.

Експериментальні процедури проводились у відповідності до Хельсинкської декларації 1964 р. та її пізніших поправок щодо дотримання етичних норм. Усі учасники досліджень були попередньо проінформовані про зміст та процедуру експериментів і дали письмову згоду на участь у них.

Автори представленої роботи – Т. І. Абрамович, А. В. Горковенко, І. В. Верещака, А. М. Тальнов, В. С. Міщенко та О. І. Костюков – підтверджують, що у них не існує будь-яких конфліктів щодо комерційних або фінансових відносин, відносин з організаціями або особами, котрі будь-яким чином могли бути пов'язані з дослідженням, а також взаємовідносин співавторів огляду.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. A. V. Gorkovenko, O. V. Legedza, I. V. Vereschaka, et al., "Hysteresis properties of EMG activity of the shoulder belt and shoulder muscles at the development of isometric efforts by the human arm," *Neurophysiology*, **47**, No. 1, 61-70 (2015).
2. A. V. Gorkovenko, "Activation of the shoulder-belt and shoulder muscles in two-joint arm movements performed in humans with the action of opposite loadings," *Neurophysiology*, **42**, 197-205 (2010).
3. W. Wang, T. Johnson, R. L. Sainburg, and N. Dounskaia, "Interlimb differences of directional biases for stroke production," *Exp. Brain Res.*, **216**, No. 2, 263-274 (2011).
4. G. Buckingham, G. Binsted, and D. P. Carey, "Bimanual reaching across the hemispace: which hand is yoked to which?" *Brain Cogn.*, **74**, No. 3, 341-346 (2010).
5. N. Dounskaia, "Kinematic invariants during cyclical arm movements," *Biol. Cybern.*, **96**, No. 2, 147-163 (2007).
6. C. B. Walter, S. P. Swinnen, and N. V. Dounskaia, "Generation of bimanual trajectories of disparate eccentricity: levels of interference and spontaneous changes over practice," *J. Mot. Behav.*, **34**, No. 2, 183-195 (2002).
7. N. V. Dounskaia, K. G. Nogueira, S. P. Swinnen, and E. Drummond, "Limitations on coupling of bimanual movements caused by arm dominance: When the muscle homology principle fails," *J. Neurophysiol.*, **103**, No. 4, 2027-2038 (2010).
8. D. Sternad, H. Marino, S. K. Charles, et al., "Transitions between discrete and rhythmic primitives in a unimanual task," *Front. Comput. Neurosci.*, **7**, article number 90 (2013); doi:10.3389/fncom.2013.00090.
9. S. Schaal, D. Sternad, R. Osu, and M. Kawato, "Rhythmic arm movement is not discrete," *Nat. Neurosci.*, **7**, No. 10, 1136-1143 (2004).
10. S. Degallier and A. Ijspeert, "Modeling discrete and rhythmic movements through motor primitives: a review," *Biol. Cybern.*, **103**, No. 4, 319-338 (2010).
11. B. A. Kay, J. A. Kelso, E. L. Saltzman, and G. Schoener, "Space-time behavior of single and bimanual rhythmic movements: data and limit cycle model," *J. Exp. Psychol. Human Percept Perform.*, **13**, No. 2, 178-192 (1987).
12. J. A. Kelso, K. G. Holt, P. Rubin, and P. N. Kugler, "Patterns of human interlimb coordination emerge from the properties of non-linear, limit cycle oscillatory processes: theory and data," *J. Mot. Behav.*, **13**, No. 4, 226-261 (1981).
13. Y. Li, O. Levin, A. Forner-Cordero, et al., "Coordination of complex bimanual multijoint movements under increasing cycling frequencies: the prevalence of mirror-image and translational symmetry," *Acta Psychol.*, **130**, No. 3, 183-195 (2009).
14. O. Donchin, S. C. de Oliveira, and E. Vaadia, "Who tells one hand what the other is doing: the neurophysiology of bimanual movements," *Neuron*, **23**, 115-118 (1999).
15. M. Wiesendanger and D. J. Serrien, "The quest to understand bimanual coordination," *Prog. Brain Res.*, **143**, 491-505 (2004).
16. G. S. Mudholkar and S. Govind, *Fisher's Z-Transformation*, John Wiley & Sons, (2004); doi 10.1002/9781118445112.stat01534.
17. E. G. James, "Nonstationarity of stable states in rhythmic bimanual coordination," *Motor Contr.*, **18**, No. 2, 184-198 (2014).
18. J. Boyles, S. Panzer, and C. H. Shea, "Increasingly complex bimanual multi-frequency coordination patterns are equally easy to perform with on-line relative velocity feedback," *Exp. Brain Res.*, **216**, No. 4, 515-525 (2012).
19. S. P. Swinnen, "Intermanual coordination: from behavioural principles to neural-network interactions," *Nat. Rev. Neurosci.*, **3**, No. 5, 348-359 (2002).
20. D. M. Kennedy, J. B. Boyle, J. Rhee, and C. H. Shea, "Rhythmical bimanual force production: homologous and non-homologous muscles," *Exp. Brain Res.*, **233**, No. 1, 181-195 (2014).
21. J. D. Wong, E. T. Wilson, D. A. Kistemaker, and P. L. Gribble, "Bimanual proprioception: are two hands better than one?" *J. Neurophysiol.*, **111**, No. 6, 1362-1368 (2014).
22. X. Hu, M. Loncharich, and K. M. Newell, "Visual information interacts with neuromuscular factors in the coordination of bimanual isometric force," *Exp. Brain Res.*, **209**, No. 1, 129-138 (2011).
23. S. Levy-Tzedek, M. B. Tov, and A. Karniel, "Rhythmic movements are larger and faster but with the same frequency on removal of visual feedback," *J. Neurophysiol.*, **106**, No. 5, 2120-2126 (2011).
24. Y. Ya-weng Tseng, J. P. Scholz, and M. Valere, "Effects of movement frequency and joint kinetics on the joint coordination underlying bimanual circle drawing," *J. Mot. Behav.*, **38**, No. 5, 383-404 (2006).
25. Y. Li, O. Levin, A. Forner-Cordero, and S. P. Swinnen, "Effects of interlimb and intralimb constraints on bimanual shoulder-elbow and shoulder-wrist coordination patterns," *J. Neurophysiol.*, **94**, No. 3, 2139-2149 (2005).
26. Y. Li, O. Levin, A. Forner-Cordero, and S. P. Swinnen, "Interactions between interlimb and intralimb coordination during the performance of bimanual multijoint movement," *Exp. Brain Res.*, **163**, No. 4, 515-526 (2005).
27. A. Biess, M. Nagurka, and T. Flash, "Simulating discrete and rhythmic multi-joint human arm movements by optimization of nonlinear performance indices," *Biol. Cybern.*, **95**, No. 1, 31-53 (2006).
28. R. Ronsse, D. Sternad, and P. Lefevre, "A computational model for rhythmic and discrete movements in uni- and bimanual coordination," *Neural Comput.*, **21**, No. 5, 1335-1370 (2009).
29. A. de Rugy and D. Sternad, "Interaction between discrete and rhythmic movements: reaction time and phase of discrete movement initiation during oscillatory movements," *Brain Res.*, **994**, No. 2, 160-174 (2003).
30. R. L. Sainburg and S. Y. Schaefer, "Interlimb differences in control of movement extent," *J. Neurophysiol.*, **92**, No. 3, 1374-1383 (2004).
31. G. Buckingham, J. C. Main, and D. P. Carey, "Asymmetries in motor attention during a cued bimanual reaching task: left and right handers compared," *Cortex*, **47**, No. 4, 432-440 (2011).
32. L. B. Bagesteiro and R. L. Sainburg, "Handedness: dominant arm advantages in control of limb dynamics," *J. Neurophysiol.*, **88**, No. 5, 2408-2421 (2002).
33. M. R. Hinder, "Interhemispheric connectivity between distinct motor regions as a window into bimanual coordination," *J. Neurophysiol.*, **107**, No. 7, 1791-1794 (2012).
34. C. Grefkes, S. B. Eickhoff, D. A. Nowak, et al., "Dynamic intra- and interhemispheric interactions during unilateral and bilateral hand movements assessed with fMRI and DCM," *NeuroImage*, **41**, No. 4, 1382-1394 (2008).
35. S. C. de Oliveira, "The neuronal basis of bimanual

- coordination: recent neurophysiological evidence and functional models,” *Acta Psychol.*, **110**, Nos. 2/3, 139-159 (2002).
36. J. J. Buchanan and Y. U. Ryu, “Scaling movement amplitude: adaptation of timing and amplitude control in a bimanual task,” *J. Mot. Behav.*, **44**, No. 3, 135-147 (2012).
37. N. Dounskaia, J. A. Goble, and W. Wang, “The role of intrinsic factors in control of arm movement direction: implications from directional preferences,” *J. Neurophysiol.*, **105**, No. 3, 999-1010 (2011).