

АКТИВАЦІЯ М'ЯЗИВ ПЛЕЧОВОГО ПОЯСА ТА ПЛЕЧА ЛЮДИНИ В ПЕРЕБІГУ ДВОСУГЛОБОВИХ РУХІВ РУКИ, ЩО ВИКОНУЮТЬСЯ ПРИ ДІЇ ЗОВНІШНІХ НАВАНТАЖЕНЬ ПРОТИЛЕЖНИХ НАПРЯМІВ

Надійшла 17.03.10

У досліджах на чотирьох добровольцях досліджувалася координація центральних рухових команд (ЦРК), що керували повільними двосуглобовими рухами руки в горизонтальній площині. Як кореляти інтенсивності таких команд розглядалися поточні амплітуди ЕМГ, відведених від шести м'язів плечового пояса і плеча й підданих повному випрямленню та низькочастотній фільтрації. Зокрема, досліджували залежність координації ЦРК від напрямку зовнішньої сили, яка прикладалася до дистальної частини передпліччя. Як виявилось, координація ЦРК істотно залежить від напрямку сили, що згинає ліктьовий суглоб. Згідно з результатами дослідження, ЕМГ певних м'язів у разі виконання двосуглобового руху може бути представлена як лінійна комбінація ЕМГ, зареєстрованих у перебігу послідовних односуглобових рухів в умовах пересування референтної точки кисті в ту ж саму точку операційного простору, що й при двосуглобовому русі. Отримані дані можуть вважатися підтвердженням принципу суперпозиції елементарних ЦРК під час виконання складних рухів кінцівок.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: двосуглобовий рух руки, ліктьовий суглоб, плечовий суглоб, м'язи плечового пояса та плеча, суперпозиція центральних моторних команд.

ВСТУП

Як відомо, у людини м'язи плеча *m. biceps brachii*, *caput breve* та *triceps brachii*, *caput longum*, котрі забезпечують відповідно згинання та розгинання передпліччя, беруть також участь у рухах у плечовому суглобі. Таким чином, ці м'язи є біартикулярними, тобто такими, які можуть забезпечити рухи в двох суглобах одночасно [1–3]. Дана обставина робить дослідження механізмів координації рухових команд щодо двосуглобових рухів значно складнішим, ніж аналогічні дослідження односуглобових рухів, особливо в тих випадках, коли один із суглобів кінцівки згинається, а інший – розгинається. Важливо відмітити, що координація рухових команд, отриманих згаданими вище м'язами, здебільшого вивчалася при виконанні швидких балістичних рухів або в умовах створення статичних ізометричних зусиль [4, 5]. Очевидно, що в разі керування швидкими рухами у моторних командах мають враховуватися впливи інерційних сил та моментів сил, виниклих між сег-

ментами кінцівки внаслідок їх прискореного руху. У наших експериментах досліджувалися відносно повільні рухи руки, під час яких інерційні сили та моменти сил були значно меншими, ніж створені зовнішніми навантаженнями (див. нижче).

Згідно з даними нашої попередньої роботи, незалежно від комбінації елементарних повільних рухів у ліктьовому та плечовому суглобах (обидва суглоби згинаються, обидва розгинаються або один згинається, а інший розгинається) центральні рухові команди (ЦРК), які надходять до м'язів руки в умовах виконання двосуглобових рухів, у першому наближенні можуть розглядатись як результат суперпозиції команд при виконанні відповідних елементарних односуглобових рухів. Часовий перебіг таких ЦРК був майже незмінним, проте їх амплітуда могла змінюватися на тлі відносної сталості форми. Було висловлено припущення, що конфігурація ЦРК у значній мірі зумовлена базовими механічними показниками руху, такими, наприклад, як поточне значення суглобового кута та кутова швидкість руху ланки кінцівки. Очевидно також, що рухові команди залежать від комбінації зовнішніх сил, діючих на кінцівку. Якщо механічні параметри руху й навантаження ланки кінцівки не

¹ Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України, Київ (Україна).
Ел. пошта: gork@biph.kiev.ua (А. В. Горковенко).

змінюються, ЦРК до м'язів, забезпечуючих рух у суглобі, залишаються сталими, причому в багатьох випадках така ситуація не залежить від складності руху кінцівки [6]. У нашій роботі ми намагалися перевірити викладену гіпотезу в умовах зміни напрямку зовнішнього навантаження на одну із ланок верхньої кінцівки.

МЕТОДИКА

Контингент. В експериментах брали участь чотири чоловіки віком від 30 до 60 років, котрі не мали неврологічних захворювань та вад опорно-рухового апарату. Всі учасники тестів були правшами.

Експериментальна установка. Учасники здійснювали рухи правою рукою в горизонтальній площині (рис. 1, А). Для реєстрації поточних координат референтної точки (РТ) кисті тестований мав переміщувати рукоятку маніпулятора, котра могла вільно рухатися вздовж рейки легкої металевої

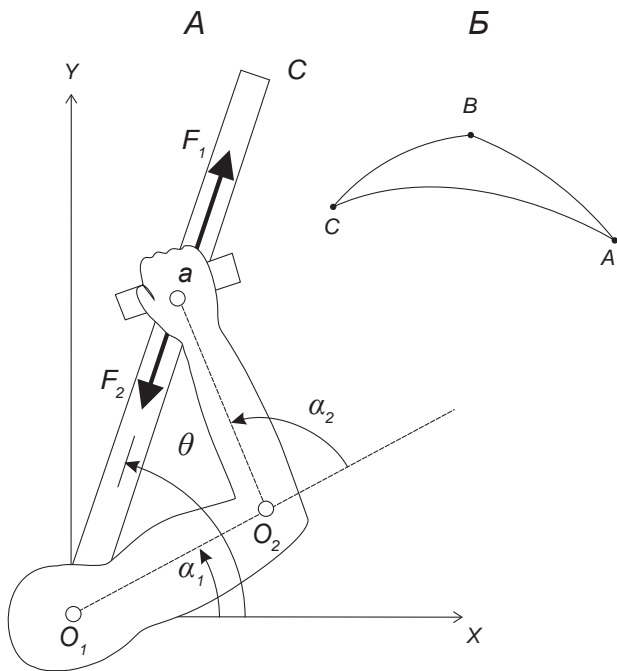


Рис. 1. Схема установки та приклади траєкторій.

А – схема установки; X , Y – фронтальна й сагітальна площини відповідно; O_1 , O_2 – центри обертання плечового та ліктьового суглобів відповідно; a – референтна точка кисті; C – консоль; F_1 , F_2 – розгинальна та згинальна сили відповідно; α_1 , α_2 – плечовий та ліктьовий кути відповідно; θ – кут обертання консолі. Б – траєкторії переміщення референтної точки: відтинки AB відтворюється обертанням тільки у плечовому, BC – тільки у ліктьовому суглобі, AC – сумісним обертанням в обох суглобах.

консолі. Остання, у свою чергу, могла вільно обертатися навколо вертикальної осі, що була максимально близькою до осі обертання плечового суглоба. Кінець консолі був підвішений за допомогою троса з кріпленням над віссю її обертання; переміщення консолі при довільних поворотах не виходило з горизонтальної площини. Лікоть тестованого був підвішений за допомогою лямки та троса до стелі, також з кріпленням над віссю обертання консолі. Обидва підвіси забезпечували перебування РТ кисті та обох суглобів (ліктьового та плечового) в одній горизонтальній площині. За допомогою системи тросів, валів та гумових пасів до РТ могли прикладатися зовнішні зусилля, що були спрямовані вздовж рейки консолі. Під час експерименту використовувалися два протилежних напрямки цих зовнішніх зусиль. Так, у першому випадку зусилля спрямовувалося від плечового суглоба вздовж рейки консолі, що призводило до розгинання ліктьового суглоба, а в другому таке зусилля було спрямоване до плечового суглоба, тобто це зусилля згинало ліктьовий суглоб. Величина зовнішніх зусиль змінювалася від 6.5 до 10 Н; навантаження збільшувалося з наближенням рукоятки до плечового суглоба при дії розгинальної сили і, навпаки, зменшувалося при впливі згинальної сили.

Координати РТ з використанням системи тросиків, валиків, прецизійних потенціометрів та підсилювачів перетворювалися в електричні сигнали, що вводилися до двох комп'ютерів із застосуванням пристроїв вводу PCI 6071E та PCI 6024E ("National Instruments", США).

Траєкторія руху РТ у горизонтальній площині задавалася за допомогою мітки-курсора на екрані монітора одного з комп'ютерів. Цю траєкторію тестований мав відстежувати, переміщуючи другий („свій”) курсор. Координати останнього на екрані монітора відповідали реальним поточним координатам РТ. У другий комп'ютер вводили ЕМГ-сигнали (див. нижче) та координати РТ; відповідні сигнали записувалися в окремі файли для подальшої обробки *off-line*. Більш детальний опис методики експериментів можна знайти в нашій попередній роботі [7].

Реєстрація ЕМГ. Як кореляти інтенсивності ЦРК розглядалися поточні амплітуди ЕМГ, відведених від шести м'язів плечового пояса та плеча: *m. brachioradialis* (*Brad*), *m. biceps brachii cap. breve* (*BBcb*), *mm. triceps brachii cap. laterale et longum* (*TBclt*, *TBclg*), *m. pectoralis major* (*Pm*) та *m. deltoideus pars scapularis* (*Dps*) із застосуванням поверхневих

ЕМГ-електродів Biopac System EL503 (для тривалого відведення). Використовували шість каналів підсилення зі смугою пропускання 0.1–1000 Гц.

Обробка результатів. Кожна траєкторія рухів руки відтворювалася тестованим 10–12 разів; кожна окрема спроба записувалась у вигляді окремого файлу. У режимі *off-line* за допомогою спеціальної програми сигнали ЕМГ піддавали двонапівперіодному випрямленню та фільтрації з використанням цифрового фільтра Баттерворта четвертого порядку з частотою зрізу 10 Гц. Така ж сама фільтрація виконувалась і щодо сигналів координат РТ. Окремо з цих сигналів та антропометричних даних тестованого вираховували точні значення суглобових кутів. Оброблені дані записувалися в окремі файли, після чого всі сигнали усереднювали по 10–12 повтореннях ідентичних тестових рухів.

Траєкторії рухів. У перебігу тестування учасник мав здійснювати рухи між трьома точками операційного простору (рис. 1, Б) із заданими значеннями кутової швидкості обертання в ліктьовому та плечовому суглобах. Координати цих точок були розраховані таким чином, щоб суглобові кути в них дорівнювали певним величинам. Так, значення ліктьового та плечового кутів у точці А становили відповідно 55 та 10, у точці В – 55 та 40, а в точці С – 100 та 40 град. В експериментах відтворювалися траєкторії руху чотирьох різновидів – АВС, АС, СВА та СА. Під час реалізації траєкторії АВС відбувалися послідовні згинання плечового та ліктьового суглобів за умов збереження в перебігу кожного руху суглобового кута в іншому суглобі постійним. Траєкторія СВА складалась із послідовних розгинань ліктьового та плечового суглобів при незмінних позиціях в іншому суглобі. Траєкторії АС та СА відтворювалися одночасним згинанням та розгинанням обох суглобів відповідно. Пересування РТ від однієї до іншої точки операційного простору мало здійснюватися впродовж 3 с. Траєкторії АВС та СВА вважалися такими, що відповідають односуглобовим рухам, тоді як траєкторії АС та СА – двосуглобовим.

Розрахунок суперпозиції центральних команд. Для перевірки гіпотези про принцип суперпозиції центральних команд було використано метод лінійної декомпозиції сигналів ЕМГ, що були записані при рухах по різних траєкторіях РТ. Так, оброблена ЕМГ-активність м'язів (оЕМГ) у разі двосуглобових траєкторій розглядалась як сума відповідних оЕМГ під час окремих етапів – односуглобових траєкторій.

$$EMG_{AC} = a \cdot EMG_{AB} + b \cdot EMG_{BC} + c,$$

$$EMG_{CA} = a \cdot EMG_{CB} + b \cdot EMG_{BA} + c.$$

У наведених вище формулах індекси при параметрах ЕМГ означають типи відповідних траєкторій, вказаних вище. Коефіцієнти *a*, *b* та *c* розраховувалися за методом лінійної регресії з використанням спеціальної програми пакета MATHCAD. За рівень вірогідності приймалися значення $P < 0.001$.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

На рис. 1, А показана схема дії зовнішніх навантажень на елементи кінцівки в даних експериментах. У наших дослідах швидкість рухів була невеликою і складала 15 та 10 град/с для передпліччя та плеча відповідно, тому внеском інерційних сил та їх моментів відносно осей обертання суглобів O_1 та O_2 порівняно із зовнішніми навантаженнями F_1 або F_2 та їхніми моментами можна було нехтувати. З урахуванням зазначених обставин ми розглядали дану систему як таку, що знаходиться в квазістатичній рівновазі (завдяки рівновазі між зовнішнім навантаженням і силами м'язової напруги). При цьому зовнішнє навантаження завжди було направлено вздовж консолі установки і, таким чином, було центральним відносно центру обертання плеча O_1 . Оскільки моменти центральних сил відносно центру даних сил завжди дорівнюють нулю, моменти зовнішнього навантаження F_1 та F_2 відносно осі обертання в плечовому суглобі були нульовими. У той же час моменти зовнішнього навантаження F_1 та F_2 відносно центру обертання в ліктьовому суглобі O_2 за абсолютною величиною завжди були більше нуля, оскільки зовнішнє навантаження не було спрямоване вздовж передпліччя. Для досягнення статичної рівноваги моменти зовнішніх сил F_1 та F_2 відносно центру обертання в ліктьовому суглобі O_2 повинні бути врівноважені моментами сил, які створювалися за рахунок переважаючої активації м'язів-згиначів та розгиначів ліктьового та плечового суглобів відповідно.

Згідно з даними, отриманими раніше [6], ми припускали, що в умовах дії зовнішнього навантаження F_1 , розгинаючого ліктьовий суглоб, вихід з рівноваги та переміщення ланок кінцівки на нову позицію будуть здійснюватись як при згинанні, так і при розгинанні ліктьового суглоба здебільшого за рахунок переважної зміни рівня активності згиначів ліктьового суглоба. І навпаки, під час дії наванта-

ження F_2 у напрямку згинання контроль обертання в ліктьовому суглобі буде реалізовуватися розгиначами цього суглоба (розгиначами передпліччя). Результати проведених тестів підтвердили дане припущення. У першій серії експериментів тестований мав перемістити РТ із зовнішньої ділянки операційного простору (точки А) у внутрішню ділянку (точку С). Це переміщення можна було виконати двома способами. У першому випадку (рис. 2, 1, 2) переміщення відбувалося по траєкторії АВС за рахунок двох послідовних односуглобових рухів, у другому (3, 4) – по траєкторії АС за рахунок одно-

часного згинання плечового та ліктьового суглобів (тобто двосуглобового руху). Описані переміщення РТ кисті руки здійснювалися при дії на передпліччя зовнішнього навантаження F_1 , яке розгинало ліктьовий суглоб (1, 3), та дії навантаження F_2 , яке згинало цей суглоб (2, 4). В умовах дії розгинального навантаження на стаціонарних ділянках ЕМГ, які відповідали рівноважному положенню РТ кисті руки в початковій точці траєкторії А, спостерігалось підвищення активності згиначів ліктьового суглоба *Brad* та *Bbcb*. При дії згинального навантаження підвищувався рівень активності розгиначів *Tbclt* і

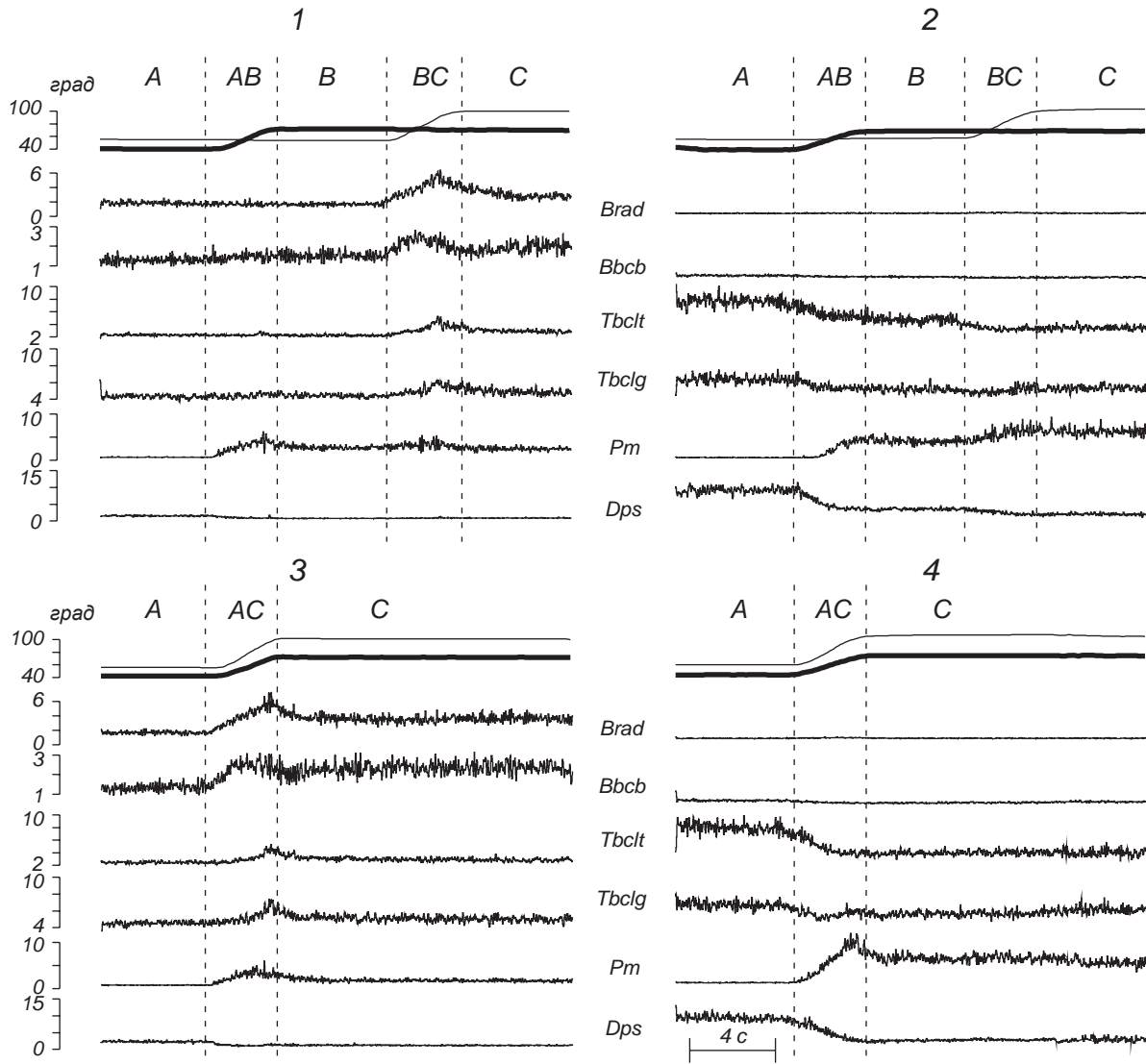
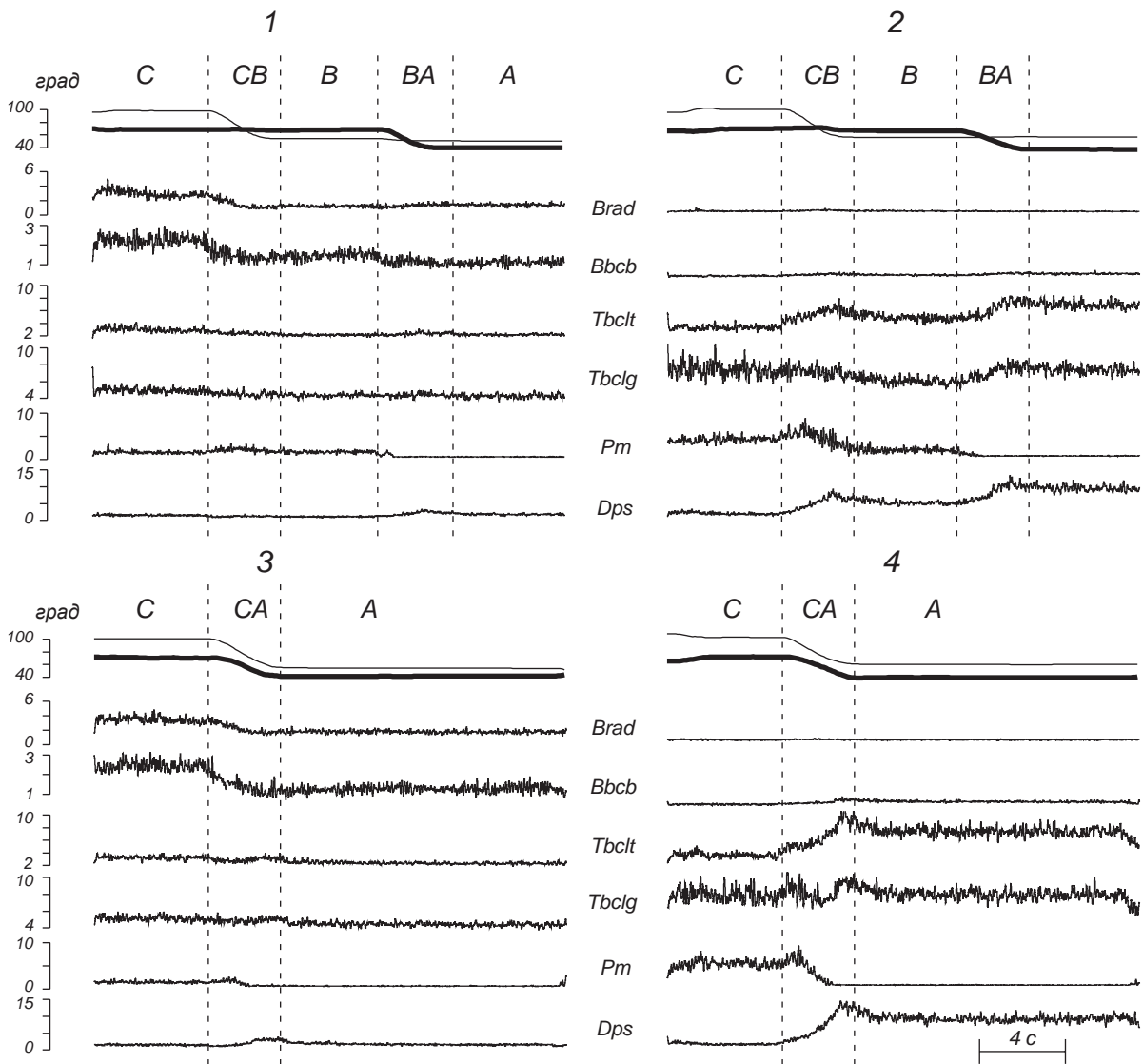


Рис. 2. Механограма та ЕМГ м'язів під час виконання згинальних рухів.

1, 2 – траєкторії АВС, 3, 4 – траєкторії АС. 1, 3 – розгинальна, 2, 4 – згинальна сила. Перший графік на кожній частині рисунка є механограмою, на якій товстою лінією позначена динаміка плечового кута, а тонкою – ліктьового. По осі ординат механограм – кути, град, записів ЕЕГ – умовні одиниці. Пунктирними лініями позначені окремі етапи рухової задачі (вказані над механограмою; див. рис. 1 та пояснення в тексті). Наступні шість графіків кожної частини рисунку – ЕМГ відповідних м'язів: *Brad* – *m. brachioradialis*, *Bbcb* – *m. biceps brachii, cap. breve*, *Tbclt* і *Tbclg* – *mm. triceps brachii, cap. lateral et longum*, *Pm* – *m. pectoralis major*, *Dps* – *m. deltoideus, pars scapularis*.



Р и с. 3. Механограма та ЕМГ м'язів під час виконання розгинальних рухів. 1, 2 – траєкторії CBA; 3, 4 – траєкторії CA. Решта позначень ті ж самі, що й на рис. 2.

Tbclg. Це вказує на те, що саме дані групи м'язів у кожному випадку створювали моменти сили, зрівноважуючі відповідні моменти зовнішнього навантаження F_1 та F_2 . Відповідно до наведеного в першому випадку згинання передпліччя (згинання ліктювого суглоба) при переміщеннях по траєкторіях BC та AC (1, 3) здійснювалося завдяки переважній активації згиначів, у другому ж випадку – за рахунок гальмування активності розгиначів, а суглоб згинався під дією зовнішнього навантаження. Разом з тим, у другому випадку (2, 4) при дії згинального навантаження F_2 спостерігалось підвищення м'язового тону розгинача плеча *Dps*

у точці А та згинача плеча *Pm* у точці С. При цьому момент зовнішнього навантаження F_2 відносно плеча дорівнював нулю. Також слід відзначити відсутність помітного підвищення рівнів активності м'язів плечового поясу під час дії розгинального навантаження F_1 (1, 3). На відміну від м'язів плеча, координація активності м'язів плечового поясу в умовах здійснення згинання плечового суглоба не змінювалася, причому як при дії зовнішнього навантаження F_1 , так і при дії навантаження протилежного напрямку F_2 . В усіх випадках у разі згинання плечового суглоба збільшувалась активність згинача *Pm* та зменшувався рівень активації роз-

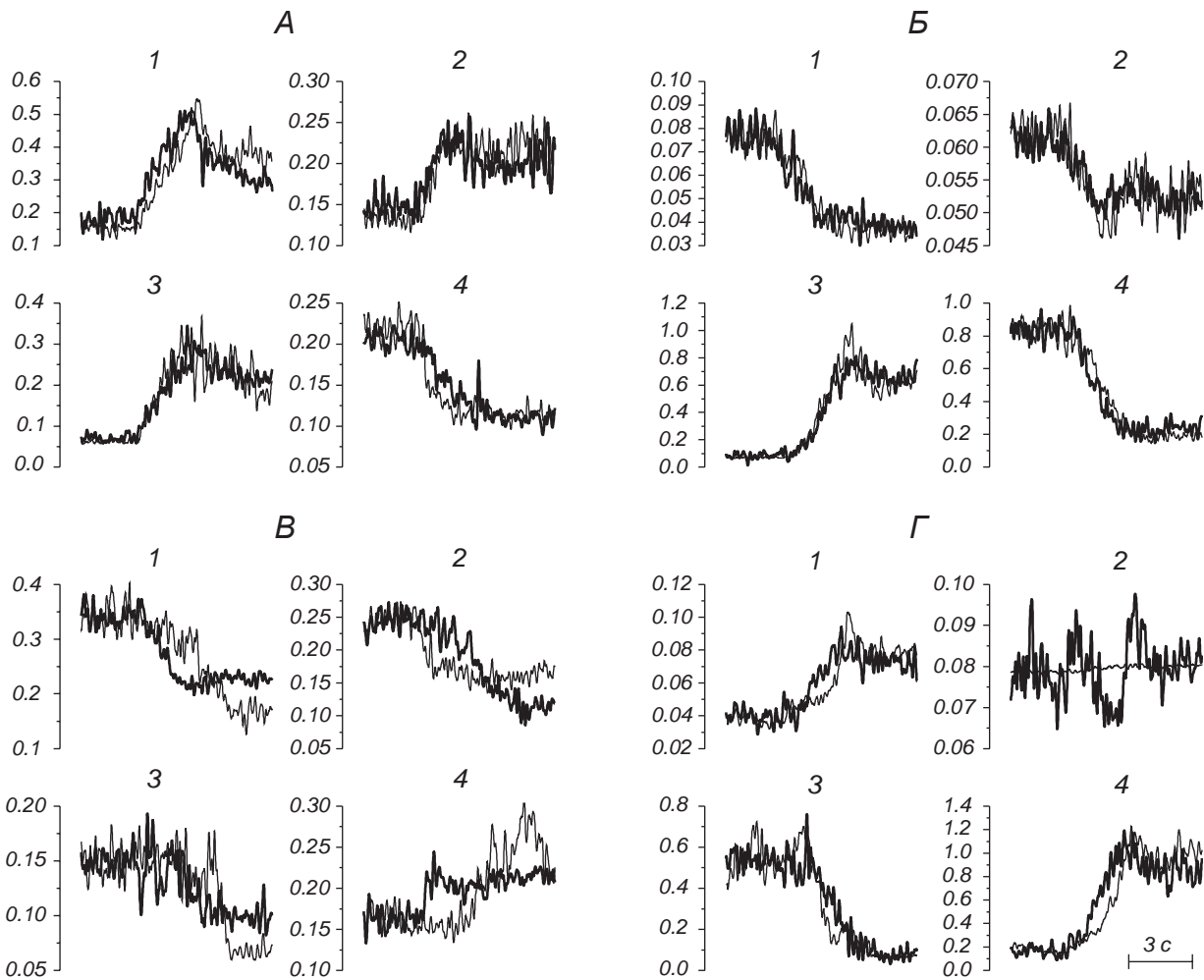


Рис. 4. Приклади лінійної декомпозиції ЕМГ окремих м'язів.

A – декомпозиція для траєкторії АС по окремих ділянках траєкторії АВС (АВ, ВС): 1 – *m. brachioradialis* (*Brad*); 2 – *m. biceps brachii, cap. breve* (*BBcb*). *B* – така ж сама декомпозиція, що й *A*, але 1 і 2 – *mm. triceps brachii, cap. lateral et longum* (*TBclt* і *TBclg* відповідно). *B* – декомпозиція для траєкторії СА по окремих ділянках траєкторії СВА (СВ, ВА): 1 – *Brad*, 2 – *BBcb*. *G* – така ж сама декомпозиція, що й *B*, але 1 – *TBclt*, 2 – *TBclg*. На *G*: 3 – *m. pectoralis major*, 4 – *m. deltoideus, pars scapularis*. *A*, *B* – декомпозиція в умовах дії розгинальної, *B*, *G* – згинальної сили. Товстою лінією позначено сигнали, обраховані за результатами декомпозиції, тонкою – вихідні ЕМГ для двосуглобового руху. Додаткові пояснення див. у тексті.

гинача *Dps* (рис. 2); варто, проте, відмітити, що активність відповідних м'язів була помітно вищою у випадку дії згинальної сили (2, 4).

У другій серії експериментів тестований повинен був перемістити кисть руки з внутрішньої ділянки операційного простору (точки С) у зовнішню ділянку (точку А). Це переміщення також виконувалося двома способами. У першому випадку (рис. 3, 1, 2) переміщення реалізовувалося по траєкторії СВА за рахунок двох послідовних односуглобових розгинальних рухів, у другому ж випадку (3, 4) – по траєкторії СА внаслідок одночасного розгинання ліктьового та плечового суглобів (двосугло-

бовий рух). Переміщення кисті руки відбувалися при дії на передпліччя зовнішнього навантаження F_1 , яке розгинало ліктьовий суглоб (1, 3), або дії навантаження F_2 , яке згинало цей суглоб (2, 4). В умовах дії розгинального навантаження в межах відносно стаціонарних ділянок ЕМГ, які відповідали рівноважному положенню кисті руки в початковій точці траєкторії С, спостерігалася вища активність у згиначах ліктьового суглоба *Brad* і *BBcb*. При дії ж згинального навантаження підвищувалася відповідна стаціонарна активність розгиначів *TBclt* та *TBclg*. Відповідно до цього у першому випадку розгинання ліктьового сугло-

ба (переміщення по траєкторії СВ) здійснювалося за рахунок гальмування активності згиначів (суглоб розгинався внаслідок дії зовнішнього навантаження), у другому ж випадку – за рахунок збудження м'язів-розгиначів. Як і в першій серії, при дії згинального навантаження F_2 спостерігалось підвищення тонічної активності згинача плеча Pm у точці С та розгинача плеча Dps у точці А. Під час дії розгинального навантаження F_1 значного підвищення стаціонарної активності в м'язах плечового пояса не реєструвалося. Загальна характеристика координації активності м'язів плечового пояса при здійсненні розгинання плечового суглоба за обох напрямків зовнішнього навантаження фактично не змінювалась (F_1 , F_2). В умовах розгинання плечового суглоба збільшувалась активність розгинача плеча Dps на тлі помітного гальмування активності згинача Pm (рис. 3).

Мабуть, варто відмітити певні особливості поведінки м'язів, що в разі виконання односуглобових рухів діяли на нерухомий суглоб. Так, активність м'язів, відповідальних за рух у ліктьовому суглобі, могла змінюватись і під час обертання в плечовому суглобі при незмінному положенні передпліччя (сталому ліктьовому куті). Така зміна могла відбуватися внаслідок зміни геометричних кутів, під якими ці м'язи прикріплюються до кісток відповідних ланок кінцівки. Завдяки зазначеній обставині змінювалися моменти обертальних сил, котрі прикладаються до плечового суглоба (внаслідок біартикуляційної природи даних м'язів). Тобто, для збереження сталим ліктьового кута потрібно було змінювати рівень активності відповідного м'яза, що згинає або розгинає ліктьовий суглоб. Також можна припустити, що рівень активації м'язів, забезпечуючий рух у ліктьовому суглобі, може синхронізуватися з відповідними змінами активності м'язів плечового пояса. Принаймні, є дані, що при повній механічній фіксації плеча подібна синхронізація існує між активністю м'язів плечового пояса та передпліччя, забезпечуючих рухи в плечовому та ліктьовому суглобах [8].

Цікавою також виглядала зміна активності м'язів Pm та Dps саме під час односуглобових рухів обертання в ліктьовому суглобі. Особливо виразними такі зміни були в умовах дії розгинального зовнішнього навантаження; вони добре синхронізувалися зі зміною активності м'язів-розгиначів передпліччя (рис. 2, 2; 3, 2, відтинки BC і CB відповідно). Такий патерн активності м'язів плечового пояса спостерігався при нульовому обертальному моменті зовнішніх сил. Дану

ситуацію можна пояснити біартикулярним характером м'язів-згиначів та розгиначів ліктя. Також варто відзначити, що при згинальному зовнішньому навантаженні зміна активності м'язів плечового пояса в разі односуглобового руху передпліччя була виражена значно менше (рис. 2, 1; 3, 1, відтинки BC і CB відповідно). Це, можливо, відображає той факт, що активність $TBclg$ відіграє більшу роль у русі плечового суглоба, ніж така $VBcb$, через особливості прикріплення зазначених м'язів до кісток. Не виключено, що більша зміна активності $TBclg$ визначається низхідними впливами, оскільки координація активності м'язів ліктя та плеча зберігається й при повній фіксації плеча (відсутності руху в плечовому суглобі) [8].

Можна зробити висновок, що від напрямку зовнішнього навантаження на передпліччя в істотній мірі залежить патерн активності м'язів плеча й плечового пояса. Так, при зміні згаданого напрямку найбільше варіює патерн ЕМГ м'язів-згиначів та розгиначів ліктьового суглоба, коли зі зміною напрямку дії зовнішнього навантаження відбувається „перемикання” активності між вказаними згиначами та розгиначами. Динаміка активності м'язів плечового пояса в даному випадку залишається майже незмінною (на тлі дещо більшого діапазону зміни активації м'язів під час дії розгинальної сили). Це може відбуватися внаслідок того, що біартикуляційні розгиначі ліктя значно більше впливають на рух у плечовому суглобі, ніж відповідні згиначі.

Варто уваги також те, що зміна координації моторних команд до м'язів при виконанні односуглобових рухів добре відтворювалась і при виконанні відповідних двосуглобових рухів. На рис. 4 продемонстрований результат лінійної декомпозиції ЕМГ м'язів в умовах одночасного згинання чи розгинання обох суглобів (двосуглобові рухи) в алгебраїчну суму активності цих м'язів у разі виконання відповідних односуглобових рухів. Команди в умовах виконання двосуглобових рухів фактично являють собою результат суперпозиції отриманих компонентів. Результати використання лінійної регресії показали як високий рівень відмінності відповідних коефіцієнтів регресії від нуля, так і високий рівень вірогідності результату самої лінійної регресії ($P < 0.001$) (див. таблицю). Майже в усіх випадках криві, отримані за допомогою сумачії, співпадали з нативними кривими ЕМГ, які спостерігались у разі виконання двосуглобових рухів. Так, при дії сили F_1 у напрямку

Коефіцієнти лінійної регресії відтинків траєкторій односуглобового руху (AB, BC, CB, BA) для лінійної декомпозиції двосуглобових рухів (AC, CA)

Траєкторія	Тип зусилля	М'яз	Відтинок траєкторії	Коефіцієнт	Похибка середнього	
ABC	розгинальне	<i>Brad</i>	AB	-1.94*	0.12	
			BC	0.77*	0.01	
		<i>Bbcb</i>	AB	1.51*	0.05	
			BC	0.61*	0.02	
		<i>Pm</i>	AB	0.66*	0.01	
			BC	0.42*	0.02	
	згинальне	<i>Dps</i>	AB	1.12*	0.02	
			BC	-0.97*	0.09	
		<i>Tbclt</i>	AB	1.00*	0.02	
			BC	0.69*	0.04	
		<i>Tbclg</i>	AB	0.75*	0.01	
			BC	0.40*	0.03	
	CBA	розгинальне	<i>Brad</i>	CB	0.72*	0.02
				BA	-0.27	0.11
<i>Bbcb</i>			CB	0.49*	0.05	
			BA	0.98*	0.10	
<i>Pm</i>			CB	0.63*	0.02	
			BA	0.52*	0.01	
згинальне		<i>Dps</i>	CB	-1.06*	0.05	
			BA	0.05	0.02	
		<i>Tbclt</i>	CB	-0.17	0.04	
			BA	1.63*	0.04	
		<i>Tbclg</i>	CB	-0.04	0.03	
			BA	0.075	0.02	
<i>Pm</i>		CB	1.10*	0.02		
		BA	1.50*	0.04		
<i>Dps</i>	CB	0.02	0.06			
	BA	1.50*	0.05			

Примітки. *Brad* – *m. brachioradialis*, *Bbcb* – *m. biceps brachii, cap. breve*, *Tbclt* і *Tbclg* – *mm. triceps brachii, cap. laterale et longum*, *Pm* – *m. pectoralis major* та *Dps* – *m. deltoideus, pars scapularis*. Зірочкою позначені коефіцієнти, для яких $P < 0.001$.

розгинання ліктьового суглоба (А) цей суглоб згинався завдяки активності згиначів *Brad* і *BBcb*, а при дії згинальної сили F_2 (Б) – завдяки активності розгиначів *TBclt* і *TBclg*. Суперпозиція центральних команд, які надходили до вказаних м'язів у разі виконання ізольованих односуглобових рухів плеча та передпліччя, з достатньо високою вірогідністю відтворювала центральні команди, отримувані даними м'язами в умовах виконання двосуглобових рухів. Якщо згиначі ліктя практично не брали участі в згинанні плеча (рис. 2, 1) і їх активність була майже однаковою під час одно- та двосуглобового руху

із згинанням ліктьового суглоба, то розгиначі отримували центральні команди і при згинанні плеча, і при згинанні передпліччя (2). У даному випадку *TBclg* отримував протилежні команди: він знижував свою активність у разі згинання плеча і дещо підвищував її під час згинання передпліччя. Все це знайшло відображення в центральній команді, яка надходила до згаданого м'яза при одночасному згинанні плеча та ліктя. Така команда повністю співпадала із результатом суперпозиції даних протилежних команд. Перебіг активності м'язів *Pm* та *Dps* під час згинання плеча не залежав від напрям-

ку сили, прикладеної до передпліччя (рис. 4, А, Б), але і в цьому разі центральні команди, які надходили до них в умовах виконання двосуглобових рухів, являли собою суперпозицію команд, отриманих ними в умовах виконання ізольованих згинань плечового та ліктьового суглобів. Такі ж самі закономірності спостерігались і при розгинальних рухах (В, Г), хоча результати декомпозиції не були настільки точними, як у разі згинальних рухів.

Результати, отримані під час дослідження суперпозиції центральних команд, підтверджують гіпотезу про модульний принцип організації управління рухами кінцівок людини. Згідно з цією гіпотезою, складні рухи базуються на відносно невеликій кількості елементарних базових компонентів, які ЦНС комбінує в часі та просторі для виконання тих або інших конкретних завдань. Так, підтвердження модульного принципу організації спінальної моторної системи були отримані в експериментах на низці тварин – черепахах, жабах, щурах та котах [9, 10]. Вважається, що таким чином ЦНС, зокрема, вирішує завдання редукції надлишку ступенів свободи при плануванні складних рухів. Окрім зменшення розмірності завдання планування рухів, модульний принцип може також забезпечувати зменшення нелінійності всієї системи в цілому [11]. Цей тезис підтверджується тим, що в наших експериментах лінійна декомпозиція ЕМГ як корелятив моторних команд давала досить адекватні результати – добре співпадіння з нативними записами. Такий результат може виглядати досить дивно з огляду на широко відому принципову загальну нелінійність системи, що забезпечує керування рухами руки та нелінійні властивості її окремих компонентів (як і виконавчого апарату – скелетних м'язів).

Результати, отримані відносно суперпозиції центральних команд, дають можливість припустити загальну притаманність модульного принципу організації рухів і центральним механізмам, що організують рухи людини [12].

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. D. Landin, J. Myers, M. Thompson, et al., "The role of the biceps brachii in shoulder elevation," *J. Electromyogr. Kinesiol.*, **18**, 270-275 (2008).
2. A. S. Levy, B. T. Kelly, S. A. Lintner, et al., "Function of the long head of the biceps at the shoulder: electromyographic analysis," *J. Should. Elbow Surg.*, **10**, No. 3, 250-255 (2001).
3. G. Sakurai, J. Ozaki, Y. Tomita, et al., "Electromyographic analysis of shoulder joint function of the biceps brachii muscle during isometric contraction," *Clin. Orthop. Relat. Res.*, **354**, 123-131 (1998).
4. M. Darainy, N. Malfait, P. Gribble, et al., "Learning to control arm stiffness under static conditions," *J. Neurophysiol.*, **92**, No. 6, 3344-3350 (2004).
5. P. Gribble, L. Mullin, N. Cothros, et al., "Role of cocontraction in arm movement accuracy," *J. Neurophysiol.*, **89**, No. 5, 2396-2405 (2003).
6. А. В. Горковенко, А. Н. Тальнов, В. В. Корнеев и др., "Особенности активации мышц плеча и плечевого пояса человека при выполнении произвольных двухсуставных движений руки", *Нейрофизиология/Neurophysiology*, **41**, № 1, 48-56 (2009).
7. А. В. Горковенко, "Методика анализа центральных моторных команд при реализации двухсуставных движений руки человека", *Нейрофизиология/Neurophysiology*, **41**, № 1, 57-60 (2009).
8. D. B. DeBicki and P. L. Gribble, "Persistence of inter-joint coupling during single-joint elbow flexions after shoulder fixation," *Exp. Brain Res.*, **163**, No. 2, 252-257 (2005).
9. 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**, No. 4, 1991-2010 (2006).
10. M. C. Tresch, P. Saltiel, A. d'Avella, et al., "Coordination and localization in spinal motor systems," *Brain Res. Rev.*, **40**, 66-79 (2002).
11. E. Bizzi, V. C. Cheung, A. d'Avella, et al., "Combining modules for movement," *Brain Res. Rev.*, **57**, 125-133 (2008).
12. D. W. Cabel, P. Cisek, and S. H. Scott, "Neural activity in primary motor cortex related to mechanical loads applied to the shoulder and elbow during a postural task," *J. Neurophysiol.*, **86**, No. 4, 2102-2108 (2001).