

ЕМГ-АКТИВНІСТЬ М'ЯЗІВ ВЕРХНЬОЇ КІНЦІВКИ ЛЮДИНИ ПІД ЧАС СТВОРЕННЯ ІЗОМЕТРИЧНИХ “ДВОСУГЛОБОВИХ” ЗУСИЛЬ

Надійшов 19.03.13.

В огляді наведені дані, отримані в результаті досліджень процесів координації центральних моторних команд (ЦМК), що надходять до м'язів руки людини у перебігу реалізації довільних “двосуглобових” ізометричних зусиль. Описана залежність формування таких моторних актів від зміни напрямку генерованого зусилля. Показані відмінності між патернами коактивації досліджених м'язів руки в умовах ізометричних скорочень. На основі отриманих даних виділені зручніші для реалізації “співпадаючі” (згинання – згинання, розгинання – розгинання в обох суглобах) та незручні “неспівпадаючі” (розгинання в плечовому – згинання в ліктьовому суглобі; згинання в плечовому – розгинання в ліктьовому суглобі) напрямки зусиль, що розвиваються. Розглянута можливість того, що коактивація флексорів та екстензорів плечового та ліктьового суглобів програмується на рівні ЦМК. Виділені переважні сектори активності окремих функціональних груп м'язів при реалізації досліджених зусиль. Виявлено, що орієнтація таких секторів у більшості випадків залежить від орієнтації вектора зусилля, а не від зміни положення кінцівки в горизонтальній площині.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: верхня кінцівка людини, “двосуглобові” ізометричні зусилля, центральні моторні команди (ЦМК), електроміограма (ЕМГ), коактивація.

ВСТУП

ЦНС хребетних організує рухи багатосегментної кінцівки таким чином, щоб зменшити для неї число ступенів свободи [1–7]. Відповідне функціональне обмеження базується на так званих синергіях, тобто подібних залученнях в активність певної низки м'язів. Це забезпечує відносну одноманітність кінцевих моторних ефектів їх активації та полегшує контроль моторних актів, оскільки істотно спрощуються програми керування, сформовані в ЦНС. У даному разі групи м'язів діють синергічно, продукуючи той чи інший рух у просторі або в умовах силової фіксації положення кінцівки (тобто в режимах, близьких до ізометрії) [8–16]. Як показали результати нещодавніх досліджень, наявність відносно широкого представництва окремих м'язів та перекриття ділянок кори, що проектується на

вказані м'язи, дає пояснення факту можливого забезпечення ідентичних моторних ефектів (наприклад, ізометричних зусиль при їх різних напрямках) скороченням або різних м'язів, або одних і тих самих м'язів, але з різною інтенсивністю [17–21].

Розуміння принципів центральної регуляції рухів у значній мірі залежить від адекватної оцінки центральних програм, за допомогою яких у перебігу реалізації того або іншого складного моторного ефекту здійснюються активація та розслаблення скелетних м'язів. Цілеспрямоване зусилля, що розвивається м'язами кінцівки в режимі, близькому до ізометрії, є зручним об'єктом для аналізу механізмів керування довільними цілеспрямованими моторними феноменами. Створення таких експериментальних умов (ізометричний режим) забезпечує істотну мінімізацію числа змінних, що бажано при кількісному аналізі моторних реакцій. У даному разі виключаються компоненти, пов'язані зі складною кінематикою переміщенням кінцівки в просторі та інерційними навантаженнями [22–25].

¹ Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України, Київ (Україна).
Ел. пошта: inna.v@biph.kiev.ua (І. В. Верещака).

Можливості аналітичного дослідження нейронних механізмів регуляції рухів у людини з розумілих причин принципово обмежені. Тому вивчення характеристик моторних команд звичайно проводять на основі результатів аналізу амплітудних та часових параметрів моторної реалізації та відповідної м'язової активності. Ці характеристики і розглядаються як кореляти характеристик згаданих моторних команд, котрі надходять до виконавчого апарата (м'язів). Вивчення довільних “двосуглобових” ізометричних зусиль, що генеруються скороченням м'язів плечового пояса та плеча (тобто м'язів, які керують рухами плеча та передпліччя), дозволяє, зокрема, встановити залежність центральних моторних команд (ЦМК), що надходять до даних м'язів, від зміни напрямку вектора створюваного зусилля (ВЗ).

АКТИВАЦІЯ М'ЯЗІВ ПЛЕЧОВОГО ПОЯСА ТА ПЛЕЧА ПРИ ГЕНЕРАЦІЇ ДОВІЛЬНИХ ІЗОМЕТРИЧНИХ ЗУСИЛЬ РІЗНОГО НАПРЯМКУ

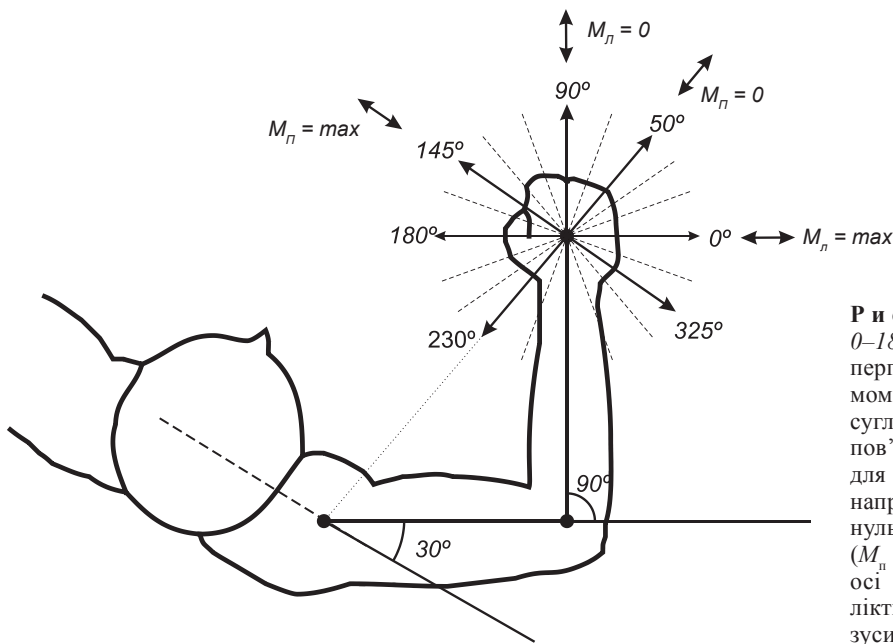
М'язи, котрі забезпечують рух багатосегментної кінцівки, як правило, функціонують певними групами. Взаємодія функціональних груп м'язів реалізується всередині таких груп (синергізм) або між групами (антагонізм). За рахунок чіткого часового та амплітудного розподілення напруження м'язів-антагоністів регулюються швидкість рухів та сила, що при цьому розвивається. Зміна характеру взаємодії окремих м'язів та їх груп є важливим фактором, впливаючим на здійснення рухів кінцівкою та її силову фіксацію, оскільки кінцівка являє собою механічну систему з великою кількістю ступенів свободи [26–34]. Суглобами з одним ступенем свободи при реалізації моторних актів протилежних напрямків керують м'язи-антагоністи. Проте існують велика кількість способів створення обертального моменту в таких суглобах або зміни траєкторії руху ланки кінцівки на основі зміни рівня коактивації м'язів. Суглобами з декількома осями обертання керують багатосуглобові м'язи, характер взаємодії яких є більш складним [35–44].

Слід взяти до уваги, що на даний час немає чіткого визначення закономірностей зміни сумарних моментів сил, створених за допомогою активної діяльності м'язів людини. Базуючись на тому положенні, що рухи повинні виконуватися завдяки добре координованому обертанню в багатьох сугло-

бах, деякі автори висунули припущення, що моноартикулярні м'язи в першу чергу визначають напрямки руху кінцівки, в той час як біартикулярні м'язи розподіляють моменти сил між суглобами [26, 45–51]. У дослідженнях цілеспрямованих зусиль, що розвиваються м'язами руки людини, досить детально проаналізовані найбільш прості (“односуглобові”) ізометричні моторні акти, зокрема згинальні зусилля, що розвиваються кистю. При цьому був проведений аналіз ефектів чергування цільових зусиль різного рівня [22, 24, 25]. У деяких роботах цілеспрямовані зусилля розглядають як цілісний відносно просто організований моторний акт, у перебігу реалізації якого використовуються подібні або ідентичні програми [52, 53]. У дослідженнях складніших “двосуглобових” ізометричних зусиль, створених скороченням м'язів плечового пояса та плеча, ми проаналізували залежність характеристик ЦМК, що надходять у даних умовах до вказаних м'язів, від зміни напрямку вектора зусилля. Як кореляти ЦМК, адресованої тому чи іншому м'язу, ми розглядали патерни випрямленої та інтегрованої (підданій низькочастотній фільтрації) ЕМГ, відведеної від зазначеного м'яза в перебігу реалізації відповідного довільного моторного акта (в нашому випадку – ізометричного зусилля). При цьому положення кінцівки було стандартизованим та незмінним (зовнішні кути 30 град у плечовому суглобі та 90 град у ліктьовому суглобі; рис. 1).

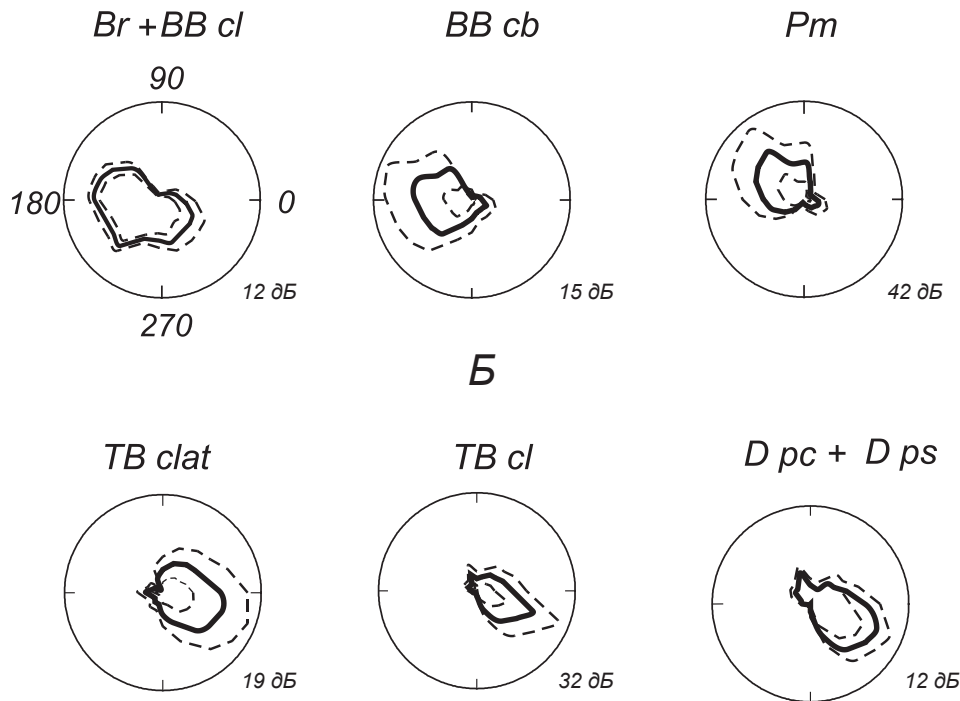
Реєстрація ЕМГ. За допомогою поверхневих електродів («Віорас System EL 503», США) відводили ЕМГ-сигнали від восьми м'язів руки: *m. brachioradialis* (*Br*, флексор ліктьового суглоба), *m. biceps brachii, caput breve* (*BB cb*, двосуглобовий флексор), *m. biceps brachii, caput longum* (*BB cl*, флексор ліктьового суглоба), *m. triceps brachii, caput laterale* (*TB clat*, екстензор ліктьового суглоба), *m. triceps brachii, caput longum* (*TB cl*, двосуглобовий екстензор), *m. pectoralis major* (*Pm*, флексор плечового суглоба), *m. deltoideus, pars clavicularis* (*D pc*, екстензор плечового суглоба), *m. deltoideus, pars scapularis* (*D ps*, екстензор того ж самого суглоба).

Були визначені переважні сектори активності, в межах яких зусилля формувалося внаслідок переважної активації окремих груп м'язів (рис. 2, А, Б). Орієнтація таких секторів максимальної ЕМГ-активності для м'язів-згиначів співпадала з орієнтацією генерованого зусилля в напрямку згинання передпліччя (сектор 100–215 град). Така ж сама тенденція спостерігалась і в групі розгиначів



Р и с. 1. Схема проведення експерименту [23].
 0–180° – напрямок вектора зусилля (ВЗ) щодо перпендикуляра до осі передпліччя; максимальний момент сили при спробах зміни кута в ліктьовому суглобі ($M_n = \max$); 145–325° – напрямки, що пов'язані з максимальним моментом сили для плечового суглоба ($M_n = \max$); 50–230° – напрямок ВЗ по лінії кисть–плечовий суглоб; нульовий момент сили для плечового суглоба ($M_n = 0$); напрямок 90° відповідає орієнтації осі передпліччя; нульовий момент сили для ліктьового суглоба ($M_n = 0$). Стационарний рівень зусилля 40 Н.

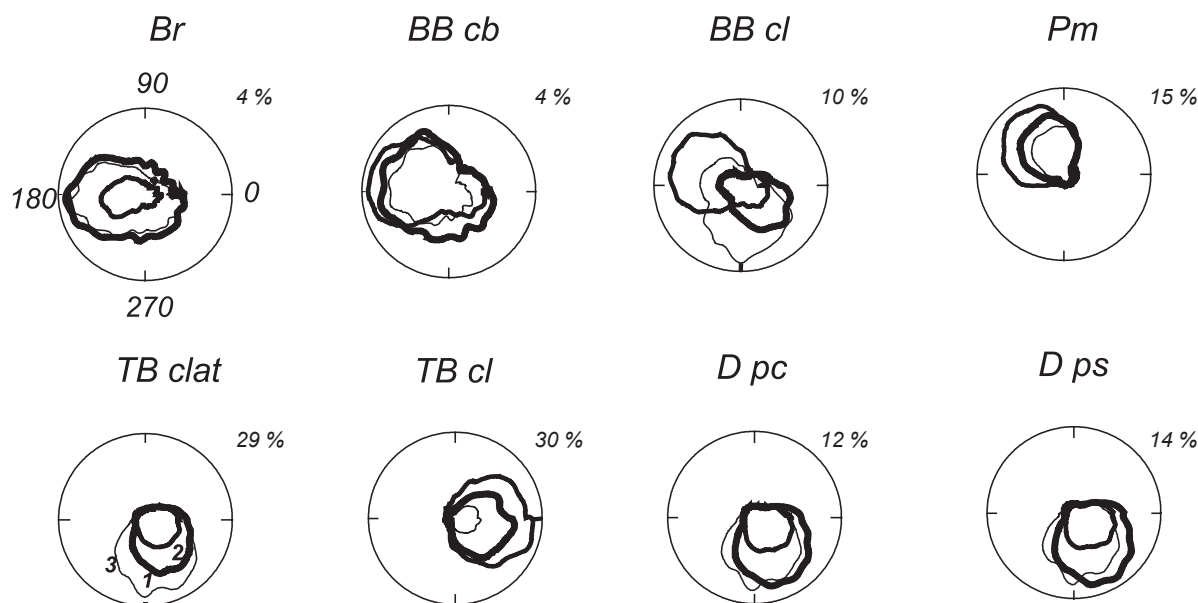
А



Б

Р и с. 2. Секторні діаграми рівня активності окремих функціональних груп м'язів плечового пояса та плеча залежно від напрямку генерованого зусилля [23].

А – згиначі ліктьового суглоба (*Br*; *BB cl*), біартикулярні згиначі (*BB cb*) і згиначі плеча (*Pm*); *Б* – розгиначі ліктьового суглоба (*TB clat*), біартикулярні розгиначі (*TB cl*) і розгиначі плеча (*D ps*, *D ps*). Пунктиром позначені межі стандартного відхилення усереднених значень логарифмічного коефіцієнта приросту інтенсивності ЕМГ. Калібровка (дБ) відноситься до радіусів окружностей на секторних діаграмах.



Р и с. 3. Секторні діаграми зміни рівня активності м'язів плечового пояса та плеча залежно від орієнтації зусилля при різних положеннях руки в операційному просторі горизонтальної площини [87].
Зображено зміни рівня ЕМГ-активності м'язів при різних значеннях кута в плечовому та ліктьовому суглобах відповідно: 1 – 30 і 90, 2 – 70 і 45, 3 – -20 і 120°. Праворуч над діаграмою вказано, яку частину зовнішнього кола діаграми складає рівень ЕМГ-активності м'язів, нормований щодо розвинутого випробуванім максимального зусилля.

(сектор 290–45 град). Значно складніше виглядала ситуація з орієнтаціями зусиль, які забезпечувалися протилежною спрямованістю можливих рухів у суглобах, тобто згинанням у ліктьовому та розгинанням у плечовому суглобі (сектор 230–270 град), та навпаки – розгинанням у ліктьовому та згинанням у плечовому суглобі (сектор 50–90 град). У таких секторах спрямованості результуючого зусилля, що розвивається м'язами плечового пояса та плеча, була необхідна координована активація м'язів-антагоністів, які належать до різних суглобів. При цьому скорочення м'язів-згиначів, які діють на один суглоб, супроводжувалось активацією розгиначів іншого. Було висунуто припущення, що в результаті специфіки розташування векторів дії сили м'язів і більших значень кутів між векторами (згинання в плечовому – розгинання в ліктьовому суглобі, та навпаки) їх геометричної сумачії було недостатньо для розвитку необхідної силової дії.

Згідно з існуючою думкою, в статичних умовах (створення ізометричних зусиль) контроль силової відповіді в значній мірі залежить від тоничної коактивації м'язів-антагоністів та функціонування аферентного зворотного зв'язку (на відміну від режи-

му здійснення просторових рухів, коли жорсткість кінцівки зумовлена в основному фазною активністю певних м'язів) [54–59]. Результати нашого дослідження підтверджують подібні уявлення. При цьому були виявлені деякі відмінності в коактиваційних патернах м'язів плечового пояса та плеча. Рівень коактивації флексорних м'язів був значно вищим, ніж у м'язів-екстензорів. На користь таких відмінностей свідчить більш вибіркового характер секторів активності екстензорних м'язів порівняно з таким у флексорів. У даному випадку згиначі плечового та ліктьового суглобів у разі створення розгинальних зусиль могли демонструвати одночасну активацію (коактивуватися). Згинач ліктьового суглоба (*BB cl*) збільшував свою активність при генерації зусиль у більшості напрямків, у тому числі й таких, коли зусилля було орієнтовано в напрямку розгинання. Ймовірно, це зумовлено тим, що даний м'яз не тільки виконує функцію згинача передпліччя, але й стабілізує голівку плечової кістки, притискаючи її своїм сухожиллям до суглобової поверхні лопатки [60–64]. Активна участь *Br* у генерації “двосуглобових” ізометричних зусиль, у тому числі й зусиль, орієнтованих уздовж осі пе-

редпліччя (нульовий момент сили для ліктьового суглоба), є результатом поліфункціональності даного м'яза та його участі як у згинанні передпліччя, так і в пронації останнього та стабілізації кута в ліктьовому суглобі [65, 66].

Однією з можливих причин наявності різниці між патернами активності м'язів-згиначів та розгиначів плечового та ліктьового суглобів є залежність організації ЦМК, що адресовані цим м'язам, від біомеханічних параметрів – напрямку ВЗ, кутів у суглобах, довжини сегментів руки, персональних анатомічних особливостей м'язів випробуваного, особливостей кріплення досліджуваних м'язів до кісток скелета [67, 68]. Такі особливості активації м'язів в умовах ізометрії, очевидно, визначають не тільки значні специфіку та варіабельність генерації заданого зусилля, але й аналогічні аспекти здійснення певної силової протидії (для створення достатньої механічної жорсткості системи тулуб–плече–передпліччя).

ЗАЛЕЖНІСТЬ МОТОРНИХ КОМАНД ВІД ЗМІНИ НАПРЯМКУ ЗУСИЛЛЯ ТА ПОЛОЖЕННЯ РУКИ В ГОРИЗОНТАЛЬНОМУ ПРОСТОРИ

У перебігу вивчення організації довільних моторних актів було сформульовано головне питання щодо їх контролю: як ЦНС із великої кількості варіантів вибирає саме той, який необхідний для здійснення конкретного моторного акту [1, 69, 70]. Як можна припустити, у випадках, коли з'являється проблема моторного “надлишку”, ЦНС вибирає певну моторну програму, котра відповідає принципу оптимізації. Існує точка зору, що численність ступенів свободи не корелює в повній мірі з численністю проблем моторного контролю. Проте сукупність таких факторів слугує базою для складної системи, котра дозволяє ЦНС забезпечувати цілком стабільну поведінку в умовах дії багатьох зовнішніх сил, особливо при необхідності виконувати декілька моторних завдань одночасно [71]. Такий метод, що використовує ЦНС, отримав назву „принцип чисельності”. Це перетворює явно “надлишкові” системи елементів керування моторними актами в менш численні моторні синергії, які забезпечують співставлення багатьох діючих зовнішніх факторів, а це в свою чергу стабілізує певні характеристики поведінки.

При розгляді стратегії виконання моторних зав-

дань деякі автори виділили низку аспектів стереотипної моторної координації активності м'язів. Це реципрокна активація односуглобового м'яза-антагоніста, синергічність активації м'язів-агоністів, зміни амплітуди активності двосуглобових м'язів залежно від обертового моменту в суглобі, коактивація односуглобового м'яза з його двосуглобовим антагоністом (наприклад, односуглобового розгинача колінного суглоба людини та двосуглобового флексора коліна) при здійсненні певних моторних актів, гальмування активації односуглобового м'яза у тих випадках, коли його двосуглобовий синергіст виявляє досить високий рівень своєї активності (гальмування активації односуглобового екстензора гомілковостопного суглоба *m. soleus* при активації двосуглобового розгинача – *m. gastrocnemius* – у котів) [72–76]. Було також встановлено, що певний внесок у регуляцію м'язового скорочення вносить відповідна зворотна аферентація [77–81].

Синергії можуть бути змінені залежно від завдань, що виконуються: однакові синергії можуть використовуватися для реалізації різних моторних актів, і навпаки, – для генерації певного моторного акту в один і той самий час використовуються різні системи синергій. Наприклад, синергічна відповідність моментів сил, які створюються м'язами окремих пальців, забезпечує створення загальної сили, що прикладається до об'єкта [3, 8, 11, 12, 14, 82–86]. Зокрема, для більш повного розуміння феноменології та механізмів синергічної взаємодії м'язів плечового пояса та плеча було досліджено залежності характеристик моторних команд, що надходять до цих м'язів в ізометричному режимі, від зміни напрямку зусилля та положення руки в горизонтальному просторі [87].

Виявилося, що незалежно від зміни положення кінцівки в горизонтальній площині просторова спрямованість переважних секторів активності для кожного м'яза майже не змінювалася. Виняток становила зміна просторової організації активності *BB cl* в умовах, коли кут у плечовому суглобі складав 70, а у ліктьовому – 45 град (рис. 3). Отримані дані свідчать про те, що генерація зусилля, орієнтованого в напрямку згинання в ліктьовому та плечовому суглобах, забезпечувалася в основному завдяки активації м'язів-згиначів ліктьового суглоба (*Br*; *BB cl*), двосуглобового флексора (*BB cb*) та згиначів плеча (*Pm*), тоді як активність антагоністичних екстензорних м'язів (*TB cl*, *TB clat*, *D pc*, *D ps*) була в цих випадках незначною. Дещо складніше вигля-

дала активність м'язів під час створення двосуглобових розгинальних зусиль. На тлі значної активації екстензорів ліктьового (*TB clat*, двосуглобового *TB cl*) та плечового (*D pc* та *D ps*) суглобів спостерігалася деяка коактивація флексорних м'язів. Такі дані щодо просторової організації активності м'язів плечового пояса і плеча та особливостей їх коактивації залежно від зміни точки прикладання сили в операційному просторі підтверджуються результатами, які були отримані при дослідженні ізометричних зусиль із різною швидкістю їх генерації [23, 88]. Відносно стереотипний патерн активації досліджуваних м'язів під час зміни умов реалізації зусиль вказує на те, що центральна програма в такому разі підлягає деякій модифікації в напрямку скорочення та спрощення. Це може свідчити про певну стереотипність стратегій керування ЦНС цілеспрямованими моторними актами в умовах відповідних тестів. Даний факт також підтверджує гіпотезу про те, що при виконанні різних моторних актів можуть бути використані однакові системи м'язових синергій. Це сприяє істотній оптимізації та спрощенню організації контролю певного моторного акту [3, 77, 84, 89–93]. Отримані результати щодо синергічної взаємодії різних м'язів плечового пояса та плеча при генерації ізометричних “двосуглобових” зусиль узгоджуються з даними, які були отримані в експериментах на мавпах. Результати згаданих досліджень свідчать про те, що нейрони, залучені в контроль довільних скорочень окремих м'язів кінцівки, розподілені на поверхні моторної кори досить широко; отже, одні й ті ж самі м'язи можуть активуватися від різних кортикальних ділянок. Крім того, як показано, терміналі кортико-спінальних аксонів дивергують до багатьох спінальних мотонейронів, аксони яких в свою чергу можуть іннервувати не один м'яз, а більше [54].

Відмінності в координації активності згинача ліктьового суглоба (*BB cl*) порівняно з такою активності розгиначів (*TB clat* і *TB cl*) можуть бути пов'язані насамперед із деякими біомеханічними аспектами – особливостями їх кріплення до кісток передпліччя [21, 26]. Плече прикладання сили, що розвивається м'язами плеча, збільшується по мірі згинання в ліктьовому суглобі, а потім зменшується. Таким чином, залежність між моментом сили та кутом у суглобі є істотно нелінійною (дзвоноподібною). Спосіб кріплення основного розгинача ліктьового суглоба (*TB clat*) принципово відрізняється. Плече прикладання сили, яка створюється *TB clat*, при зміні кута в згаданому суглобі істотно не змі-

нюється, що зумовлюється відмінним від зазначеного вище способом кріплення сухожилля цього м'яза до кісток передпліччя [41–43]. Отже, можна припустити, що завдяки біомеханічним особливостям управління екстензорами відрізняється певною специфікою порівняно з координацією активності м'язів-згиначів.

Ще однією помітною властивістю розгинальних зусиль порівняно зі згинальними було те, що під час їх реалізації активація екстензорів майже завжди супроводжувалася деякою коактивацією флексорів. Такі відмінності в патернах коактивації м'язів плечового пояса та плеча також були виявлені при дослідженні просторових рухів в умовах ізотонії [26, 94]. Можна припустити, що причини таких відмінностей в управлінні флексорними та екстензорними м'язами у ссавців, що здійснюють опору на субстрат двома парами кінцівок, пов'язані зі здійсненням антигравітаційної функції екстензорами та відсутністю такої функції у флексорів. Очевидно, що вказана функція у розгинальних м'язів верхньої кінцівки людини у зв'язку з переходом від квадрупедальної локомоції до біпедальної в основному втрачена, а певну антигравітаційну функцію у м'язах верхньої кінцівки натомість виконують якраз м'язи-згиначі. Проте цілком можливо, що атавістичні елементи асиметричного принципу управління антагоністичними групами м'язів верхньої кінцівки могли зберегтися на рівні програмування, незважаючи на корінну зміну функцій цих груп. Як можна припустити, така функціональна особливість флексорних м'язів руки є причиною відмінностей ЦМК (постійна тонічна активація флексорів порівняно з такою екстензорів), що надходять до м'язів плечового пояса та плеча, у разі необхідності забезпечити стаціонарне положення кінцівки у просторі, розвиваючи при цьому відповідні зусилля.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. N. A. Bernstein, *The Co-ordination and Regulation of Movements*, Pergamon Press, Oxford (1967).
2. D. Landin, J. Myers, and M. Thompson, “The role of the biceps brachii in shoulder elevation,” *J. Electromyogr. Kinesiol.*, **18**, 270-275 (2008).
3. M. L. Latash, J. P. Scholz, and G. Schoner, “Motor control strategy revealed in the structure of motor variability,” *Exerc. Sport Sci. Rev.*, **30**, 26-31 (2006).
4. V. Martin, J. P. Scholz, and G. Schoner, “Redundancy, selfmotion, and motor control,” *Neural Comput.*, **21**, No. 5,

- 371-414 (2009).
5. B. I. Prilutsky and V. M. Zatsiorsky, "Optimization-based models of muscle coordination," *Exerc. Sport Sci. Rev.*, **30**, 32-38 (2002).
 6. B. Vereijken, R. E. A. van Ennerick, H. T. A. Whiting, and K. M. Newell, "Free(z)ing degrees of freedom in skill acquisition," *J. Mot. Behav.*, **24**, 133-142 (1992).
 7. G. J. Van Ingen Schenau, G. J. Boots, P. J. Groot, and G. Snackers, "The constrained control of force and position in multijoint movements," *Neuroscience*, **46**, 197-207 (1992).
 8. M. Berniker, A. Jarc, E. Bizzi, and M. C. Tresch, "Simplified and effective motor control based on muscles synergies to exploit musculoskeletal dynamics," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 7601-7606 (2009).
 9. V. C. Cheung, A. d'Avella, M. C. Tresch, and E. Bizzi, "Central and sensory contributions to the activation and organization of muscle synergies during natural motor behaviors," *J. Neurosci.*, **25**, 6419-6434 (2005).
 10. A. d'Avella, P. Saltiel, and E. Bizzi, "Combination of muscle synergies in the construction of a neural motor behavior," *Nat. Neurosci.*, **6**, 300-308 (2003).
 11. J. Dul, M. A. Townsend, R. Shiavi, and G. E. Johnson, "Muscular synergism I. On criteria for load sharing between synergistic muscles," *J. Biomech.*, **17**, 663-673 (1984).
 12. J. Dul, G. E. Johnson, R. Shiavi, and M. A. Townsend, "Muscular synergism II. A minimum-fatigue criterion for load sharing between synergistic muscles," *J. Biomech.*, **17**, 675-684 (1984).
 13. J. C. Jamison and G. E. Caldwell, "Muscles synergies and isometric torque production: influence of supination and pronation level on elbow flexion," *J. Neurophysiol.*, **70**, No. 3, 947-960 (1993).
 14. M. L. Latash, *Synergy*, Oxford Univ. Press, New York (2008).
 15. T. C. Pataky, M. L. Latash, and V. M. Zatsiorsky, "Prehension synergies during nonvertical grasping. II. Modeling and optimization," *Biol. Cybern.*, **91**, 231-242 (2004).
 16. F. Zajac, "Muscle and tendon: properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control," *CRC Crit. Rev. Eng.*, **17**, 359-415 (1989).
 17. A. G. Feldman, "Referent configuration of the body: a global factor in the control of multiple skeletal muscles," *Exp. Brain Res.*, **155**, 579 (2004).
 18. E. J. Nijhof and D. A. Gabriel, "Maximum isometric arm forces in the horizontal plane," *J. Biomech.*, **39**, 708-716 (2006).
 19. M. C. Park, A. Belhai-Saif, and P. D. Cheney, "Properties of primary motor cortex output to forelimb muscles in resus macaques," *J. Neurosci.*, **21**, 2968-2984 (2004).
 20. L. E. Sergio, C. Hamel-Paquit, and J. F. Kalashka, "Motor cortex neural correlates of output kinematics and kinetics during isometric force and arm reaching tasks," *J. Neurophysiol.*, **94**, 2354-2778 (2005).
 21. N. Stonge and A. G. Feldman, "Referent configuration of the body: a global factor in the control of multiple skeletal muscles," *Exp. Brain Res.*, **155**, 291-300 (2004).
 22. Д. А. Василенко, Б. Я. Пятигорский, А. Э. Иванов, Д. Д. Василенко, "Целенаправленные усилия, развиваемые запястьем человека: циклические компоненты в моторной команде", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **1**, № 6, 455-462 (1993).
 23. И. В. Верещака, А. В. Горковенко, В. И. Хоревин и др., "Особенности активации мышц плечевого пояса и плеча при "двухсуставном" создании предплечьем изометрических усилий различного направления", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **42**, № 4, 324-336 (2010).
 24. В. Я. Пятигорский, А. Э. Иванов, "Изометрические усилия, развиваемые запястьем руки человека: силовые траектории при наличии и отсутствии визуальной цели", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **23**, № 1, 24-34 (1991).
 25. В. Я. Пятигорский, Д. А. Василенко, А. Э. Иванов, "Целенаправленные усилия, развиваемые запястьем человека: силовые траектории в условиях повторения и случайного чередования различных уровней усилия", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **1**, № 5, 389-399 (1993).
 26. А. И. Костюков, А. Н. Тальнов, С. Г. Сиренко, "Управление экстензорами локтя человека при осуществлении медленных целенаправленных разгибательных движений предплечья", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **33**, № 1, 60-69 (2001).
 27. А. Н. Тальнов, С. Г. Сиренко, В. Л. Черкасский, "Координация динамических фаз ЭМГ-активности сгибателей локтевого сустава человека при осуществлении точностных следящих движений", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **30**, № 3, 212-225 (1998).
 28. H. Cruse, M. Bruwer, and J. Dean, "Control of three-and four-joint arm movement: strategies for a manipulation with redundant degrees of freedom," *J. Mot. Behav.*, **25**, 131-139 (1993).
 29. G. L. Gottlieb, M. L. Latash, and D. M. Corcos, "Organizing principles for single joint movements. 5. Agonist-antagonist interacting," *J. Neurophysiol.*, **67**, 1417-1427 (1992).
 30. W. Herzog, "Force sharing among synergistic muscles: theoretical consideration and experimental approaches," in: *Exercise and Sport Science Reviews*, J. O. Holloszy (ed.), Williams and Wilkins, Baltimore (1996), pp. 173-202.
 31. A. L. Hoff, "The force resulting from the activation of mono- and biarticular muscles in a limb," *J. Biomech.*, **34**, 1058-1089 (1994).
 32. 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).
 33. D. F. McKillop and M. A. Geeves, "Regulation of the interaction between actin and myosin subfragments: evidence for three states of the thin filaments," *J. Biophys.*, **65**, No. 2, 693-701 (1993).
 34. M. Theeuwen, C. Gielen, and B. M. Bolhuis, "Estimating the contribution of muscles to joint torque based on motor unit data," *J. Biomech.*, **29**, 881-889 (1996).
 35. N. V. Dounskaia, "The internal model and leading joint hypothesis: implication for control of multi-joint movements," *Exp. Brain Res.*, **166**, 1-16 (2005).
 36. N. V. Dounskaia, "Control of human limb movements: the leading joint hypothesis and its practical applications," *Exerc. Sport Sci. Rev.*, **38**, 201-208 (2010).
 37. R. E. Hughes, M. E. Johnson, S. W. O'Driscoll, and K. N. Ann, "Normative values of agonist-antagonist shoulder strength ratios of adult ages 20 to 78 years," *Arch. Phys. Med. Rehabil.*, **80**, 1324-1326 (1999).
 38. G. M. Karst, "Direction dependent strategy for control of multi-joint arm movements," in: *Multiple Muscle System*, M. Jack (ed.), Springer-Verlag, New York (1990), pp. 268-281.
 39. G. M. Karst and Z. Hasan, "Timing and magnitude of electromyographic activity for two-joint arm movements in different directions," *J. Neurophysiol.*, **66**, 1594-1604 (1991).
 40. A. D. Kuo, "A mechanical analysis of force distribution

- between redundant, multiple degree-of-freedom actuators in the human: implication for the central nervous system," *Human Mov. Sci.*, **13**, 681-663 (1994).
41. B. I. Prilutsky, L. N. Petrova, and L. M. Latash, "Comparison of mechanical energy expenditure of joint moments and muscle forces during human locomotion," *J. Biomech.*, **29**, 405-415 (1996).
 42. B. I. Prilutsky, "Coordination of two- and one-joint muscles: functional consequences and implications for motor control," *Mot. Control*, **4**, 1-44 (2000).
 43. G. Schappacher-Tilp, P. Binding, T. Braverman, and W. Herzog, "Velocity dependent cost function for the prediction of force sharing among synergistic muscles in a one degree of freedom model," *J. Biomech.*, **42**, 657-660 (2009).
 44. D. A. Shin, J. Kim, and J. Koike "Myokinetic arm model for estimating joint torque and stiffness from EMG signals during maintaining posture," *J. Neurophysiol.*, **101**, 387-401 (2009).
 45. B. M. Bolhuis and C. Gielen, "The relative activation of elbow muscles in isometric flexion and flexion/extension movements," *J. Biomech.*, **30**, 803-811 (1997).
 46. B. M. Bolhuis, A. M. Gielen, and G. J. Ingen Schenau, "Activation patterns in mono- and biarticular arm muscles as a function of force and movement direction of the wrist in humans," *J. Physiol.*, **508**, 313-324 (1998).
 47. B. M. Bolhuis and C. Gielen, "A comparison of models explaining muscles activation patterns for isometric contraction," *Biol. Cybern.*, **81**, 249-261 (1999).
 48. W. L. Hsu, J. P. Scholz, J. J. Jeka, and T. Kiemel, "Control and estimation of posture during quiet stance depends on multi-joint coordination," *J. Neurophysiol.*, **97**, 3024-3035 (2007).
 49. G. J. Van Ingen Schenau, G. J. Dorssers, and T. G. Welter, "The control of mono-articular muscles in multi-joint leg extensions in man," *J. Physiol.*, **484**, 247-254 (1995).
 50. G. J. Van Ingen Schenau and M. F. Bobbert, "The global design of the hindlimb in quadrupeds," *Acta Anat.*, **146**, 103-108 (1993).
 51. W. A. Weijs and T. Sugimura, "Motor coordination in a multi-muscles system as revealed by principle components analysis of electromyographic variation," *Exp. Brain Res.*, **127**, 233-243 (1999).
 52. C. Chez and J. Gordon, "Trajectory control in targeted force impulses. I. Role of opposing muscles," *Exp. Brain Res.*, **67**, No. 2, 225-240 (1987).
 53. J. Gordon and C. Chez, "Trajectory control in targeted force impulses. II. Pulse height control," *Exp. Brain Res.*, **67**, 241-252 (1987).
 54. T. Krakauer and C. Chez, "Voluntary movement," in: *Principles of Neural Science*, T. R. Kandel, J. H. Schwartz, et al. (eds.) McGraw Hill, New York (2004), pp. 756-781.
 55. G. E. Loeb, "Motor unit and muscle action," in: *Principles of Neural Science*, E. R. Kandel, J. H. Schwartz, and T. M. Jessel (eds.), McGraw Hill, New York (2000), pp. 675-694.
 56. A. Prochaska, D. Gillard, and D. J. Bennett, "Positive feedback control of muscle," *J. Neurophysiol.*, **77**, 3326-3336 (1997).
 57. D. Rancourt and N. Hogan, "Stability in force-production tasks," *J. Mot. Behav.*, **33**, No. 2, 193-204 (2001).
 58. E. Todorov, "Optimality principles in sensorimotor control," *Nat. Neurosci.*, **7**, 907-915 (2004).
 59. T. Tsuji, P. G. Morasso, K. Goto, and K. Ito, "Human hand impedance characteristics during maintained posture," *Biol. Cybern.*, **72**, 475-485 (1995).
 60. A. M. Tax, J. J. Gon, A. M. Gielen, and M. Kleyne, "Differences in central control of m. biceps brachii in movement test and force task," *Exp. Brain Res.*, **79**, 138-142 (1990).
 61. G. Sakurai and J. Ozaki, "Electromyographic analysis of shoulder joint function of the biceps brachii muscles during isometric contraction," *Clin. Orthop. Relat. Res.*, **353**, 123-131 (1998).
 62. W. M. Murray, T. S. Buchanan, and S. L. Delp, "The isometric functional capacity of muscles that cross the elbow," *J. Biomech.*, **33**, 943-952 (2000).
 63. A. S. Levy and B. T. Kelly, "Function of the long head of the biceps of the shoulder: electromyographic analysis," *J. Should. Elbow Surg.*, **10**, No. 3, 250-255 (2001).
 64. T. Yanagava, C. J. Coodwing, and K. B. Shelburn, "Contribution of the individual muscles of the shoulder to the glenohumeral joint stability during abduction," *J. Biomech.*, **130**, No. 2, 21-24 (2008).
 65. T. S. Buchanan, G. P. Rovai, and W. Z. Rymer, "Strategies for muscle activation during isometric torque generation at the human elbow," *J. Neurophysiol.*, **62**, 1201-1212 (1989).
 66. M. R. Bolound and T. Spigelman "The function of brachioradialis," *J. Hand. Surg.*, **33**, No. 10, 1853-1859 (2008).
 67. A. В. Горковенко, А. Н. Тальнов, В. В. Корнеев, А. И. Костюков, "Особенности активации мышц плеча и плечевого пояса человека при выполнении произвольных двухсуставных движений руки", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **41**, № 1, 48-56 (2009).
 68. R. Osu and H. Gomi, "Multijoint muscle regulation mechanisms examined by measured human arm stiffness and EMG signals," *J. Neurophysiol.*, **81**, 1458-1468 (1999).
 69. M. L. Latash, *Control of Human Movement*, Human Kinetics, Urbana (Illinois) (1993).
 70. D. A. Rosebaum, S. E. Engelbrecht, M. M. Busje, and L. D. Loucopoulos, "Knowledge mode for selecting and producing reaching movements," *J. Mot. Behav.*, **25**, 217-227 (1993).
 71. G. S. Gera, S. M. S. F. Freitas, M. L. Latash, et al., "Motor abundance contributes to resolving multiple kinematic tasks constraints," *Mot. Control*, **14**, 83-115 (2010).
 72. W. Herzog, T. R. Leonard, and A. C. S. Guimares, "Forces in gastrocnemius, soleus, and plantaris tendons of the freely moving cat," *J. Biomech.*, **26**, 945-953 (1993).
 73. D. R. Humphrey and D. J. Reed, "Separate cortical system for control of joint movement and joint stiffness: reciprocal activation and coactivation of antagonists muscles," *Adv. Neurol.*, **39**, 347-372 (1983).
 74. N. Krouchev, J. F. Kalaska, and T. Drew, "Sequential activation of muscle synergies during locomotion in the intact cat as revealed by cluster analysis and direct decomposition," *J. Neurophysiol.*, **96**, 1991-2010 (2006).
 75. J. E. Misiaszek and K. J. Person, "Adaptive changes in locomotor activity following botulinum toxin injection in ankle extensor muscles of cats," *J. Neurophysiol.*, **87**, 229-239 (2002).
 76. J. L. Smith, P. Carlson-Kuhta, and T. V. Trank, "Forms of forward quadrupedal locomotion III. A comparison of posture, hindlimb kinematics, and motor patterns for downslope and level walking," *J. Neurophysiol.*, **79**, 1702-1716 (1998).
 77. B. I. Prilutsky and R. J. Gregor, "Strategy of coordination of two- and one-joint leg muscles in controlling an external force," *Mot. Control*, **1**, 91-115 (1997).
 78. S. R. Goodman and M. L. Latash, "Feedforward control of a redundant motor system," *Biol. Cybern.*, **95**, 271-280 (2006).
 79. S. H. Scott, "Optimal feedback control and the neural basis of motor control," *Nat. Rev. Neurosci.*, **5**, 532-546 (2004).

80. E. Todorov and M. I. Jordan, "Optimal feedback control as a theory of motor coordination," *Nat. Neurosci.*, **5**, 1226-1235 (2002).
81. E. Todorov, "Optimality principles in sensorimotor control," *Nat. Neurosci.*, **7**, 907-915 (2004).
82. V. Krishnamoorthy, J. P. Scholtz, and M. L. Latash, "The use of flexible arm muscles synergies to perform an isometric stabilization task," *Clin. Neurophysiol.*, **118**, No. 3, 525-537 (2007).
83. H. Olafsdottir, N. Yoshida, V. M. Zatsiorsky, and M. L. Latash, "Anticipatory covariation of finger forces during self-paced and reaction time force production," *Neurosci. Lett.*, **381**, 92-96 (2005).
84. K. Salonikidis, I. G. Armiridis, and N. Oxyzoglou, "Force variability during isometric wrist flexion in highly skilled individuals," *Eur. J. Appl. Physiol.*, **107**, 715-722 (2009).
85. G. Torres-Oviedo and L. M. Ting, "Muscles synergies characterizing human postural responses," *J. Neurophysiol.*, **98**, 2144-2156 (2007).
86. E. J. Weiss and M. Flanders, "Muscular and postural synergies of the human hand," *J. Neurophysiol.*, **92**, 523-535 (2004).
87. И. В. Верещака, А. В. Горковенко, "Центральная активация мышц руки человека при создании предплечьем изометрического усилия: зависимость от положения точки приложения силы в операционном пространстве", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **43**, № 3, 281-283 (2009).
88. И. В. Верещака, "Активация мышц плечевого пояса и плеча человека при различных скоростях развития предплечьем "двухсуставных" изометрических усилий", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **42**, № 6, 500-509 (2010).
89. B. I. Prilutsky, A. N. Klishko, B. Farrell, et al., "Movement coordination in skilled tasks: insights from optimization," in: *Advances in Neuromuscular Physiology of Motor Skills and Muscle Fatigue*, M. Shinohara (ed.), Res. Singpost, Kerala (2009), pp.139-171.
90. M. Haruno and D. M. Wolpert, "Optimal control of redundant muscles in step tracing wrist movements," *J. Neurophysiol.*, **94**, 4244-4255 (2005).
91. F. Lacquaniti, "Automatic control of limb movement and posture," *Current Neurobiol.*, **2**, 807-814 (1992).
92. G. F. Koshland and Z. Hasan, "Selection of muscles for initiation of planar three-joint arm movements with different final orientations of the hand," *Exp. Brain Res.*, **98**, 157-162 (1994).
93. K. E. Hagbarth, E. J. Kunesch, H. Nordin, et al., "Gamma loop contribution to maximal voluntary contraction in man," *J. Physiol.*, **380**, 575-591 (1986).
94. А. И. Костюков, *Динамические свойства двигательной системы млекопитающих*, ФАДА лтд, Киев (2007).