

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ФІЗІОЛОГІЇ ім. О. О. БОГОМОЛЬЦЯ

Кваліфікаційна наукова  
праця на правах рукопису

**АБРАМОВИЧ ТЕТЯНА ІГОРІВНА**

**УДК 612. 76 + 612. 885**

**ДИСЕРТАЦІЯ**  
**АКТИВАЦІЯ М'ЯЗІВ РУК ЛЮДИНИ У ПЕРЕБІГУ ПОВІЛЬНИХ**  
**ДВОСУГЛОБОВИХ РУХІВ**

03. 00. 13 – фізіологія людини і тварин

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело



Абрамович Т. І.

Науковий керівник Костюков Олександр Іванович,  
доктор біологічних наук, професор

Київ – 2021

## АНОТАЦІЯ

**Абрамович Т. І. Активація м'язів рук людини у перебігу повільних двосуглобових рухів.** – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.13 – фізіологія людини і тварин. – Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця, НАН України, Київ, 2021.

Роботу присвячено вивченню процесів координації центральних моторних команд (ЦМК), які надходять до м'язів рук людини під час реалізації двосуглобових циклічних рухів руки з постійним зовнішнім навантаженням та синхронних бімануальних рухів руки людини. Як кореляти інтенсивності ЦМК розглядались поточні амплітуди випрямлених та усереднених ЕМГ, що відводились від м'язів плечового поясу та плечей. Порівнювали усереднені поверхневі ЕМГ м'язів ліктьового та плечового суглобів для чотирьох можливих комбінацій напрямків навантаження та руху. Описано організацію ЦМК, що надходять до м'язів плечового поясу та плеча людини під час виконання повільних кругових рухів у горизонтальній площині, та синхронних бімануальних рухів типу “веслування”. Виявлено, що ЦМК в двосуглобових рухах переважно пов'язані зі змінами моментів сили суглобів і модулюються відповідно до ексцентричного або концентричного характеру м'язових скорочень на різних ділянках траєкторії руху. Патерни усередненої ЕМГ-активності м'язів визначаються точками зміни напрямку зовнішньої сили, а інтенсивність хвиль ЕМГ залежить від напрямку переходів між скороченням та подовженням м'язів.

Досліджені особливості функціональної взаємодії (синергій) м'язів при скоординованих переміщеннях плечових ланок та передпліч в умовах реалізації тест-рухів. Було доведено, що в обох групах м'язів (перша група – згиначі ліктьового і розгиначі плечового суглобів, друга – розгиначі ліктьового і згиначі плечового суглобів) динамічні компоненти ЕМГ істотно залежать від швидкості руху; в той же час як фактори латералізації і навантаження, а також комбінації різних факторів, істотно впливають тільки на ЦМК до м'язів першої групи. Статистично значущі відмінності між амплітудами ЕМГ при рухах «на себе» та

«від себе» були зареєстровані в кожного з м'язів; відмінності динамічних та статичних компонентів ЕМГ в умовах дії зовнішніх навантажень різних напрямків також були значущими. Як виявилось, протягом здійснення рухів ЦМК, що надходять до згиначів ліктювих суглобів, були більш варіабельними («гнучкими») порівняно з ЦМК до розгиначів плечей. Зі збільшеними тривалості активних фаз руху, амплітуда динамічних компонентів D1 і D2 ЕМГ всіх досліджуваних м'язів зменшувалася при обох напрямках зовнішнього навантаження.

Рівень синхронізації ЕМГ-активності «у рухах веслування» однойменних м'язів лівої та правої рук мав тенденцію до зниження в умовах наявності зорового зворотного зв'язку. Слід припустити, що зворотній зоровий зв'язок може підсилювати когнітивні впливи в системі рухового контролю, і, таким чином, знижує автоматизм рухів і наближує їх виконання до рівня візуально контрольованих бімануальних рухів.

Отримані в роботі дані можуть сприяти більш повному розумінню механізмів центральної активації м'язів, котрі забезпечують виконання двосуглобових рухів руки та бімануальних рухів. Це може бути корисним при розробці та виборі реабілітаційних засобів в клініці захворювань опорно-рухового апарату, що доповнить програму відновлення рухової функції верхніх кінцівок і тим самим забезпечить скорочення тривалості та оптимізацію лікування хворих з розладами м'язового апарату. Результати даного дослідження можуть бути використані для моделювання рухів людини, у галузях спортивної медицини та фізіології праці, а також у викладанні курсу фізіології для спеціалістів та студентів біологічних та медичних спеціальностей.

**Ключові слова:** двосуглобові рухи, бімануальні рухи, електроміографія, центральні моторні команди (ЦМК), синергії, синхронізація активності м'язів та їх груп, динамічні та статичні компоненти рухів.

## SUMMARY

**Abramovych T. I. Activation of the muscles of the human arms during slow two-joint movements.** - Qualification scientific paper, manuscript.

Thesis for a Candidate Degree in Biological Sciences (PhD): Speciality 03.00.13 – Human and Animal Physiology. – Bogomoletz Institute of Physiology of the National Academy of the Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

Thesis is devoted to analysis of the central motor commands (CMCs) arriving to the muscles of human arms during fulfillment: 1) cyclic movements of the hand under action of the constant tangential elastic load; 2) synchronous bimanual “rowing-type” movements. Amplitudes of the full-wave rectified and averaged EMGs were used to estimate intensities of the CMCs. The EMGs recorded from the elbow and shoulder muscles were compared for four possible combinations in directions of the movement and the applied load. The EMG intensities were significantly correlated with the force torques at the corresponding joints. Motor commands of circular two-joint movements of the hand are mainly associated with the torque changes at the shoulder and elbow joints, being modulated in accordance with the eccentric or concentric type of the muscle contractions at different parts of the movement trajectories. Patterns of the averaged EMG activity in the muscles are determined by the points of change in the force directions, whereas intensity of the EMG waves depends on the direction of transition between phases of shortening and lengthening of the muscles.

The features of the functional interaction (synergies) of muscles during coordinated movements of the shoulder links and forearms during the test movements are described. In accordance to their functionality in two-joint movements, all muscles were divided in two groups: 1) flexors of the elbow and extensors of the shoulder joints, 2) the extensors of the elbow and flexors of the shoulder joints). It has been shown that in the both muscle groups the dynamic components of EMG significantly depend on the movement speed; while the factors of lateralization and load, as well as a combination of different factors, significantly affect only the CMCs to the first group muscles. Statistically significant differences between the EMG amplitudes during the "pull" and

"push" movements were registered in each of the muscles; differences in dynamic and static EMG components under the action of external loads of different directions were also significant. It has been shown that the CMCs coming to the elbow flexors were more variable ("flexible") compared to the shoulder extensors. With an increase in the duration of the active phases of movement, the amplitudes of the dynamic EMG components D1 and D2 decreased for both directions of the external load in all studied muscles.

The level of synchronization and EMG - activity "in rowing-type movements" of the left and right arm muscles of the same name tended to decrease in the presence of visual feedback. It could be assumed that in the presence of visual feedback, the cognitive influence on the control of «rowing-type movements» is heightened, so such movements become to closer to the bimanual, visually controlled movements.

The data obtained in the present study can contribute to a better understanding of mechanisms of the central activation of the muscles participating in the two-joint arm movements, including their synchronous bimanual combinations. This can be useful for selection of rehabilitation tools in the clinics with programs of restoration of the motor functions of the upper extremities, thus reducing duration of the treatment for patients with musculoskeletal disorders.

The results of this study can be used to model the human movements in the sports medicine and occupational physiology, as well as for teaching the physiology courses by students of biological and medical specialties.

**Key words:** two-joint movements, bimanual movements, electromyogram, central motor commands (CMCs), synergies, synchronization of the activity of muscles and their groups, dynamic and static components of movements.

## ПЕРЕЛІК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

1. **Абрамович, Т. І.**, Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Горковенко, А. В., Дорновський, М., & Костюков, О. І. (2015). Координація активності м'язів плечового пояса та плеча людини в перебігу бімануальних синхронних двосуглобових рухів. *Нейрофізіологія*, 47(4), 50-60. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).

2. **Абрамович, Т. І.**, Горковенко, А. В., Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Міщенко, В. С., & Костюков, О. І. (2016). Особливості активності м'язів людини при виконанні циклічних бімануальних рухів з різною організацією циклів. *Нейрофізіологія*, 48(1), 35-46. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).

3. **Абрамович, Т. І.** (2017). Особливості активації м'язів руки людини під час виконання двосуглобових рухів. *Нейрофізіологія*, 49(2), 176-180. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).

4. Tomiak, T., Gorkovenko, A. V., Tal'nov, A. N., **Abramovych, T. I.**, Mishchenko, V. S., Vereshchaka, I. V., & Kostyukov, A. I. (2015). The averaged EMGs recorded from the arm muscles during bimanual "rowing" movements. *Frontiers in Physiology*, 6(349). doi: 10.3389/fphys.2015.00349. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).

5. Tomiak, T., **Abramovych, T. I.**, Gorkovenko, A. V., Vereshchaka, I. V., Mishchenko, V. S., Dornowski, M., & Kostyukov, A. I. (2016). The movement-and load-dependent differences in the EMG patterns of the human arm muscles during two-joint movements (a preliminary study). *Frontiers in Physiology*, 7(218). doi:10.3389/fphys.2016.00218. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні

фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).

## НАУКОВІ ПРАЦІ, ЯКІ ЗАСВІДЧУЮТЬ АПРОБАЦІЮ МАТЕРІАЛІВ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Абрамович, Т. І. (2014). *Особливості ЕМГ-активності м'язів руки людини при виконанні довільних рухів по колу проти дії зовнішнього навантаження*. Міжнародна наукова конференція «Механізми функціонування фізіологічних систем». Львів:Львівський національний університет ім. І. Франка., 15.

2. Абрамович, Т. І. (2015). *Координація активації м'язів руки людини під час зміни напрямку руху та зовнішнього навантаження*. XI Міжнародна наукова конференція «Молодь і поступ біології». Львів:Львівський національний університет ім. І. Франка.

3. Абрамович, Т. І. (2016). *Активація м'язів плечового пояса та плеча людини під час бімануальних рухів типу «ramp-and-hold»*. IX Міжнародний симпозіум «Актуальні проблеми біофізичної медицини». Київ:Інформаційно-аналітичне агентство., 3.

4. Абрамович, Т. І. (2016). *Активація м'язів рук людини в умовах відтворення бімануального руху з різним рівнем зовнішнього навантаження*. XII Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології». Львів:Львівський національний університет ім. І. Франка., 283

5. Абрамович, Т. І. (2016). *Особливості ЕМГ-активності м'язів рук людини в перебігу циклічних бімануальних рухів з різним типом рухової задачі*. VII Всеукраїнська науково-практична конференція «Біологічні дослідження-2016». Житомир:Рута., 18.

6. Абрамович, Т. І. (2019). *Координація активації м'язів плечового пояса та плеча людини під час виконання двосуглобових рухів*. *Матеріали XX-го з'їзду Українського фізіологічного товариства ім. П. Г. Костюка з міжнародною*

*участю, присвяченого 95 - річчю від дня народження академіка П. Г. Костюка.*

Київ: Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця., 137.



## ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	11
ВСТУП	12
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	17
1.1. Характеристики ексцентричних і концентричних скорочень	17
1.1.1. Стратегії активації м'язів при ексцентричному скороченні	19
1.2. Бімануальні рухи	24
1.3. Синергічний контроль м'язової активності	30
1.4. Моторний контроль	35
РОЗДІЛ 2. МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ	38
2.1. Умови проведення експерименту та експериментальна установка	38
2.1.1. Експериментальна установка для дослідження двосуглобових кругових рухів в горизонтальній площині	38
2.1.2. Експериментальна установка для дослідження бімануальних рухів, що імітують парне веслування	41
2.2. Реєстрація електроміографічної активності та її аналіз	43
2.3. Протокол експериментів	45
2.3.1. Створення повільних двосуглобових рухів в близькому до ізотонічного режиму	45
2.3.2. Відтворення синхронних бімануальних рухів, що імітують парне веслування	46
2.3.2.1. Відтворення синхронних бімануальних рухів, що імітують парне веслування з різним рівнем зовнішнього навантаження	47
2.3.2.2. Відтворення бімануальних двосуглобових рухів з різним напрямком зовнішнього навантаження	47
2.3.2.3. Генерація різних типів бімануальних рухів	48
2.4. Математичний аналіз результатів	49

2.4.1. Оцінка рухо-залежних значень суглобових кутів і моментів зовнішніх сил, що діють на суглоби	49
2.4.2. Офф-лайн аналіз суглобових кутів	50
2.4.3. Розрахунок статичних та динамічних компонентів в усереднених записах ЕМГ	52
2.4.4. Оцінка зміни динамічних та статичних компонентів	54
2.4.5. Оцінка ступеня синхронізації позиційних та ЕМГ- сигналів	55
2.5. Статистичний аналіз результатів	57
<b>РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ</b>	<b>59</b>
3.1. Активація м'язів при відтворенні двосуглобових рухів	59
3.1.1 Активація м'язів плечового поясу та плеча при відтворенні двосуглобових рухів з різним напрямком прикладання зовнішнього навантаження та початком руху	59
3.2. Активація м'язів в перебігу бімануальних двосуглобових рухів	78
3.2.1. Залежність характеристик моторних команд від рівня зовнішнього навантаження та зміни швидкості активних фаз руху в бімануальних рухах, що імітують парне веслування	78
3.2.2. Залежність характеристик моторних команд, в умовах зміни напрямку зовнішнього навантаження та швидкості активних фаз рухів	91
3.2.3. Активації м'язів в залежності від режиму виконання циклічного бімануального руху та рівня зовнішнього навантаження	101
<b>РОЗДІЛ 4. АНАЛІЗ І УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ</b>	<b>111</b>
<b>ВИСНОВКИ</b>	<b>131</b>
<b>СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ</b>	<b>133</b>
<b>ДОДАТОК</b>	<b>160</b>

**ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ**

ЦНС – центральна нервова система

ЦМК – центральні моторні команди

ЕМГ – електроміограма

БД – білатеральний дефіцит

ЦГШ – центральний генератор шаблонів

КК – коефіцієнт кореляції

ЗТ – зручний темп

ЗЗ – зворотний зв'язок

МТ – максимальний темп

Br (m. brachioradialis, флексор ліктьового суглоба);

BB cb (m. biceps brachii, caput breve, двосуглобовий флексор);

BB cl (m. biceps brachii, caput longum, флексор ліктьового суглоба);

TB clat (m. triceps brachii, caput laterale, екстензор ліктьового суглоба);

TB cl m (m. triceps brachii, caput longum, двосуглобовий екстензор);

Pm (m. pectoralis major, флексор плечового суглоба);

D pc (m. deltoideus, pars clavicularis, флексор плечового суглоба);

D ps (m. deltoideus, pars scapularis, екстензор плечового суглоба).

## ВСТУП

**Актуальність теми.** Регуляція рухів відносно молода галузь досліджень. Її можна визначити як область природних наук, яка досліджує, як центральна нервова система (ЦНС) генерує цілеспрямовані, скоординовані рухи у взаємодії з іншою частиною тіла і з навколишнім середовищем [1]. Принципи керування рухами кінцівок людини є предметом багатьох сучасних досліджень організації моторного контролю. Проблема центрального моторного контролю, реалізованого ЦНС, викликає значний інтерес дослідників, проте, слід визнати, що загальноприйнятих уявлень у даній області досі не сформовано; наявні гіпотези щодо керування рухами кінцівок багато в чому є кардинально розбіжними [2,3]. Так, найбільш поширена гіпотеза – гіпотеза рівноважної точки – не враховує таку важливу властивість м'язового скорочення, як гістерезис [2]. Зміни характеру взаємодії окремих м'язів і їх функціональних груп є важливим фактором, що впливає на здійснення рухів кінцівки; при цьому слід брати до уваги, що кінцівка є нейромеханічною системою з надлишковою кількістю ступенів свободи [4].

Є підстави вважати, що при виконанні моторних завдань м'язи руки динамічно об'єднуються у відносно невелику кількість моторних модулів, або синергій [5], що спрощує та оптимізує контроль здійснення моторних актів. При цьому коактивація антагоністів забезпечує модуляцію механічної жорсткості суглобів, що важливо під час реалізації багатосуглобових рухів [6]. Збільшена жорсткість у суглобі також істотно зменшує нестабільність окремих ланок кінцівки при дії різних зовнішніх навантажень. Встановлено також, що коактивація м'язів-антагоністів є одним з головних чинників, які покращують точність руху [7, 8]. Отже, незважаючи на інтенсивне вивчення проблеми керування багатосуглобовими рухами кінцівки людини, в межах цієї проблеми залишається значна кількість невирішених питань. Ще більше подібних питань виникає щодо механізмів керування бімануальними рухами.

Основна частина досліджень, присвячених вивченню бімануальних рухів, була орієнтована лише на біомеханічні параметри таких моторних феноменів [9, 10, 11, 12]. Крім того, деякі дослідження було сконцентровано на ситуації, коли людина зазнає труднощів в незалежних рухах двох рук [13]. Дослідження, спрямовані на маніпулювання певними об'єктами, в основному намагалися вирішити труднощі, пов'язані з асиметричною взаємодією двох рук [13, 14].

У нашій же роботі ми аналізували кількісні характеристики моторних команд, що надходять до м'язів плечового поясу та плечей у перебігу ідентичних довільних синхронних двосуглобових рухів верхньої кінцівки людини в умовах дії та зміни напрямку зовнішнього навантаження, а також таких команд при виконанні бімануальних рухів. При цьому випрямлені ЕМГ, відведені від вказаних вище м'язів, розглядалися як кореляти центральних моторних команд (ЦМК), спрямованих до цих м'язів.

Бімануальна координація є предметом інтенсивного дослідження останніх десятиліть. По-перше, складні бімануальні рухи – це приклади для вивчення вищих когнітивних функцій. По-друге, вони представляють собою окремий випадок багатозадачності, інформуючи нас про те, як ЦНС впорядковує організацію декількох потоків команд. По-третє, бімануальні завдання є корисними інструментами для виявлення моторних дисфункцій взагалі і процесів латералізації і асиметрії, зокрема, після нейродегенеративних захворювань і інших патологій головного мозку [15].

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертаційна робота «Активізація м'язів рук людини у перебігу повільних двосуглобових рухів» виконана згідно з планом науково-дослідної тематики відділу фізіології рухів Інституту фізіології ім. О.О. Богомольця НАН України. (номер державної реєстрації 0118U007349, наукова робота № III-10-19 «Дослідження центральних та периферичних механізмів рухового контролю у ссавців»).

**Мета і завдання дослідження.** Метою нашого дослідження було з'ясувати особливості центральної координації активності м'язів плечового поясу та плеча

людини під час реалізації довільних двосуглобових циклічних рухів руки з постійним зовнішнім навантаженням, а також синхронних бімануальних рухів.

Для виконання вказаної мети були поставлені наступні завдання:

1. Визначити характер активації м'язів плечового поясу та плеча в двосуглобових рухах в точках зміни напрямку зовнішніх сил, що діють на різні групи м'язів, і в точках траєкторій руху, де м'язи переходять від скорочення до подовження і навпаки.
2. Провести кількісний аналіз впливу експериментальних умов (напрямок зовнішнього навантаження, напрям руху, зони реалізації рухів) на ЕМГ-активність досліджуваних м'язів.
3. Визначити зміни розподілу ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча людини при виконанні двосуглобових повільних циклічних рухів руки у горизонтальній площині в умовах дії тангенційних навантажень протилежного напрямку.
4. Проаналізувати ЕМГ-активність м'язів, що діють на ліктьові і плечові суглоби під час бімануальних «веслувальних» рухів, які виконувались при однакових пружних навантаженнях на важелі («весла»).
5. Дослідити залежність ЕМГ-активності різних груп м'язів та ступінь синхронізації в бімануальних рухах від параметрів зовнішнього навантаження та типу рухового завдання.

*Об'єктом дослідження* в роботі була ЕМГ-активність м'язів плечового поясу і плеча та силові і просторові характеристики моторних феноменів двосуглобових рухів верхньої кінцівки двосуглобових і бімануальних рухів у горизонтальній площині.

*Предметом дослідження* були процеси та механізми координації моторних команд, які надходять до м'язів плечового поясу та плеча під час двосуглобових рухів руки і бімануальних рухів.

*Методи дослідження.* Дослідження були проведені на п'ятнадцяти здорових добровольцях-чоловіках (вік від 19 до 29 років) із використанням відведення інтегральних ЕМГ-сигналів від м'язів руки та плечового поясу за допомогою

поверхневих електродів. Для статистичної оцінки результатів застосовували процедуру багатофакторного дисперсійного аналізу з повторними вибірками (multifactor ANOVA with repeated measurement), яка дозволяє оцінити вплив зміни експериментальних умов тесту на параметри руху. Математичне опрацювання результатів досліджень.

**Наукова новизна одержаних результатів.** Описано організацію ЦМК, що надходять до м'язів плечового поясу та плеча людини під час виконання повільних кругових рухів у горизонтальній площині, та синхронних бімануальних рухів типу “веслування”. Виявлено, що ЦМК в двосуглобових рухах переважно пов'язані зі змінами моментів сили суглобів і модулюються відповідно до ексцентричного або концентричного характеру м'язових скорочень на різних ділянках траєкторії руху. Патерни усередненої ЕМГ-активності м'язів визначаються точками зміни напрямку зовнішньої сили, а інтенсивність хвиль ЕМГ залежить від напрямку переходів між скороченням та подовженням м'язів. Було доведено, що в обох групах м'язів (перша група – згиначі ліктьового і розгиначі плечового суглобів, друга – розгиначі ліктьового і згиначі плечового суглобів) динамічні компоненти ЕМГ істотно залежать від швидкості руху; в той же час фактори латералізації і навантаження, а також комбінації різних факторів, істотно впливають тільки на ЦМК до м'язів першої групи.

**Практичне значення одержаних результатів.** Отримані в роботі дані можуть сприяти більш повному розумінню механізмів центральної активації м'язів, котрі забезпечують виконання двосуглобових рухів руки та бімануальних рухів. Це може бути корисним при розробці та виборі реабілітаційних засобів в клініці захворювань опорно-рухового апарату, що доповнить програму відновлення рухової функції верхніх кінцівок і тим самим забезпечить скорочення тривалості та оптимізацію лікування хворих з розладами м'язового апарату.

Результати даного дослідження можуть бути використані для моделювання рухів людини, у галузях спортивної медицини та фізіології праці, а також у

викладанні курсу фізіології для спеціалістів та студентів біологічних та медичних спеціальностей.

**Особистий внесок здобувача.** Здобувачем разом зі співавторами були сплановані та виконані усі серії експериментів. Дисертантом було самостійно виконано аналіз наукової літератури, обробку, аналіз отриманих результатів, їх викладення та зіставлення з літературними даними. Здобувач приймав активну участь в обговоренні та формулюванні висновків та інтерпретації результатів, що проводилися за участю наукового керівника доктора біологічних наук, професора Костюкова О.І. Статистичний аналіз результатів були проведені разом із співробітником відділу фізіології рухів Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України к.б.н., с.н.с. А.В. Горковенко.

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення дисертаційної роботи були представлені для обговорення на Міжнародному симпозіумі «Актуальні проблеми біофізичної медицини» (Київ, 12-15 травня 2016р.), XII Міжнародній науковій конференції студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 19-21 квітня 2016р., та 20-24 квітня 2015р.), Міжнародній науковій конференції «Механізми функціонування фізіологічних систем» (Львів, 15-17 жовтня 2014р.), XX-му з'їзді Українського фізіологічного товариства ім. П. Г. Костюка з міжнародною участю, присвяченого 95-річчю від дня народження академіка П. Г. Костюка (Київ, 27-30 травня 2019р.), VII Всеукраїнській науково-практичній конференції «Біологічні дослідження – 2016» для молодих учених і студентів (Житомир, 10-11 березня 2016р.).

**Публікації.** Матеріали дисертації викладені у 11 наукових публікаціях, з них 5 статей у наукових спеціалізованих виданнях, що затверджені МОН України, та 6 тез доповідей на конференціях.

**Структура та обсяг дисертації.** Текст дисертації складається зі вступу, огляду літератури, опису методів, опису результатів досліджень та їх обговорення, висновків. Основний текст роботи викладено на 132 сторінках. Загальний обсяг роботи становить 162 сторінки. Робота містить 11 таблиць та 24 рисунка. Перелік використаної літератури включає 240 найменувань.



## РОЗДІЛ 1

### ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

#### 1.1. Характеристики ексцентричних і концентричних скорочень

Скелетні м'язи активуються моторними нейронами, які контролюються центральною нервовою системою. Фундаментальною характеристикою скелетного м'яза є величина сили, яку він генерує [16]. Функціональним елементом м'яза є руховий блок, який складається з рухового нейрона і пучка м'язових волокон з аналогічними структурними і функціональними властивостями [17]. Сила, створювана м'язами, залежить від кількох факторів, таких як тип м'язового волокна, розмір, довжина, рівень активації (частота спайкових розрядів) і патерн залучення моторних одиниць [18]. Рух м'яза призводить до одного з трьох основних типів скорочень: концентричний (м'язи активовані і вкорочені), ексцентричний (м'язи активовані і подовжені) і ізометричний (м'язи активуються, але довжина м'яза залишається незмінною) [19, 20].

Дослідженню різних типів скорочень присвячена велика кількість наукових праць [21, 22]. Типи скорочень детально представлені в нещодавніх оглядових статтях [23, 24]. Концентричні і ексцентричні скорочення використовуються в повсякденному житті [25]. Під час концентричних скорочень м'яз генерує силу, що викликає зміну суглобного кута. Ексцентричні рухи виникають, коли м'яз активується під час розтягнення в умовах зовнішнього навантаження [26]. Під час ексцентричної роботи м'язово-сухожильна система розтягується і тим самим поглинає механічну енергію, тому ексцентричне скорочення називається "негативною роботою" [27]. Поглинена енергія, може розсіюватися як тепло, і в цьому випадку м'яз функціонує як амортизатор або демпфер (наприклад, під час спуску по сходах, при уповільненні в кінці бігу, при ходьбі вгору по схилу, при цьому чотириглаві м'язи стегна і підшвові згиначі генерують силу, ексцентрично

скорочуючись, протистоять низхідному руху і підтримують баланс) [28], або, поглинена енергія тимчасово зберігається у вигляді пружної енергії і може бути залучена і додана до активної сили, що створюється при подальшому концентричному скороченні (під час підтримки кінцівок, що призводить до зменшення м'язової роботи і енергії, необхідної для локомоції, а також під час стрибків з раніше отриманим імпульсом) [29, 30, 31]. Поєднання ексцентричного з концентричним м'язовим скороченням називається циклом скорочення-подовження [29]. Ці спостереження дозволили авторам порівняти поведінку м'язово-сухожильної системи як пружину, яка циклічно поглинає і відновлює енергію [32].

Ексцентричні і концентричні скорочення принципово відрізняються один від одного з механічної, метаболічної точки зору та нервового контролю. Основними відмінностями ексцентричного скорочення від концентричного є генерація більшої сили під час активного подовження м'яза в порівнянні зі скороченням та низькі затрати енергії під час ексцентричного скорочення [23]. Для пояснення збільшення сили під час ексцентричного скорочення, однієї молекулярної теорії скорочення м'язів, яка вперше була описана Хакслі і Нідергерком [33], Хакслі і Хенсоном [34], недостатньо [19]. Гіпотези, які були запропоновані для пояснення збільшення м'язової сили під час активного розтягування, включають в себе механізми поперечних містків, нерівномірність довжини саркомера і напів саркомера і участь структурного елемента при активації м'язів [35]. Наявні дані свідчать про те, що під час ексцентричних скорочень, тітін зв'язує кальцій під час активації, тим самим підвищуючи його структурну стабільність і, отже, його жорсткість і силу. Крім того, все більше доказів того, що проксимальна частина тітину зв'язується з актином, скорочуючи його вільну довжину, і тим самим збільшуючи його жорсткість і силу [36]. Herzog пропонує нову модель генерації сили, яка крім актину і міозину включає тітін як «третьої скорочувальної» нитки. Використовуючи, цю трьохволоконну модель саркомерів, можна пояснити стабільність (пів)-саркомерів, посилення пасивної сили, посилення залишкової сили і зниження метаболічної енергії під час і після

ексцентричних скорочень [37]. З новими теоріями взаємодії білків міозину, актину і тітину читач може ознайомитись в наступних статтях [38, 39, 37]. Ще одна гіпотеза, що може пояснити відновлення залишкової сили при активному подовженні м'яза, є гіпотеза «намотування нитки» [35].

### 1.1.1. Стратегії активації м'язів при ексцентричному скороченні

Ексцентричні скорочення вимагають унікальних стратегій центральної активації з боку нервової системи, характерної для цього типу дії [26]. Про це свідчить, наприклад, переважний набір швидких моторних одиниць та різний рівень активації серед м'язів - синергістів під час ексцентричних скорочень в порівнянні з концентричними скороченнями [40, 41]. Фанг і колеги [25] показали, що активність кори головного мозку, для підготовки і виконання руху, була більшою під час ексцентричних, ніж концентричних завдань, швидше за все, через паралельну модуляцію Ia аферентного входу, від розтягуючогося м'яза, для зменшення небажаного стреч-рефлексу і пошкодження м'яза [42]. Крім того, вивчення нейровізуалізації показали, що активність кори, пов'язана з обробкою сигналів зворотного зв'язку, більше під час ексцентричних, ніж концентричних скорочень, ймовірно, через більш високу ступінь складності руху і/або транскортикальних рефлексів, пов'язаних з розтягуванням, для контролю м'яза, що подовжується [42, 43]. Дослідження із застосуванням електроенцефалографії (ЕЕГ) показують більш високу і більш ранню активність кори головного мозку при субмаксимальному і максимальному ексцентричному скороченні м'язів згиначів передпліччя [44]. Що пояснюється плануванням більш складного руху, модуляцією збудливості моносинаптичного рефлексу, або виконання іншої стратегії контролю (наприклад залучення моторних одиниць) для ексцентричного руху [40, 43]. Багато кортикальних областей, пов'язаних з руховою активністю, активувалися під час ексцентричного скорочення розгиначів зап'ястя, включаючи первинну моторну зону, передню поясну і префронтальну кору, також інтенсивна активність реєструвалась в мозочку. Крім того, більш низькі інтенсивності сигналу спостерігалися в правій первинній руховій корі і в правому мозочку під

час ексцентричних скорочень в порівнянні з концентричними скороченнями, тоді як більш високі інтенсивності сигналу були виявлені в інших областях кори під час ексцентричних скорочень [45]. Ці дані підтверджують, що ексцентричні і концентричні м'язові скорочення викликають абсолютно різні закономірності кортикальної активності. Що вказує на інший процес програмування в ЦНС з іншою стратегією нейромоторної обробки і більш високим рівнем когнітивного попиту на виконання моторного завдання з більш високим ступенем складності, яким є ексцентричні скорочення в порівнянні з концентричними скороченнями [26, 45, 46, 47]. Ще одним підтвердженням того, що нейрональний контроль ексцентричних скорочень відрізняється від нейронної регуляції концентричних і ізометричних скорочень є вплив довжини м'язів на кортикоспинальну збудливість (тобто реакції м'язів на стимуляцію рухової області кори головного мозку) при максимальних концентричних, ізометричних і ексцентричних скороченнях розгиначів коліна. Довжина м'язів не впливає на кортикоспинальну збудливість при концентричних і ізометричних максимальних скороченнях, але не під час ексцентричних максимальних скорочень. Дослідження динамічного нейронного контролю ексцентричного скорочення, показує, що і кортикоспинальна збудливість, і інтракортикальні гальмівні процеси модулювалися відповідно до довжини м'язів під час максимального ексцентричного скорочення [48]. Точні механізми, що призводять до цих модуляцій, залишаються невідомими, але наявні дані свідчать про те, що м'язові веретена, особливо їх динамічні рецептори можуть відігравати важливу роль в регуляції як спинальної, так і супраспинальної збудливості в залежності від довжини м'язів під час ексцентричних скорочень. Потенційні механізми які можуть використовуватися ЦНС для контролю ексцентричних скорочень описуються в недавніх оглядах [46, 49]. Механізми, розташовані як на супраспинальному, так і на спинальному рівнях беруть участь у формуванні спостережуваної специфічної модуляції під час концентричних скорочень, але гальмування відбувається головним чином на спинальному рівні, опосередкованому низхідними шляхами від супраспинальних центрів. Хоча

механізми, розташовані як на пресинаптичній, так і на постсинаптичній стороні моторного нейрона можуть впливати на рухову реакцію, але домінуючий механізм залишається невідомим [49].

Як повідомлялось вже вище, що нейронні стратегії, що контролюють ексцентричні скорочення, значно відрізняються від концентричних або ізометричних скорочень [46]. Відмінності виявляються як на рівні м'яза, що скорочується, так і на рівні кори. Більшість досліджень вказують на знижену центральну активацію, про що свідчить, нижча електроміографічна (ЕМГ) активність, виміряна на поверхні шкіри, при максимальній ексцентричній роботі м'язів, ніж та, яка реєструється при концентричних скороченнях для заданої кутової швидкості [40, 50]. ЦНС, мабуть, не здатна в максимальному ступені залучати всі рухові одиниці м'яза під час ексцентричного скорочення [51], це ще більш помітно при більш високих кутових швидкостях [52]. Зменшення амплітуди ЕМГ може вказувати на більш низьку частоту розряду [53] або нижчу активацію рухових одиниць під час ексцентричних скорочень, що призводить до розподілу механічної напруги на менше число моторних одиниць [54]. Напруження, що виробляється активним м'язовим волокном, вище в ексцентричному режимі, що знижує витрати енергії, але також викликає ушкодження м'язів активних м'язових волокон [55]. Ці спостереження були підтверджені результатами, отриманими за допомогою методу спастичної інтерполяційної електростимуляції показавши ступінь інгібування м'яза-агоніста, що становить від 5 до 30%, під час ексцентричних скорочень [56, 57] і від 4 до 21% в концентричному режимі [58].

Були запропоновані гіпотези для пояснення механізмів, відповідальних за цю обмежену м'язову активацію. Афференти типу Ib беруть початок з сухожильного органу Гольджі (нервово-сухожильне веретено) (чутливі до м'язової напруги) можуть, наприклад, надавати інгібуючий вплив на активність мотонейронів. Однак вплив сухожильного органу Гольджі не є основним механізмом, здатним пояснити зменшення активації при ексцентричному скороченні [59]. Еферентна команда також може модулюватися афферентами Ia і

II, що беруть початок від нервово-м'язових веретен, які дають інформацію про довжину м'язів (статична чутливість) і зміну довжини (динамічна чутливість) до нервової системи. Периферичні сенсорні рецептори надають інтенсивний позитивний зворотний зв'язок на мотонейрони під час ексцентричних скорочень; цей позитивний зворотній зв'язок, мабуть, скасовується центральним і периферичним пресинаптичним гальмуванням аферентів Ia, як показано в дослідженнях рефлексу Хоффмана (H) в динамічних умовах [47, 60]. H-рефлекс є компонентом стреч-рефлексу, що характеризується відповіддю ЕМГ, зареєстрованої під час скорочення м'язів, викликаним субмаксимальною електричною стимуляцією моторного нерва. Цей рефлекс є результатом активації мотонейронів через афференти Ia, які виходять із нервово-м'язових веретен. Амплітуда H-рефлексу пов'язана з числом активованих мотонейронів і, таким чином, відображає збудливість цього пулу мотонейронів і синаптичну передачу Ia-афферентів. Він являє собою інструмент, здатний оцінювати модуляцію моносинаптичної рефлекторної активності. Під час субмаксимальних ексцентричних скорочень H-рефлекс нижче, ніж при концентричних скороченнях, що свідчить про існування пресинаптичного інгібування аферентів Ia [61]. Цей процес може також пояснити спостережувану обмежену активацію під час ексцентричного скорочення.

Механізми, які відображають специфічну м'язову активацію під час ексцентричних скорочень [26] мають на увазі управління порядком залучення, частотою збудження, порогом залучення моторних одиниць. У той час як в деяких дослідженнях повідомляється, що ексцентричне скорочення пов'язане з вибірковою активацією високопорогових моторних одиниць [40], інші дослідження показують порядок набору за принципом розміру [62] для концентричних і ексцентричних скорочень [63, 64]. Стоц і Бава [65] спостерігали вербування високопорогових моторних одиниць під час ексцентричних скорочень, це було отримано тільки для нерівномірних сил або особливих рухів. Ці дані свідчать про те, що зміна у вербуванні моторних одиниць під час ексцентричного скорочення може спостерігатися час від часу без підтвердження

переважного залучення швидких моторних одиниць. Однак, всупереч загальновідомим знанням, більш пізні дослідження показали, що порядок залучення рухових одиниць аналогічний при субмаксимальному концентричному і ексцентричному скороченні, але швидкість розряду систематично знижується під час ексцентричних скорочень [49].

Довільне скорочення м'язів агоністів пов'язано з активацією м'язів антагоністів (коактивація) і може бути кількісно оцінено за допомогою поверхневої ЕМГ [66, 67]. В цьому випадку зовнішній обертальний момент є результатом крутного моменту, створюваного м'язами-агоністами, за вирахуванням крутного моменту, що виробляється м'язами-антагоністами. Результати, що стосуються впливу режиму скорочення на рівень коактивації, є розрізненими у відповідності з різними дослідженнями. Вплив може бути більше під час ексцентричних м'язових скороченнях (12% в ексцентричних проти 7% в концентричних для м'язів підшовного згинача) [59] або концентричних скороченнях (від 37 до 48% в концентричному в порівнянні з 25-30% в ексцентричному, м'язи-розгиначі коліна) [68], тоді як інші дослідження показують подібні значення коактивації незалежно від режиму нервово-м'язового скорочення [56, 69]. Такий механізм знижує рівні створюваного крутного моменту і стабілізує суглоб щодо високих напруг м'язів, викликаними ексцентричними скороченнями.

Ексцентричні вправи характеризуються генерацією більшої сили і низькими витратами енергії в порівнянні з концентричними і ізометричними вправами [23] і тому можуть бути корисні для клінічних методів лікування. Дослідження на тренуваних суб'єктах, показують, що ексцентричне тренування може ще більше збільшити максимальну м'язову силу і потужність. Тренування може додатково оптимізувати довжину м'язів для максимального розвитку подовження при більшій ступені розтягування і може покращити координацію м'язів під час ексцентричних завдань. У скелетних м'язах ці функціональні адаптації засновані на збільшенні м'язової маси, довжини пучка, числа саркомерів і площі поперечного перетину волокон II типу. Регулярне застосування тренувань з

ексцентричними вправами особливо добре підходить для занять спортом, в яких важливі високі навантаження та/або тонка координація під час ексцентричних рухів [30].

Ексцентричні вправи використовувалися в реабілітації багатьох патологічних станів, включаючи реабілітацію тендінопатій, м'язових розтягувань і травм передньої хрестоподібної зв'язки [70, 71]. Хоча є позитивні ефекти ексцентричних вправ, як було розглянуто вище, слід зазначити, що також можуть бути згубні наслідки. Наприклад, нерівномірний ефект ексцентричних вправ призводить до неоднорідних змін в м'язовій активації [72], чергуванню синергії м'язів [73], що може привести до дисбалансу сили. Дослідження підтвердили, що інтенсивні ексцентричні вправи можуть надавати диференційований вплив на різні частини м'язів [72, 74, 75], що потенційно призводить до дисбалансу м'язової активності і зміни розподілу навантаження на суглоби. Ексцентричні вправи також пов'язані з м'язовими мікротравмами, болем, зменшеною збудливості волокон і початковою м'язовою слабкістю [74, 75, 76]. Крім того, ексцентричні вправи можуть погіршити рефлексорну активність, яка може привести до порушення стабільності суглобів під час скорочень [77].

## **1.2. Бімануальні рухи**

Бімануальний рух це скоординований рух в часі і просторі, що базується на координації руху кожної руки окремо. Однак при цьому, не є простою «сумою» координацій руху лівої і правої руки [78]. Бімануальна координація, лежить в основі складного рухового навичку, і останнім часом стала предметом інтенсивного дослідження [15]. При цьому досліджувалися різні режими такого руху – дискретні та циклічні [79, 80, 81, 81], синфазні та антифазні [82]. Дискретні рухи [83] характеризуються тим, що переміщення кінцівок мають чіткі початок і кінець у часі. Прикладом таких рухів є, зокрема, так звані цілеспрямовані рухи досягання, коли людина має перемістити кисть своєї руки в певну точку операційного простору [84]. Дослідженню циклічних бімануальних



рухів також присвячена велика кількість наукових праць [85, 86, 87]. При порівнянні згаданих рухів було, зроблено висновок, що принципи моторного контролю моторних феноменів двох даних типів суттєво розрізняються [88, 89]. На додаток до ділянок, активованим під час ритмічного руху, дискретний рух включає кілька областей вищого коркового розвитку. Також тимчасовий зв'язок під час ритмічних рухів в значній мірі пов'язан з транскаллозальними взаємодіями між двома півкулями. З урахуванням результатів подібних досліджень намагалися створити математичні моделі дискретних та циклічних рухів [90].

Синфазні рухи характеризуються одночасною активацією гомологічних м'язів, антифазні – одночасною активацією не гомологічних м'язів [91].

Один із важливих висновків попередніх робіт щодо організації моторного контролю бімануальних рухів полягає у тому, що бімануальні симетричні рухи відносно середньої лінії тіла, більш стабільні при одночасній активації гомологічних м'язів, ніж схеми координації, що виникають в результаті одночасної активації негомологічних м'язів в будь-який момент часу [91, 92]. Антифазні моделі все більш дестабілізуються на високих частотах, що навіть призводить до переходу на більш стабільні режими руху [82]. Поведінкова нестабільність під час бімануальних рухів через збільшення темпу супроводжується просторово-часовою реорганізацією нейронних мереж [93]. Ці поведінкові закономірності узгоджуються з результатами нейровізуалізації, які припускають, що антифазний режим вимагає більше нейронних ресурсів в порівнянні з синфазним режимом, що підтверджується шляхом залучення більшої активації рухових областей в мозку і більшим міжпівкульовим зв'язком, аналогічно бімануальні рухи вимагають більше нейронних ресурсів в порівнянні з односторонніми рухами [94, 91]. Стабільність виконання симетричних синфазних рухів забезпечується здебільшого коактивацією однойменних м'язів ліктьового та плечового суглобів обох кінцівок, тобто бімануальним спряженням, яке забезпечується діяльністю досить складних нейронних механізмів [95, 96]. При дослідженні механізмів функціональної бімануальної синхронізації в

цілеспрямованих рухах, припускається, що тимчасові координаційні схеми, які реалізуються мозочком і задньою тім'яною корою з використанням сенсорного зворотного зв'язку, лежать в основі функціональної координації між кінцівками [97].

Області мозку пов'язані з координацією обох рук, включають (але не обмежуються) первинну моторну кору (прецентральна звивина), премоторну кору (PMC), додаткову моторну область, поясну кору, базальні ганглії і мозочок, дорзальну премоторну кору і задню тім'яну кору [98, 99, 15]. Важливу роль в координації між двома сторонами тіла відіграє мозолисте тіло. Мозолисте тіло являє собою найбільшу структуру білої речовини, яка складається приблизно з 250 мільйонів волокон, що з'єднують обидві півкулі [100]. Більш детально структура і функції мозолистого тіла описано в обзорі Gooijers, J., Swinnen, S. P. [100]. Fling et al. [101] показали, що гірше виконання несинхронних бімануальних завдань було корельовано з більшим розміром мозолистого тіла, що поєднує півкулі мозку. Автори припустили, що більший розмір мозолистого тіла може обумовлювати надмірне міжпівкульне гальмування, що заважає виконанню несинфазних завдань. Деякі автори вказують, що роль додаткової моторної області більше пов'язана з координацією складних рухів, ніж з бімануальною синхронізацією як такою [78, 102]. Більш складні завдання пов'язані з префронтальною, тім'яною і скроневою областями [103, 104, 105]. Під час виконання складної бімануальної координації активується каудальна частина передньої поясної кори, також частина верхньої тім'яної частки на медіальній поверхні кожної півкулі головного мозку (precuneus). [106]. Електрофізіологічні і функціональні дослідження зображень підтверджують, що активність багатьох областей мозку під час бімануального і одностороннього руху дуже схожі. Таким чином, одні й ті ж ділянки мозку (і дійсно ті ж самі нейрони) однаково реагують під час односторонніх і бімануальних рухів, вимірюваних електрофізіологічними реакціями. Як тоді виникають різні рухові поведінки? Walsh зі співавторами [78] представив модель загального бімануального руху всіма суб'єктами з вираженим домінуванням однієї з рук: 1). є переконливі докази того, що домінуюча півкуля

більш активна, ніж недомінуюча під час бімануальних рухів, що відображають більш сильні альфа- і бета-пригнічення і більш високий міжпівкульовий зв'язок, тобто домінуюча півкуля ініціює бімануальний рух; 2). активується домінуюча всерединіпівкульна мережа, що в кінцевому підсумку призводить до руху домінуючої руки, після генерується рух не домінуючої руки. 3). активація при бімануальному руху не відображає суму правої і лівої односторонньої активації; 3. генерація одностороннього руху включає в себе мережу, яка відрізняється, не повторює, мережу для контрлатерального одностороннього руху. 4). недомінуюча півкуля передає з сенсорних і моторних асоціативних областей, щоб дозволити домінуючій півкулі організувати рух в просторі і часі. 5). Ймовірно, домінуюча півкуля контролює недомінуючу кінцівку через іпсилатеральну проекцію і/або транскаллозальний зв'язок [93]. Таким чином, бімануальний рух є результатом перерозподілу міжпівкульового зв'язку для координації всередині півкульових мереж, які створюють відповідний односторонній рух. У той час як невеликі варіації в цій моделі спостерігаються у лівшів, сильні відмінності спостерігаються у людей після інсульту, що впливають на рухи рук.

Зазвичай вважається, що бімануальний рух складніше, ніж односторонній, але Jarrod Blinch зі співавторами [107, 108, 109] в останніх роботах порівнюють бімануальні рухи, з однобічними рухами і дійшли висновку, що однобічні, бімануальні симетричні і бімануальні асиметричні рухи мають порівнянну складність під час ініціювання відповіді. Підготовка бімануальних асиметричних рухів більш складна ніж бімануальних симетричних рухів [109].

Латералізація моторного контролю відноситься до здатності виробляти чисті однобічні або асиметричні рухи. Це необхідне для цілого ряду узгоджених дій, включаючи кваліфіковані бімануальні задачі та локомоцію. Нейроанатомічні порушення призводять до неможливості виконувати асиметричний рух, що призводить до так званих «дзеркальних рухів» у людини і «підстрібуючої ходи» у гризунів. Ця втрата в латералізації моторного контролю може бути викликана генетичними мутаціями, які призводять до аберрантної проекції кортикоспинального тракту. Однак недавні дані свідчать про те, що одні й ті ж

гени, які контролюють розвиток кортикоспинального тракту, також грають роль у розвитку інших схем, які беруть участь в моторному контролі, включаючи локальні спинальні ланцюги і мозолисте тіло [110]. Вивчення «дзеркальних рухів» людини і «підстрибуючої ходи» гризунів виявляє аналогічні механізми, що лежать в основі генерації асиметричних рухів. Латеральна активація головного або спинного мозку спочатку досягається за допомогою контралатерального придушення за допомогою інгібування поперечної серединної лінії. У мозку це гальмування спирається на збуджуючі нейрони транскаллозального тракту, які з'єднуються з гальмівними інтернейронами в приймаючій півкулі, тоді як в спинному мозку при локомоції бере участь пряме і непряме гальмування. «Дзеркальні рухи» пов'язані зі змінами в міжнейронних зв'язках між півкулями, а аномальна траєкторія інтернейронів спинного мозку відповідає за «підстрибуючу ходу» у гризунів [111].

Використання більш ніж однієї кінцівки для виконання функціональних, цілеспрямованих дій є, мабуть, однією з найважливіших здібностей, якими володіють люди. У більшості повсякденних завдань, руки, використовуються для досягнення багатьох цілей. Від застібання сорочки до відкриття банки з джемом та водіння автомобіля, хороша бімануальна координація є дуже корисною. Вікова зміна морфології мозолистого тіла і зниження міжпівкульового гальмування можуть бути пов'язані зі зменшенням ефективності бімануальної координації зі старінням. Чоловіки мають кращу бімануальну координацію рук в порівнянні з жінками одного й того самого віку, що може бути викликано дією гонадних стероїдів на центральну нервову систему [112]. Старіння викликає зниження ефективності бімануальної координації, що може призвести до труднощів з виконанням щоденних дій, які вимагають обох рук [113].

При дослідженні функціонального зв'язку в нервово-м'язовій системі, що лежить в основі бімануальної координації Ingmar de Vries, E. J., з колегами [114] зробили висновок, що існує два різних нейронних шляхів: 1). кортико-м'язовий функціональний зв'язок забезпечується прямими кортико-спинномозговими проєкціями, пов'язаний з контролем окремих м'язів. 2). міжм'язовий

функціональний зв'язок відображає особливості провідних шляхів, що беруть участь в координації групи м'язів. Також в статті зазначено, що взаємодія синергічних м'язів збільшувалася при високому стані координації.

Oda, S., в статті описує нейронні механізми, відповідальні за двосторонні одночасні скорочення м'язів, під час субмаксимальних і максимальних скорочень [115]. По-перше, передбачається, що при максимальних двосторонніх скороченнях існує загальна передача від центральної нервової системи до правого і лівого м'язів, а білатеральний дефіцит сили (білатеральний дефіцит (БД)) полягає в тому, що результуюча сила від двосторонніх гомологічних скорочень кінцівок менше сумарної сили окремих скорочень кінцівок [116]) обумовлений зниженням активації моторних одиниць під час двосторонніх скорочень. Під час двосторонніх скорочень було виявлено значне зниження сили і значень ЕМГ, і докладний аналіз даних активації мозку показав, що це зниження супроводжувалося значним зниженням нейронної активації передцентральної моторної кори (precentral motor cortex) обох півкуль. Цей результат свідчить про те, що двостороннє зниження пов'язане зі скороченням введення первинної рухової зони і показує, що основне джерело БД лежить вище первинної моторної кори [117]. Якобі, J. M., зі співавторами повідомляє [116], що БД є нестабільним явищем, і його присутність слід розглядати в контексті досліджуваного руху. Швидше за все, це явище залежить від невеликого відхилення в низхідній передачі між кортикальним рівнем і периферичним руховим нейроном. В багатьох динамічних дослідженнях з двома кінцівками повідомляється про БД, тоді як ізометричні дослідження є більш численними і суперечливими 2. По-друге, під час двосторонніх скорочень на субмаксимальному рівні існує загальна передача для одночасного використання гомологічних м'язів, а субмаксимальне двостороннє скорочення головним чином знаходиться під контролем лівої півкулі для людей з домінуючою правою рукою [115].

Координація руху залежить від взаємодії обмежень, що виникають з ряду джерел. Деякі обмеження пов'язані безпосередньо з генерацією рухів, які виконуються, такими як механічні характеристики суглобів і м'язів, і організація

нейронного субстрату, який контролює рух. Інші можуть вважатися зовнішніми, такими як зовнішні джерела зворотного зв'язку [91]. В нещодавній оглядовій статті Shea, C., H. з колегами розглядають проблему обмежень при виконанні бімануальних рухів. Останнім часом дослідники визначили комбінацію обмежень «сприйняття-дії», які перешкоджають ефективному виконанню бімануальних навичок. При спеціально розроблених контекстах, де одне або декілька з цих обмежень зведені до мінімуму, бімануальні навички, які колись вважалися важкими, які майже неможливо виконати, ефективно виконуються з мінімальною практикою. Проте, визнання цих обмежень привело дослідників до пошуку методів, щоб обмежити вплив перцептивних обмежень, що дозволяють використовувати широкий спектр бімануальних схем координації. Ці методи, хоча й ефективні, не обмежують обмеження дії, пов'язані з кортикальними і підкірковими нейронними перехресними перешкодами, але надають виконавцям інтегровану інформацію, необхідну для мінімізації впливу обмежень внутрішньої дії [118].

Як видно з огляду до сьогодні була зроблена велика робота по вивченню, бімануального руху верхніх кінцівок людини. Однак варто зазначити, що наше розуміння принципів моторного контролю все ще залишається, скоріше, на початковій стадії.

### **1.3. Синергічний контроль м'язової активності**

Рухи досягаються узгодженими діями багатьох м'язів по всьому тілу. М'язова активність це не тільки генерувати або розсіювати роботу, необхідну для кожного руху, але також перерозподілити цю роботу між різними сегментами тіла. Таким чином, може знадобитися багато м'язів для скоординованого руху, навіть якщо їх основні функції, можливо, не впливають на цей рух. ЦНС повинна вибрати конкретну стратегію активації м'язів з нескінченної кількості комбінацій для досягнення завдання. Ця проблема надмірності, вперше запропонована Бернштейном (1967) [119], як і раніше залишається важливою невирішеною

загадкою для розуміння моторного контролю [120]. Припускається, що нейронні системи використовують комбінації груп м'язів для вирішення проблем надмірності управління рухами гіпотеза синергії м'язів [121, 122]. Гіпотеза синергії м'язів підкреслює, що ЦНС використовує функціональну структуру на різних рухових рівнях (нейрони, м'язи і суглоби) для спрощення регулювання рухів [123].

Проаналізувавши електроміографічні дані, деякі дослідники висунули гіпотезу, що незважаючи на складні просторово-часові властивості, м'язова активація може бути пояснена низькорозмірною просторово-часовою структурою. Більш конкретно, їх можна пояснити поєднанням невеликого числа базових шаблонів активації [122]. Дослідження різних локомоцій людини, що складаються з ходьби і бігу з різною швидкістю, ходьби вперед або назад і ходьби при різних умовах навантаження і різних стилях (прямолінійні і криволінійні траєкторії) [124, 125], показало, що рухи були викликані поєднанням кількох примітивів м'язової синергії. Так Іваненко з колегами [126], показують, що м'язову активність, що виникає під час пересування людини, можна пояснити п'ятьма основними патернами тимчасової активації в різних умовах локомоції. А для виконання різних завдань, пов'язаних зі згинанням/розгинанням ліктявого і плечового суглобів людина використовує чотири паттерни синергії м'язів [127]. Рух верхньої кінцівки більш складний і досконалий у порівнянні з рухом нижньої кінцівки. d'Avella з колегами [128, 129] проаналізували та узагальнили рухи від точки-до-точки з різною швидкістю, навантаженнями, положенням передпліччя та проміжними рухами, показавши, що ЦНС, для виконання людиною завдання, використовує примітиви м'язової синергії. Також під час цілеспрямованих рухів, з різною швидкістю [130] та напрямком [131], люди використовують аналогічні синергії м'язів. Дослідження синергії м'язів при рухах лівої та правої рук показали, що ліва та права руки мали однакову синергію м'язів під час схоплюючого руху рукою і згинанням чотирьох пальців. Під час згинання чотирьох пальців, і розгинанням вказівного пальця, а також під час протиставлення великого пальця та натисканням на кнопки. Між синергічною

матрицею для розгинання вказівного пальця і матрицею внутрішнього обертання великого пальця, була низька кореляція, що свідчить про слабку схожість м'язової синергії для цих двох рухів [132]. Кінематика задніх кінцівок у жаб була пов'язана з набором трьох м'язових синергій, що змінюються в часі [121].

Основні патерни і розподіл навантаження вказують на часові та просторові структури, а навантаження показує групу м'язів, які активуються синхронно. Крім того, різні рухові режими мають подібні низькорозмірні структури, а основні відмінності виявляються в основних патернах. Іваненко та ін. [133, 126, 134] запропонував програму рухового контролю локомоції: центральний генератор шаблонів (ЦГШ) (ЦГШ, складно-розподілена мережа інтернейронів в спинному мозку) створює послідовність активації імпульсів відповідно до рухів і кінематичних подій. Ці імпульси розподіляються на мотонейрони через вагові коефіцієнти, пов'язані з просторовою структурою синергізму м'язів. У людини ЦГШ-нів збільшує імпульс активації, узгоджений з добровільним завданням, і змінює фазу активації імпульсу між ходьбою та спортивною ходьбою. Про роль ЦГШ в формуванні синергії м'язів також зазначено в роботі [135].

Існування і інтерпретація синергізму м'язів суперечливі і отримали велику увагу в недавній літературі [136, 137, 138, 139]. Vizzi з колегами стверджує, що м'язові синергії є нейрофізіологічними структурами, поєднання яких організовано, руховими кортикальними областями і аферентними системами, полегшують руховий контроль і моторне навчання [137]. Деякі автори показали, що синергію м'язів можна використовувати для створення цільових сил в декількох напрямках з тією ж точністю, що досягається з використанням окремих м'язів. Вони не виявили доказів будь-якого значного зниження ефективності виконання завдання з використанням синергізму м'язів і дійшли висновку, що синергія м'язів забезпечує ефективну стратегію координації рухів [140]. На противагу цьому Joshua з колегами [138] показує, що наявність синергії різко знижує здатність ЦНС змінювати властивості жорсткості руки в кінцевій точці і навіть запобігати можливості мінімізації енергії. Також синергія м'язів, зменшує припустимий набір активації (і, отже, безліч можливих дій), так само строго, як



механіка кінцівки або обмеження завдання. Контрприклад гіпотези синергії м'язів спостерігалися для контролю м'язів руки [141, 142]. Зроблено висновок, що синергія м'язів грає центральну роль в руховому поданні та формуванні внутрішньої моделі. М'язові синергії є не примітивними, а функціональними модулями механічного імпедансу. Баланс механічного опору м'язів необхідний для рухового контролю, навчання і відновлення [139].

В оглядовій статті Треш, М. С. з колегою дають пояснення синергії м'язів [143]. М'язові синергії пропонуються як вирішення проблеми надлишку ступенів свободи, з якою стикаються в регуляції рухів: замість того, щоб контролювати тисячі моторних одиниць або десятки м'язів, ЦНС використовуючи синергію м'язів, може генерувати рух, контролюючи набагато менше число змінних [121]. Інша інтерпретація синергії м'язів полягає в тому, що синергізм забезпечує трансляцію між цілями рівня завдання (наприклад, стабілізацією центру мас) і командами рівня виконання (наприклад, активацією окремих м'язів), які необхідні для досягнення цих цілей [144]. У цій інтерпретації синергізм розпізнає відповідні м'язові групи, які при активації разом дозволяють спростити контроль певних біомеханічних особливостей кінцівки (наприклад загальний кут кінцівки або орієнтацію). Ця інтерпретація робить синергію м'язів частиною ієрархічної стратегії управління [145] забезпечуючи можливість організації як складних змінних рухового контролю так і сенсорного зворотного зв'язку, з тим щоб останні могли контролюватися і інтерпретуватися відповідно до завдання. Нарешті, інше пояснення синергізму м'язів полягає в тому, що вони відображають відносно примітивне рішення рухової координації, здійснюване філогенетично «старішими» відділами нервової системи, такими як спинний мозок [146]. Ці рішення можуть бути повторно виражені, коли ці системи ізольовані (наприклад, після інсульту [147]). У інших випадках ЦНС може працювати над придушенням цих більш примітивних рішень, розриваючи їх координаційні структури або обходячи їх, щоб більш точно адаптувати поведінку [148].

Повідомлялося про синергію м'язів в різних завданнях на моторику: постуральна синергія [149], синергії під час ходьби [150], бігу [151, 152], їзди на

велосипеді [153], під час захоплення і утримання предметів [154]. З теоретичної точки зору синергізм являє собою функціональні сенсомоторні модулі, які є результатом поєднання елементарних змінних і поводяться як єдині функціональні блоки [155, 156]. За допомогою синергії був змодельований процес схоплювання і активного дотику рукою [157].

Існують різні обчислювальні моделі синергізму м'язів, наприклад, розклад невід'ємної матриці (невід'ємний матричний алгоритм факторизації) [123, 158]. На додаток до невід'ємного матричного алгоритму факторизації існують інші алгоритми лінійної факторизації, такі як незалежний компонентний аналіз (independent component analysis) і незалежний факторний аналіз (independent factor analysis) [137].

В даний час існують взаємозалежні типи синергії обговорювані в дослідженнях присвячених експериментальним дослідженням рухів людини. Анатомічні та нервові фактори комбінуються щоб сформувати скоординовані рухи суглобів, часто згадується як кінематичні синергії, тобто одночасні коваріації при відносно незалежних змінах кутів суглоба [159]. Наявність кінематичних синергій також описано під час руху рукою [160], і під час рухів які вимагають навичку (кваліфікованих рухів), наприклад друкування на клавіатурі [161]. Інша модель синергічних ефектів – кінетичні синергії, які описуються спільною зміною сили або (обертального моменту) також спостерігалися, при генерації сили декількома пальцями, наприклад, під час завдання стиснення [162] або під час вимушеної взаємодії різних пальців [163]. Синергії м'язів, які засновані на просторовій і часовій координації багаторазових ЕМГ, були виявлені під час статичних положеннях руки [164, 165] або під час розвитку сили м'язами пальців [166]. М'язові синергії є варіабельними; м'язи, що утворюють певну синергію, при реалізації одного й того ж самого руху можуть демонструвати не тільки однакові, але й помітно різні рівні активації [164, 167]. Менше зусилля, що розвивається певним м'язом, може компенсуватися більшими зусиллями інших м'язів, причому інтегральні рухові феномени (рухи кінцівки або зусилля, що

розвиваються нею) можуть бути в даному випадку однаковими або досить близькими.

Недавні дослідження людей і нелюдських приматів припускають існування областей мозку, які регулюють м'язову і кінематичну синергію [168, 169, 170]. Під час рухами пальців було розглянуто синхронізацію сигналів активності мозку у людей. Виявлено тимчасові переходи між первинною моторною зоною та премоторними, переддодатковими, та додатковими, моторними зонами. Подібні анатомічні особливості моторної кори можуть відображати існування функційних переходів в моторному плануванні і виконанні рухів [171]. Недавні дослідження функціональної організації та принципів діяльності, рухової області кори головного мозку, підтверджують думку про те, що рухові області кори головного мозку контролюють синергію м'язів, підтримуючи таким чином більш складні інтегровані рухи [172].

#### **1.4. Моторний контроль**

Руховий контроль (моторний контроль) – це область фізіології, яка досліджує, як нервова система взаємодіє з іншими частинами тіла і навколишнім середовищем, щоб генерувати цілеспрямовані, скоординовані дії [173]. Існує кілька впливових гіпотез в області моторного контролю: гіпотеза рівноважної точки (референтна конфігурація), гіпотеза неконтрольованого різноманіття і ідея синергії, заснована на принципі моторного достатку. Гіпотеза рівноважної точки заснована на ідеї управління порогами активації нейронних пулів, що забезпечує основу для аналізу як добровільних, так і мимовільних рухів. Зокрема, контроль одного м'яза може бути адекватно описаний зі змінами порогу набору моторних одиниць під час повільного розтягування м'язів (поріг тонічного розтягуючого рефлексу). На відміну від ідей внутрішніх моделей гіпотеза рівноважної точки не передбачає нейронних обчислень механічних змінних. Гіпотеза неконтрольованого різноманіття заснована на динамічному системному підході до рухів; вона пропонує інструментарій для аналізу синергічних змін в

надлишкових наборах елементів, пов'язаних зі стабілізацією потенційно важливих змінних продуктивності [174]. Недавні розробки поняття синергії, гіпотези неконтрольованого різноманіття і гіпотези рівноважної точки припускають, що ці, раніше розділені питання можуть бути об'єднані природним і продуктивним способом. Це досягається на основі двох принципів, принципу достатку і принципу мінімальної кінцевої дії. Синергічний контроль не є обов'язковим для природних рухів людини, в деяких завданнях він може бути відсутнім, його можна вивчати і модифікувати. Його головна перевага полягає в тому, щоб дозволити центральній нервовій системі використовувати набір елементарних змінних для одночасного виконання кількох завдань, не жертвуючи точністю виконання будь-якого з них. Було проведено кілька досліджень, на особливих групах населення, які продемонстрували, що це потенційно потужна основа для вирішення прикладних проблем моторного контролю, таких як наслідки спеціалізованої практики (легка атлетика), порушення руху і наслідки реабілітації [175]. В оглядовій статті Латаш з колегами пропонує новий погляд на давню концепцію синергії. Автори пропонують оперативне визначення, завдяки якому синергізм піддається кількісній оцінці з використанням основи гіпотези неконтрольованого різноманіття. Що показує, як синергізм може конкурувати або співіснувати на різних рівнях нейромоторної ієрархії, і брати участь у виробництві будь-яких добровільних дій. Це також пов'язує ідею ієрархії синергізму з фізіологічною гіпотезою моторного управління, а саме з гіпотезою рівноважної точки [176]. Альтернативний погляд був запропонований як принцип достатку, який вважає очевидні надлишкові ступені свободи корисними і навіть життєво важливими для багатьох аспектів рухової поведінки.

Перераховані питання вказують на необхідність проведення ряду досліджень, які доповнять науку новими даними про особливості активації м'язів руки людини під час реалізації довільних двосуглобових циклічних рухів руки з постійним зовнішнім навантаженням, а також синхронних бімануальних рухів. Обрана тематика належить до сфери наукових інтересів стосовно нейрофізіологічних механізмів координації активності м'язів, що у різних

напрямках розробляється співробітниками відділу фізіології рухів Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України.

## РОЗДІЛ 2

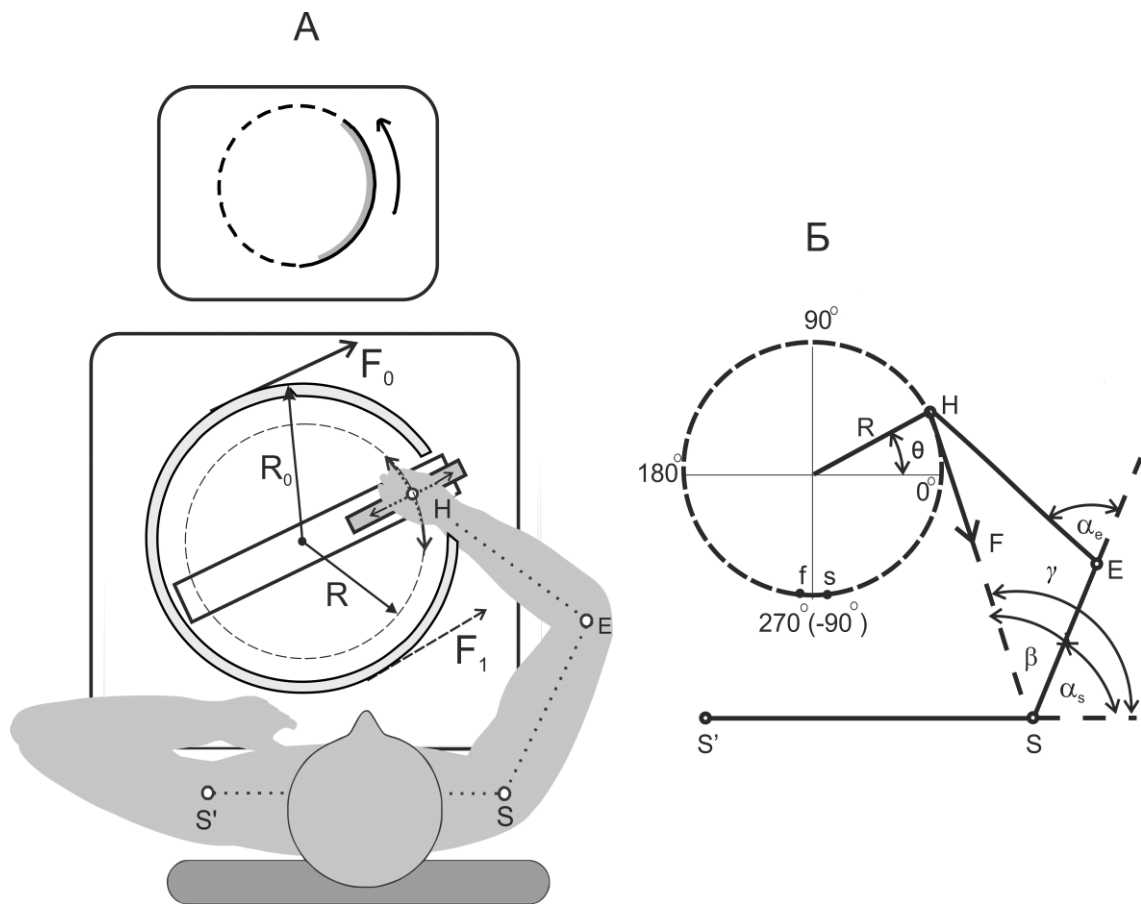
### МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження було розділено на дві експериментальні групи. Перша група експериментів була присвячена дослідженню ЦМК, що надходять до м'язів, які розгинають та згинають ліктьовий та плечовий суглоби під час кругових, повільних (небалістичних) двосуглобових рухів в горизонтальній площині. В даній групі прийняли участь шість тестованих (вік 21-27 років). Дана група експериментів була проведена на базі Інституту фізіології ім. О.О. Богомольця, Національної академії наук, м. Київ, Україна. В другій групі експериментів досліджували координацію активності м'язів флексорів та екстензорів плечових та ліктьових суглобів під час реалізації синхронних бімануальних рухів у горизонтальній площині. В даній групі прийняло участь дев'ять спортсменів-веслувальників академічної греблі (вік 19-29 років). Всі спортсмени входять до складу національної збірної Польщі. Данна частина експериментів проводилася на базі Академії фізичного виховання і спорту, м. Гданськ, Польща. Всі добровольці не мали неврологічних захворювань та порушень функцій скелетно-м'язового апарату. Загалом дослідження було проведено на шістнадцяти добровольцях-чоловіках (вік від 19 до 29 років).

#### **2.1. Умови проведення експерименту та експериментальна установка**

2.1.1. Експериментальна установка для дослідження двосуглобових кругових рухів в горизонтальній площині

Механічний пристрій, для відповідних досліджень, розроблений у нашому відділі, представляє собою круглу платформу з можливістю обертання навколо вертикальної осі в горизонтальній площині (2.1.1, А). Прилад встановлений на суцільну основу за допомогою підшипників. На круглій платформі розташовувалася жорстко прикріплена поперечна консоль, по якій в радіальному



**Рис. 2.1.1. Схема експериментальної установки та організації тестів.**

*A* - загальний вид зверху;  $F_0$  - розташування еластичної стрічки, що відповідає навантаженню спрямованому за рухом годинникової стрілки;  $F_1$  - розташування еластичної стрічки, що відповідає навантаженню спрямованому проти руху годинникової стрілки;  $R$  - радіус обходу цільової траєкторії.  $R_0$  - радіус повороту круглої платформи.  $H$  - координати кисті руки в зоні руків'я маніпулятора;  $E$  - координати ліктьового суглоба;  $S$  - координати плечового суглоба.  $S'S$  - відстань між центрами обертання плечових суглобів.  $SE$ ,  $EH$  - довжини сегментів плеча та відстань від ліктьового суглоба до руків'я маніпулятора, відповідно.  $HS$  - відстань між кистю руки та плечовим суглобом. *B* - схема, яка використовується для визначення моментів сил та кутів плечового ( $\alpha_s$ ) і ліктьового ( $\alpha_e$ ) суглобів; ( $\theta$ ) - кут обертання руків'я.  $F$  - зовнішня сила, яка діє на кисть руки.  $\beta$  - кут між плечовою ланкою та лінією  $HS$ .  $\gamma$  - кут між фронтальною площиною тестованого та лінією  $HS$ . Точки  $s$  і  $f$  позначають початкову і кінцеву точки при русі проти годинникової стрілки.

напрямку переміщала каретка з руків'ям для фіксації руки випробуваного. Радіус повороту платформи складав 20 см ( $R_0$ ). Людина відстежувала довільним рухом руки тест-траєкторію в горизонтальній площині оперативного простору. Кисть, ліктьовий і плечовий суглоби знаходились в горизонтальній площині; зап'ястя було м'яко знерухомлено бандажем. Рука, на рівні ліктьового суглоба підвішувалася за допомогою троса і лямки до стелі. Це дозволяло нівелювати вплив ваги руки і уникнути відхилень положення ліктя від площини рухів при їх реалізації. Висота положення плечового суглоба підлаштовувалася за допомогою зміни положення тіла на спеціальному стільці. Зовнішнє навантаження створювалося за допомогою попередньо розтягнутої еластичної стрічки (довжина – 6 м, опір стрічки змінювався в межах від 1.3 до 2.0 Н.), яка була натягнута по дотичній до круглої платформи і забезпечувала обертальний момент, який міг бути скерований за рухом годинникової стрілки ( $M_{cw}$ ) або проти нього ( $M_{ccw}$ ) (рис. 2.1.1, А). Були використані два потенціометричні датчики для вимірювання кута обертання фіксованого руків'я ( $\theta$ ) та його радіального переміщення відносно центра платформи ( $R$ ). Таким чином, система реєструвала положення кисті в полярній системі координат з центром, що збігався з віссю платформи. Сигнали від датчиків використовувалися для *off-line* розрахунку суглобових кутів і моменту сили. (пункт 2.4.1).

В експерименті застосовували два комп'ютери. На екрані першого одночасно відображалася еталонна траєкторія руху у вигляді кола радіусом 18 см ( $R$ ), обмеженого діапазоном від  $-90^\circ$  до  $270 (90)^\circ$  і траєкторія реального руху, який реалізувала людина. Швидкість тестових рухів складала 18 град/сек. Другий комп'ютер використовувався для реєстрації сигналів механограми і ЕМГ, відведених від досліджуваних м'язів (підрозділ 2.2).

Перед тестованим ставилася задача домогтися близького поєднання двох променів, що переміщаються по екрану. Один промінь являв собою командний сигнал, а другий - реальне положення кисті, яка охоплювала руків'я. Тестові рухи представляли собою повільні рівномірні переміщення руків'я по колу у двох напрямках: за рухом годинникової стрілки ( $L_{cw}$ ) або проти нього ( $L_{ccw}$ ), кожний з

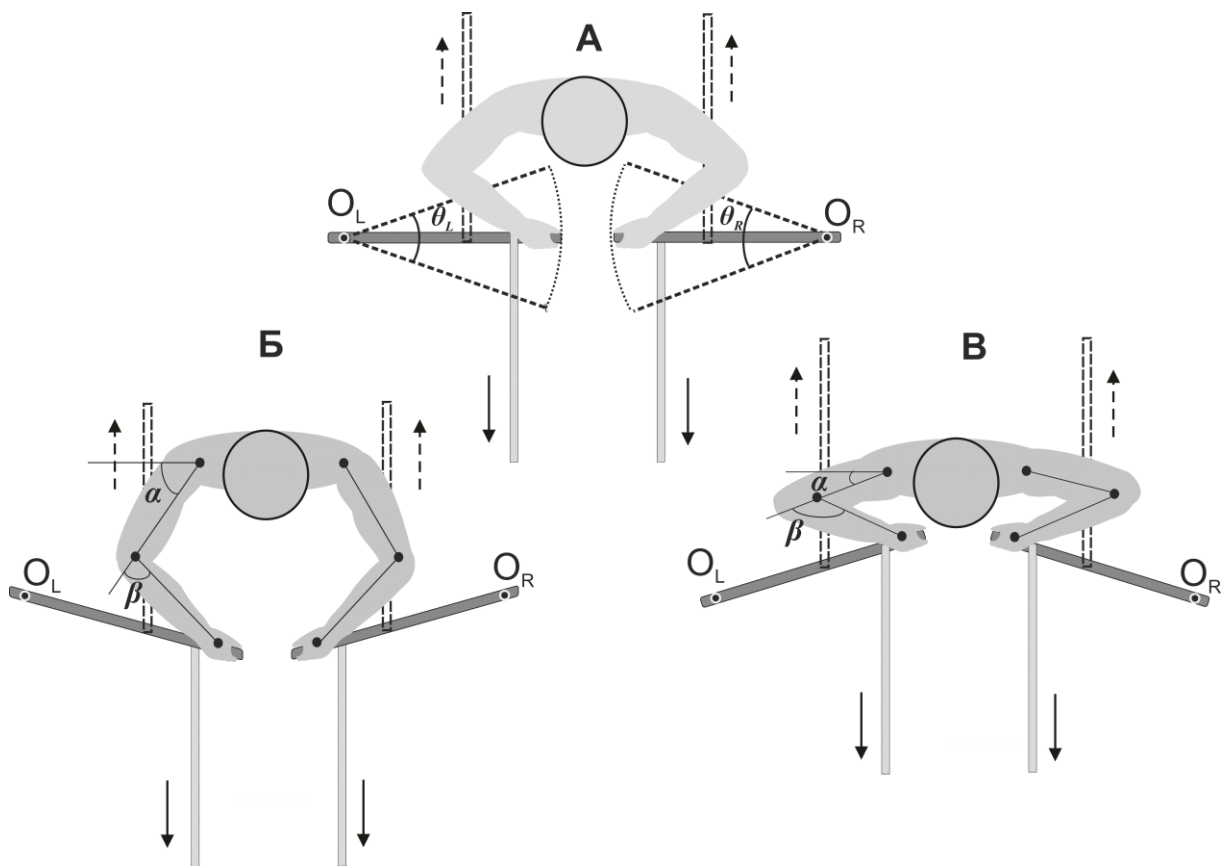


цих напрямків виконувався проти двох можливих напрямків зовнішнього навантаження, що діє також за рухом годинникової стрілки ( $M_{cw}$ ) або проти нього ( $M_{ccw}$ ). Таким чином, досліджувалося 4 можливих комбінацій напрямків руху і дії навантаження:  $M_{cw}-L_{cw}$ ;  $M_{cw}-L_{ccw}$ ;  $M_{ccw}-L_{cw}$ ;  $M_{ccw}-L_{ccw}$ . У разі зовнішнього моменту спрямованого за рухом годинникової стрілки тест-рух починався в точці  $s$  і закінчувалося в точці  $f$ , потім після 5 сек. зупинки подібний рух починався у зворотному напрямку (з точки  $f$  в точку  $s$ ). У разі протилежно спрямованих моментів ( $M_{ccw}$ ), перший тест рух починався в точці  $f$ , а закінчив у точці  $s$ , після зупинки рух починався у зворотному напрямку (з точки  $s$  в точку  $f$ ) (рис. 2.1.1). Через технічні обмеження експериментальної установки, точки  $s$  і  $f$  були зрушені на  $4-6^\circ$  від лінії  $-90^\circ$  ( $270^\circ$ ). Перед кожним експериментом, вимірювались відстані між центрами плечового і ліктьового суглобів, а також між центром ліктьового суглоба і осі руків'я для обчислення кутів плечового і ліктьового суглобів  $\alpha_s$ ,  $\alpha_e$ , (пункт 2.4.1).

2.1.2. Експериментальна установка для дослідження бімануальних рухів, що імітують парне веслування

Механічна частина експериментальної установки схематично показана на рис. 2.1.2. Тестований сидів у кріслі з регульованим положенням сидіння перед спеціальним столом; рівень пахв знаходився на 10–15 см вище поверхні столу. Тестований тримався кистями обох рук за руків'я двох рухомих важелів, встановлених на столі на вертикальних осях обертання; конструкція вузлів обертання за рахунок використання кулькових підшипників забезпечувала мінімізацію опору тертя при рухах важелів. Відстані від центрів обертання важелів до середини руків'їв складали 66 см. Відстань між центрами обертання весел становила 160 см. За допомогою еластичних стрічок, довжиною по 4.0 м (у не розтягнутому стані), створювалося зовнішнє навантаження: розгинальне (спрямоване вперед) та згинальне (спрямоване назад) відносно фронтальної площини тіла тестованого. Його збільшення відбувалося за рахунок приєднання додаткових еластичних стрічок. Відстані від центра обертання весла до точки

прикладання зовнішнього зусилля складало 60 см та 37 см коли зовнішнє навантаження було розгинальним або згинальним, відповідно.



**Рис. 2.1.2. Схема експериментальної установки та організації тестів.**

$O_R$  та  $O_L$  – осі обертання важелів. На А  $\theta_R$  та  $\theta_L$  – робочі діапазони кутових переміщень важелів. На Б та В – положення рук тестованого та важелів при ініціації тест-руху (Б) та при фіксації положення після першої фази останнього («на себе», В). Показані значення кутів в плечових та ліктьових суглобах ( $\alpha$  та  $\beta$  відповідно). Суцільною стрілкою показано напрямок дії зовнішнього навантаження: розгинальне відносно фронтальної площини тіла; пунктирною – згинальне. Детальніші пояснення в тексті.

Кутові зміщення важелів при реалізації тест-рухів у всіх серіях складало приблизно 30 град та могли варіювати в межах  $\pm 5$  град залежно від довжини ланок рук тестованого. Значення кутів обертання важелів вимірювалося за

допомогою прецизійних потенціометрів, встановлених на осях обертання; нульові рівні сигналів відповідали середнім положенням важелів (рис. 2.1.2, А).

Синхронні тест-рухи обох рук починалися з положення, показаного на рис. 2.1.2, Б, коли зовнішні кути між осями плеча та передпліччя (у ліктьових суглобах) та між фронтальною площею грудей та осями плечових ланок кінцівок (у плечових суглобах) складала по 60 град. За візуальним сигналом (появою курсора на екрані монітора) тестований починав рух руків'їв «на себе» до крайнього положення (В). У перебігу руху тестований, переміщуючи сигнали від датчика кута лівого важеля, мав відслідковувати з максимальною точністю рух командного трапецієподібного сигналу, та сигналу у вигляді синусоїди. Траєкторії сигналів візуалізувалися на екрані двопробеневого монітора.

Тривалість переміщення руків'їв «на себе» складала 0.4, 1.0 або 2.0 с, з подальшим утриманням досягнутого положення – 6.0 с. Після чого рух реалізувався в зворотному напрямку («від себе») до досягнення вихідного положення. Тривалість цієї фази руху також складала від 0.4 до 2.0 с. Відтворення синусоїдального сигналу виконувалось зі зміною режиму виконання бімануального руху – зручний темп (ЗТ), зворотний зв'язок (ЗЗ) та максимальний темп (МТ).

Як видно з рис. 2.1.2, бімануальні тест-рухи в даному експерименті були певною мірою подібні до рухів рук веслувальника при парному веслуванні на шлюпках або академічних човнах. Рухи важелів «на себе» відповідали фазі активного гребка, а рухи «від себе» – занесенню весел перед наступним гребком.

## **2.2. Реєстрація електроміографічної активності та її аналіз**

Відведення поверхневої ЕМГ проводилось за допомогою парних поверхневих електродів («Віорас System EL 503», США, відстань між центрами 25 мм), які розміщувались на правій або обох руках тестованого на черевці м'яза. При дослідженні електроди були розміщені на м'язах відповідно до схем Конрада (2006 г.), які широко використовуються в дослідженнях ЕМГ [177]. Реєстрували активність 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*, флексор плечового суглоба), *m. deltoideus, pars scapularis* (*D ps*, екстензор плечового суглоба).

В експериментальних серіях по дослідженню кругових рухів використовували пакет програм LabVIEW 6 і 7. У режимі *off-line* сигнали ЕМГ піддавалися двонапівперіодному випрямленню і низькочастотній фільтрації (цифровий фільтр Баттерворта четвертого порядку з частотою зрізу 5 Гц). У дослідженнях бімануальних рухів, генеровану м'язову активність посилювали за допомогою багатоканального підсилювача (16-канальний підсилювач біопотенціалів, («CWE Inc.», США) і піддавали фільтрації (смуга пропускання 10–5000 Гц). Відведену ЕМГ-активність вказаних 12 м'язів (по 6 на кожній руці) та сигнали від датчиків оцифровували за допомогою АЦП (Power 1401 data acquisition system) з використанням програми Spike2 («Cambridge Electronic Design», Великобританія); частота дискретизації складала  $10^4$  та  $2 \times 10^3$  с<sup>-1</sup> відповідно. Сигнали від згаданих датчиків кутів важелів з урахуванням антропометричних характеристик тестованого використовувались для обчислення значення зовнішніх суглобових кутів плечових та ліктьових суглобів. Для аналізу даних *off-line* використовували програмні засоби Origin 8.0 («OriginLab Corp.», США) та SPSS 17.0 («IBM Business Analytics», США). Оцифровані записи ЕМГ піддавали двонапівперіодному випрямленню та низькочастотному фільтруванню (фільтр Баттерворта четвертого порядку, полоса пропускання 0–10 Гц); така процедура призводила до фазового зсуву відносно вихідного запису ЕМГ приблизно на 130–150 мс [178]. В останньому блоці експериментів (підпункт 2.3.3.3) після цього дані тесту розділяли на частини, що відповідали двом послідовним «гребкам». Далі кожну частину тесту, включаючи всі сигнали механограм і ЕМГ, піддавали повторній дискретизації, таким чином, щоб сигнали кінцевого результату мали стандартну 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 усереднюватися для подальшого аналізу. Після попередньої обробки сигнали усереднювали по десяти реалізаціях одного й того ж самого тесту. Після чого сигнали ЕМГ нормувалися у відсотках до рівня ЕМГ-сигналів м'язів, які були зареєстровані при створенні тестованим добровільного максимального зусилля (ДМЗ). Для отримання такої ЕМГ-активності м'язів плечового поясу і плеча під час відтворення кругових рухів (пункти 2.3.1, 2.3.2) випробуваному пропонували з максимальною силою здійснювати згинаюче зусилля, в результаті якого проводилася реєстрація максимальної ЕМГ-активності згиначів. Відповідно для отримання максимальної ЕМГ-активності м'язів-розгиначів випробуваний розвивав максимальне зусилля в напрямку одночасного розгинання плечового і ліктьового суглобів. Цей тест проводився після виконання основних завдань. Перед виконанням основних завдань записувалася ЕМГ спокою, для отримання такої ЕМГ-активності м'язів плечового поясу і плеча випробуваному пропонували протягом 10 с. не рухатися і повністю розслабити м'язи пояса верхньої кінцівки.

Для нормування сигналів ЕМГ в третій групі експериментів (пункт 2.3.3) тестований виконував бімануальні ізометричні скорочення «на себе» та «від себе» важелів. Учасник сидів у стандартній експериментальній позиції, ліктьовий і плечовий суглобові кути становили близько 90 і 70 градусів.

### **2.3. Протокол експериментів**

2.3.1. Створення повільних двосуглобових рухів в близькому до ізотонічного режиму

Схема проведення експерименту, під час якого тестований створював кругові рухи у горизонтальній площині, наведено на рис. 2.1.1. Тест складався з 2-х серій (1 та 2). Для руху по колу, що становило завдання експерименту, випробуваний за 2 секунди повинен був вийти на вихідну точку (s) і відстежувати

рівномірний криволінійний рух маркера-курсора проти руху годинникової стрілки (прямий хід). Після закінчення прямого ходу, із затримкою 5 с, рух виконувався у зворотному напрямку ( $L_{cw}$ ), (зворотний хід). Зовнішнє навантаження в цьому разі прикладалося за годинниковою стрілкою ( $M_{cw}$ ) (тест-рухи 1). Після чого випробовуваний повинен розслабити м'язи кінцівки і повернутися у вихідне положення (центр кола). Значення кутів у суглобах змінювалося відповідно до руху по колу. Тест-рухи 2 склалися з аналогічної задачі, тільки напрямком початку руху прямого ходу і руху маркера-курсора змінювалися на протилежний – за рухом годинникової стрілки ( $L_{cw}$ ) (рух починався з точки f), а зовнішнє навантаження було спрямоване проти руху годинникової стрілки ( $M_{ccw}$ ). Інші умови були аналогічні таким у тест-русі 1. Тривалість обходу повного циклу кола складала 45 с.

У даних експериментальних умовах реєстрували ЕМГ, що відводилися від восьми м'язів, вказаних у підрозділі 2.2. Окрема серія складалася з 15 однакових спроб. Після кожної спроби правильність виконання завдання і якість запису ЕМГ візуально оцінювалися експериментатором і при необхідності, спроба могла, бути повторена додатково. Для подальшого аналізу залишали 10 кращих реалізацій даної серії. Кожна реалізація поділялася одно- двохвилинними періодами відпочинку і повним розслабленням м'язів.

### 2.3.2. Відтворення синхронних бімануальних рухів, що імітують парне веслування

Схему проведення експерименту, наведено на рис. 2.1.2. В умовах проведення другої групи експериментів досліджували координацію активності м'язів-флексорів та екстензорів плечових та ліктьових суглобів під час реалізації синхронних бімануальних рухів, імітували веслування (траєкторія, яку повинен був відслідковувати випробовуваний, візуально задавалась у вигляді трапеції на моніторі комп'ютера), подібних до таких під час веслування. Рухи здійснювалися в горизонтальній площині проти дії зовнішнього навантаження, з різною тривалістю активних фаз руху (0.4, 1.0 і 2.0 с). Положення тестованого протягом

кожного експерименту було таким, як описано у пункті 2.1.2. У даних експериментальних умовах реєстрували ЕМГ, що відводилися від шести однойменних м'язів кожної руки: *m. brachioradialis*, *m. biceps brachii, caput breve*, *m. biceps brachii, caput longum*, *m. triceps brachii, caput longum*, *m. pectoralis major*, *m. deltoideus, pars scapularis*. Кожний блок тестів включав в себе по десять реалізацій рухів з різною тривалістю наростання руху, які розділялася двохвилинними періодами відпочинку.

2.3.2.1. Відтворення синхронних бімануальних рухів, що імітують парне веслування з різним рівнем зовнішнього навантаження

Рухи здійснювалися в горизонтальній площині проти дії, розгинального зовнішнього навантаження – меншого (одна еластична стрічка) та більшого (до весел додатково прикріплялися ще по одній еластичній стрічці) з різною тривалістю активних фаз руху (0.4, 1.0 і 2.0 с).

Тестований повинен був виконувати рух, який включав в себе переміщення руків'їв важелів «на себе» та «від себе», розділених фазою фіксації крайнього положення після першої фази (тривалість 6.0 с); поєднуючи на моніторі комп'ютера два промені, які відображали положення лівого важеля з командним трапецоїдним сигналом. Кожний експеримент складався з двох серій, відповідно до рівня зовнішнього навантаження, яке прикладалося. В першій серії дані рухи тестований здійснював в горизонтальній площині проти дії, розгинального зовнішнього навантаження – меншого (одна еластична стрічка) з різною тривалістю активних фаз руху (0.4, 1.0 і 2.0 с). В другій серії тестований відтворював рухи з більшим навантаженням; тривалість активних фаз руху була такою ж як і в першій серії.

2.3.2.2. Відтворення бімануальних двосуглобових рухів з різним напрямком зовнішнього навантаження

В другому блоці експериментів досліджували особливості центральної координації моторних команд, під час простих бімануальних рухів, які

виконувались проти дії розгинальних та згинальних зовнішніх навантажень, з різною тривалістю активних фаз руху (0.4, 1.0 і 2.0 с).

При «тест-рухах 1» зовнішні навантаження, були розгинальними, тобто проти першої фази руху. На початку «тест-руху 1» зовнішні навантаження, приведені до точок прикладання зусиль тестованого (руків'їв), складала 28 Н, а з досягненням кінцевого положення руків'їв та його фіксації – 33 Н. Під час реалізації «тест-рухів 2» зовнішні навантаження на руків'ях були згинальними; на вихідній позиції руків'їв вони складала 19 Н, а у фінальному положенні (після руху важелів «на себе») – 15 Н. Всі інші умови були аналогічні описаним у підпункті 2.3.2.1.

### 2.3.2.3. Генерація різних типів бімануальних рухів

Умови проведення даного блоку експериментів були такими як і у випадку проведення першого блоку досліджень (підпункт 2.3.2.1).

Тестований мав виконати два блоки моторних завдань при різних середніх величинах зовнішнього зусилля – 32 Н та 64 Н у нульовому положенні важелів. У разі максимальних зміщень важелів «на себе» зусилля складала 44 та 88Н відповідно. В кожній серії до весел прикладалося розгинальне зовнішнє навантаження, як показано на рис. 2.1.2. 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. Відслідкування траєкторії руху було можливим завдяки тому, що сигнал лівого гоніометра виводився на екран монітора, і тестований мав як найточніше відтворювати траєкторію руху мітки. Таким чином, доброволець мав змогу відстежувати положення тільки лівого «весла»; положення правого важеля при цьому задавалося виключно кінестетичним та частково зоровим контролем. Відмітимо, що еталон для рухів



при більшому зовнішньому навантаженні не вираховувався спеціально; в даному випадку за еталон також приймалися параметри першого тесту першого блоку. У другому тесті кожного блоку тестований мав виконувати 18–20 «гребків» у максимально швидкому темпі (МТ). Ще раз згадаємо, що перший та третій тести виконувалися без відстежування траєкторії рухів лівого важеля.

## 2.4. Математичний аналіз результатів

2.4.1. Оцінка рухо-залежних значень суглобових кутів і моментів зовнішніх сил, що діють на суглоби.

На початковому етапі експериментів, для обох напрямів навантаження ( $M_{cw}$ ,  $M_{ccw}$ ) були визначені зміни моментів зовнішнього навантаження, прикладеного до руки тестованого (відносно центра обертання платформи). Спочатку визначали зміну моментів зовнішнього навантаження, що були пов'язані зі зміною сили еластичної стрічки в залежності від її довжини:

$$M(\theta) = \frac{(F_2 - F_1) \cdot R_0}{(\theta_2 - \theta_1) \cdot R} \cdot (\theta - \theta_1) + F_1 \frac{R_0}{R}, \quad (2.4.1)$$

де:  $\theta_{1,2}$  – початкові і кінцеві значення кута повороту;  $R_0$  – радіус повороту платформи,  $R$  – радіус кола, протягом тест-руху,  $F_{1,2}$  – виміряні значення сили еластичної стрічки на кордонах діапазону руху.

Відповідні координати проекції сили, прикладеної до кисті тестованого в точці Н, наступні:

$$F_x = -\frac{M(\theta)}{R} \cdot \cos(\theta); F_y = \frac{M(\theta)}{R} \cdot \sin(\theta), \quad (2.4.2)$$

Моменти зовнішніх сил в суглобах, розраховувалися перемноженням відповідних векторів:

$$\vec{M}_s = \vec{r}_s \times \vec{F}; \vec{M}_e = \vec{r}_e \times \vec{F}, \quad (2.4.3)$$

де  $r_s$  – вектор, спрямований від плечового суглоба до зап'ястя і складає відстань  $SH$ ,  $r_e$  – вектор, спрямований від ліктьового суглоба до зап'ястя і складає відстань  $EH$ . Вектори визначаються за формулами:

$$\vec{r}_s = \begin{bmatrix} H_x - S_x \\ H_y - S_y \end{bmatrix}; \vec{r}_e = \begin{bmatrix} H_x - E_x \\ H_y - E_x \end{bmatrix}, \quad (2.4.4)$$

де індекси  $x, y$  є відповідні декартові координати плечового (S) і ліктьового (E) суглобів кисті руки (H) (рис.2.1.1).

Аналогічним чином визначаються кути ліктьового і плечового суглобів ( $\alpha_e; \alpha_s$ ).

Відстань від плечового суглоба до зап'ястя розраховується наступним чином:

$$|\vec{r}_s| = \sqrt{(H_x - S_x)^2 + (H_y - S_y)^2}, \quad (2.4.5)$$

Довжини плеча та передпліччя ( $L_s; L_e$  – вимірювалися у кожного тестованого до початка експерименту). Кут  $\gamma$  розраховується за формулою:

$$\gamma = \text{atan}\left(\frac{H_y - S_y}{H_x - S_x}\right), \quad (2.4.6)$$

Формула для визначення суглобових кутів:

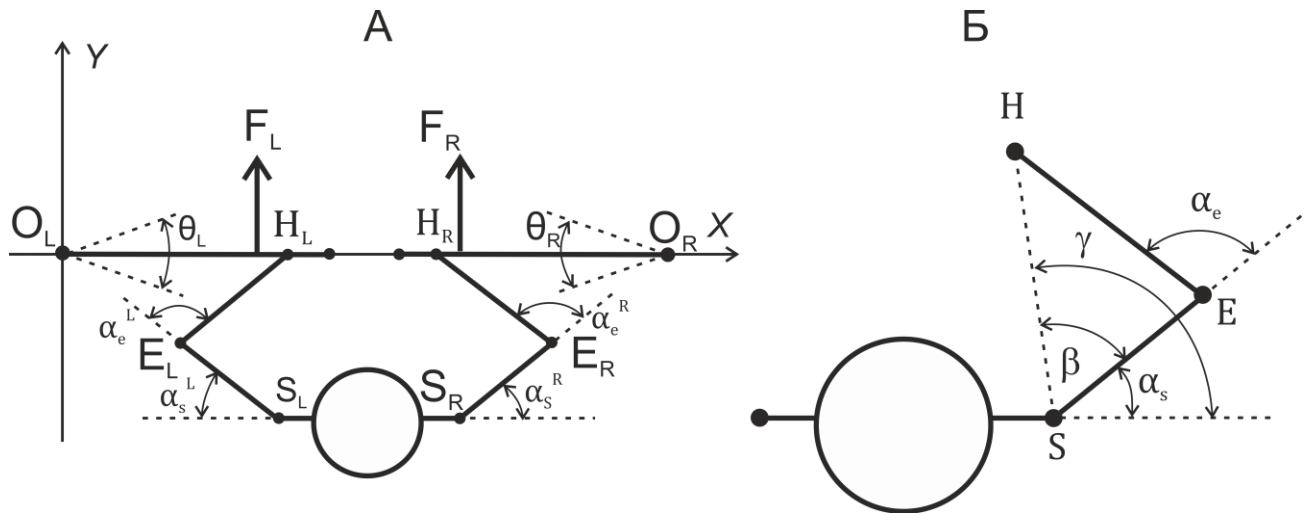
$$\alpha_s = \gamma - \beta; \quad \alpha_e = \pi - \alpha \cos\left(\frac{L_e^2 + L_s^2 - L^2}{2 \cdot L_e \cdot L_s}\right), \quad (2.4.7)$$

З використанням отриманих значень будували графіки, на яких представлено залежність суглобових кутів і моментів сил, що діють на суглоби, від кута повороту руків'я (пункт 3.1.1) [179].

#### 2.4.2. Офф-лайн аналіз суглобових кутів

Жорсткий механічний зв'язок сегментів руки тестованого з важелями, під час руху дозволяє точно обчислити записи суглобових кутів ( $\alpha_e(t), \alpha_s(t)$ ), які

змінюються відповідно до положення важеля ( $\theta(t)$ ) (рис. 2.4.1). У цій схемі вісь абсцис рисунка проходить через центри обертання важелів  $O_L$  і  $O_R$ , і початок координат збігається з лівим центром ( $O_L$ )



**Рис. 2.4.1.** Схема експериментальної установки з описом геометрії щодо взаємного розташування рухливих сегментів руки і важелів.

На А –  $S_R, S_L; L_R, L_L; H_R, H_L$  – координати плечового, ліктьового суглобів та кістей, правої та лівої рук;  $S_R E_R, E_R H_R; S_L E_L, E_L H_L$  – довжина сегментів плеча та передпліччя правої та лівої рук, відповідно.  $\alpha_s^R, \alpha_s^L; \alpha_e^R, \alpha_e^L$  – зовнішні суглобові кути плеча та ліктя, правої та лівої рук.  $F_R, F_L$  – сила правої та лівої еластичних стрічок. На Б показані значення зовнішніх кутів в плечовому та ліктьовому суглобах ( $\alpha_s$  та  $\alpha_e$  відповідно). Інші позначення такі ж як на рис. 2.1.2. Детальніші пояснення в тексті.

Координати плечових суглобів (точки  $S_R, S_L$ ) і довжини сегментів плеча і передпліччя ( $SE = L_s; EH = L_e$ ) були визначені до початку експериментів; позиції рук на важелях були стандартними для всіх випробовуваних ( $R = OH = 66\text{см}$ ) (розгинальне зовнішнє навантаження) (пункти 3.2.1, 3.2.2, 3.2.3),  $R = OH = 37\text{см}$ -згинальне зовнішнє навантаження (пункт 3.2.2). Координати положення кістей рук ( $H_R, H_L$ ) для різних кутів повороту важелів, визначені наступними тригонометричними виразами:

$$H_R = O_R + R \cdot \left[ \frac{-\cos(-\theta_R)}{\sin(-\theta_R)} \right]; H_L = O_L + R \cdot \left[ \frac{\cos(-\theta_L)}{\sin(-\theta_L)} \right], \quad (2.4.8)$$

Формули для розрахунку кутів плечового ( $\alpha_s$ ) і ліктьового ( $\alpha_e$ ) суглобів такі ж, як описано в пункті 2.4.2.

З використанням отриманих значень будували графіки, на яких представлено залежність суглобових кутів від кута повороту важелів (пункти 3.2.2, 3.2.3) [180, 181].

2.4.3. Розрахунок статичних та динамічних компонентів в усереднених записах ЕМГ.

Наступний метод використовувався для кількісного порівняння, інтенсивності активації різних м'язів (рис. 2.4.2). Такий підхід дозволяє оцінити вклад динамічних і статичних компонентів в усереднених записах ЕМГ. По-перше, в межах 2 с інтервалів  $\Delta T_0$  и  $\Delta T_1$  були визначені два статичні рівні в усереднених записах ЕМГ:  $E_0$  - інтенсивність ЕМГ фону і  $E_1$  - інтенсивність стаціонарної активації до початку фази руху важелів (рис. 2.4.2 А).  $E_0$  близька до нуля в першій групі м'язів (згиначі ліктьового і розгиначі плечового суглобів) і, як правило, досягає невеликих позитивних значень у другій групі (розгиначі ліктьового і згиначі плечового суглобів). Під час фази утримання,  $E_1$  збільшилася в порівнянні з  $E_0$  в першій групі м'язів і скоротилася в другій групі (рис. 2.4.2.Б).

Статичні компоненти  $E_{st}$  усереднених реакцій ЕМГ були апроксимовані з використанням наступних функцій:

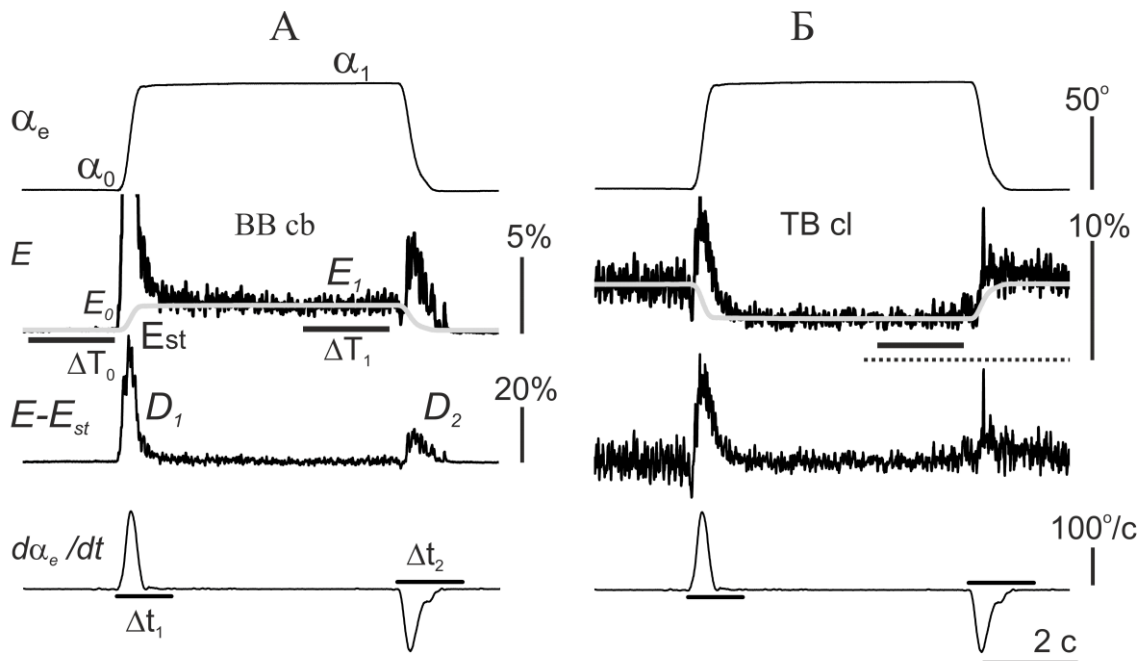
$$E_{st}(t) = E_0 + \frac{\alpha(t) - \alpha_0}{\alpha_1 - \alpha_0} (E_1 - E_0), \quad (2.4.9)$$

де параметри  $\alpha_0$ ,  $E_0$  і  $E_1$  представляють усереднені значення суглобового кута та ЕМГ-інтенсивності, обчисленої протягом двох-секундних інтервалів  $\Delta T_0$  та  $\Delta T_1$  до фази руху.

Динамічна частина реакції визначалася шляхом вирахування з первісного

запису ЕМГ раніше визначеного статичного компонента:

$$\rho_{xy}(m) = \frac{E\{(X_n - \mu_x) \cdot (Y_{n+m} - \mu_y)\}}{\sigma_x \cdot \sigma_y}, \quad (2.4.10)$$



**Рис. 2.4.2. Розрахунок динамічних компонентів в усереднених записах ЕМГ.**

Дана процедура застосована для аналізу реакцій м'язів флексорів (А) і екстензорів (Б).  $D1$  та  $D2$ - перший та другий динамічні компоненти, відповідно,  $\alpha_e$  – усередненні значення зовнішнього кута ліктьового суглоба,  $\alpha_0, \alpha_1$  – значення зовнішнього кута ліктьового суглоба в інтервалах  $\Delta T_0$  и  $\Delta T_1$ ;  $E$ - інтенсивність ЕМГ,  $E_0$  - інтенсивність ЕМГ фону і  $E_1$ - інтенсивність стаціонарної активації до початку фази руху важелів «від себе» в тест-русі;  $\Delta T_0$  и  $\Delta T_1$  – проміжки часу, в яких визначалися інтервали  $E_0$  та  $E_1$ .  $E - E_{st}$  – динамічна частина реакції.  $(d\alpha_e/dt)$  перша похідна записів руху.  $E_{st}$  - рівень стаціонарної фази ЕМГ (статичний компонент).  $\Delta t_1$  і  $\Delta t_2$  – часові інтервали динамічних компонентів. Вертикальні шкали – інтенсивність ЕМГ, нормована відносно такої при максимальному довільному скороченні вказаних м'язів, %. Детальні пояснення в тексті.

Інтегральні динамічні компоненти ( $I_{dc}$ ), які описують зміни ЕМГ активності протягом фаз руху, були визначені шляхом інтегрування  $E_{dyn}$  всередині відповідних часових інтервалів  $\Delta t_1$  і  $\Delta t_2$ . Для обчислення даних інтервалів, використовували першу похідну відповідних змін суглобового кута (нижні ряди на рис. 3.2.3. А, Б). Оскільки динамічні зміни активності зазвичай перевищували тривалість фаз руху, відрізки інтегрування  $\Delta t_1$  і  $\Delta t_2$  в подальшому були збільшені в 1,5 рази відносно похідних хвиль. В результаті, інтегральні динамічні компоненти під час фаз руху важелів «на себе» (1) і «від себе» (2) були визначені за наступною формулою:

$$D_{1,2} = \frac{\int \Delta t_{1,2} E_{dyn}(t) dt}{\Delta R}, \quad (2.4.11)$$

де  $E_{dyn}$  визначається за формулами 2.4.9 і 2.4.10;  $\Delta t_1$  і  $\Delta t_2$  представляють часові об'єднання протягом фаз руху важелів «на себе» і «від себе», відповідно; і  $\Delta R$  – тривалість активної фази руху командного сигналу, тобто 2.0, 1.0 або 0.4с. Як показано на рис. 2.4.2, реакції як м'язів-згиначів, так і м'язів-розгиначів містять позитивні динамічні компоненти [180].

#### 2.4.4. Оцінка зміни динамічних та статичних компонентів

Для кількісної оцінки змін амплітуд динамічних компонентів ЕМГ-активності досліджуваних м'язів ми розраховували окремо їх значення (рис. 3.2.8, 3.2.9). З цією метою в кожному блоці тестів для кожного нормованого запису ЕМГ визначались інтервали динамічних компонентів – D1 (2–4 с, фаза руху важелів «на себе») і D2 (9–12 с, фаза руху важелів «від себе»), в межах яких обчислювалося їх середнє значення. Отримані значення даного параметра були усереднені для кожного м'яза окремо по кожній серії. Така ж сама процедура виконувалася для обчислення середнього значення статичних компонентів ЕМГ (5–8 с) (рис. 3.2.10) [181].

#### 2.4.5. Оцінка ступеня синхронізації позиційних та ЕМГ-сигналів

Оцінка синхронності виконання моторного завдання обома руками починалась із обчислення функції крос-кореляції між сигналами, що відображували динаміку положення важелів, і сигналами ЕМГ, відведеними від однойменних м'язів правої і лівої рук. Вказана функція крос-кореляції сигналів  $X$  та  $Y$  обчислювалася за формулою:

$$\rho_{xy}(m) = \frac{E\{(X_n - \mu_x) \cdot (Y_{n+m} - \mu_y)\}}{\sigma_x \cdot \sigma_y}, \quad (2.4.12)$$

де  $m$  – значення зміщення одного сигналу відносно іншого в тих або інших точках;  $n$  – точка, в якій обчислювалося значення сигналу;  $\mu_x, \mu_y$  – середні значення сигналів  $X$  та  $Y$ ;  $\sigma_x, \sigma_y$  – стандартні (середньоквадратичні) відхилення;  $E\{\}$  – процедура усереднення по точках  $n$ .

Приклади крос-кореляційних функцій наведено на рис. 2.4.3. Рис. 2.4.3 А ілюструє результати суперпозиції 17 пар механограм «гребків» правим (П) і лівим (Л) важелями (1) та відповідних 17 крос-кореляційних функцій (2). На фрагментах Б цього ж самого рисунка показані ЕМГ-активність м'язів D ps обох рук і відповідні крос-кореляційні функції. Далі до уваги бралася крос-кореляційна функція для даних сигналів при нульовому зміщенні  $\rho_{xy}(0)$ . На рис. 2.4.3 А, 2.4.3 Б, 2 це значення відмічено вертикальною лінією.

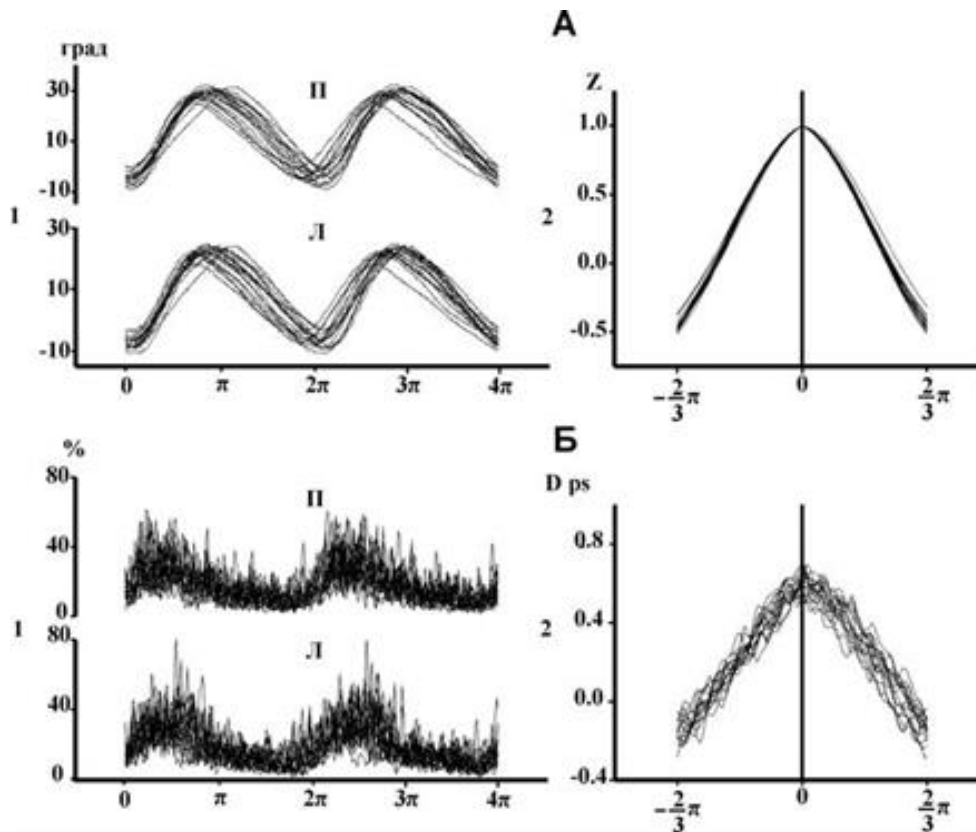
Для статистичних оцінок за рівень синхронності двох сигналів приймався результат  $z$ -перетворення Фішера [182]. Така процедура виконувалася з метою перетворення коефіцієнта кореляції (КК), значення якого може варіювати між -1 та 1, у величину, котра наближено відповідає стандартному розподіленню. Це добре видно із фрагмента на рис. 2.4.3 А, 2, де значення кореляції між сигналами механограм важелів практично дорівнюють одиниці і у такому вигляді не придатні для статистичних обчислень [183].

Перетворення Фішера обчислювалося за наступною формулою:

$$Z_{xy} = \frac{1}{2} \cdot \ln \left( \frac{1 + \rho_{xy}(0)}{1 - \rho_{xy}(0)} \right), \quad (2.4.13)$$

де  $\rho_{xy}$  – значення КК між сигналами X та Y, обчислені за формулою 2.4.12.

Для наведених вище математичних обчислень використовували програму OriginPro 8.5 («OriginLab Corp», США).



**Рис. 2.4.3.** 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 D ps правої (П) та лівої (Л) рук, Б,2 - суперпозиція 17 крос-кореляційних функцій для ЕМГ цих м'язів. На 1 по осі абсцис – фазу руху, радіани; по осі ординат – кути повороту важелів, град (А) і рівень ЕМГ, нормований, що до 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.*



## 2.5. Статистичний аналіз результатів

Для статистичної оцінки результатів застосовували процедуру багатофакторного дисперсійного аналізу з повторними вибірками (multifactor ANOVA with repeated measurement), яка дозволяє оцінити вплив зміни експериментальних умов тесту на параметри руху. За допомогою трифакторного дисперсійного аналізу оцінювався вплив трьох факторів – напрям зовнішнього навантаження (M), напрям руху (L) і зони рухів (Z). Перші 2 фактора мають 2 рівня ( $M_{ccw}$  або  $M_{cw}$ ;  $L_{ccw}$  або  $L_{cw}$ ), а третій включає три рівня (зони I, II, III і IV, V, VI для м'язів ліктьового і плечового суглобів, відповідно) (пункт 3.1.1). Для кожного м'яза у 10-ти тестах використовуються чотири комбінації навантаження і напрямів руху ( $M_{ccw}-L_{ccw}$ ,  $M_{ccw}-L_{cw}$ ,  $M_{cw}-L_{ccw}$ ,  $M_{cw}-L_{cw}$ ); середні значення інтенсивності ЕМГ вираховуються в кожному з тестів. Отже, 8 м'язів, 10 реалізацій, 2 напрямки навантаження, 2 напрямки руху і три зони руху, повна кількість усереднених значень ЕМГ, які задіяні в аналіз становить 960 ( $8 \times 10 \times 2 \times 2 \times 3$ ). Крім цього ми розраховували значення спостережуваної потужності ( $\pi$ ) для ANOVA, рівень значущості якої прийняли за 0.05. За допомогою чотирьохфакторного дисперсійного аналізу оцінювався вплив чотирьох факторів – фактор напрямку руху – D –: «на себе» (D1) або «від себе» (D2); коефіцієнт латералізації – S –: ліва (Л) або права (П) рука; коефіцієнт навантаження – P –: одна або дві еластичні стрічки; і коефіцієнт швидкості руху V – (тривалість активної фази руху: 0.4, 1.0 та 2.0 с) (пункт 3.2.1). В пункті 3.2.2. як перший фактор використовували фактор латералізації – ліву або праву руку. Другим фактором виступав напрямок зовнішнього навантаження – вперед (розгинальне) або назад (згинальне) відносно фронтальної площини тіла випробуваного. Третім фактором була тривалість фаз переміщення важелів (0.4, 1.0 або 2.0 с), а четвертим – динамічний компонент – перший (D1) або другий (D2). За рівень статистичної значущості приймалося значення  $P < 0.05$  та  $P < 0.01$ .

В пункті 3.2.3 як перший фактор розглядали величину зовнішнього навантаження; цей фактор мав два рівні, що відповідали меншому і більшому навантаженням. 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» («IBM», США).

## РОЗДІЛ 3

### РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Робота базується на даних, отриманих при вивченні характеристик центральних моторних команд, що надходять до м'язів плечового поясу та плеча людини в залежності від зміни прикладання зовнішнього навантаження та напрямку початку руху під час повільних, циклічних, кругових рухів у горизонтальній площині, а також від рівня та напрямку зовнішнього навантаження, швидкості активної фази руху, та типу рухової задачі під час реалізації синхронних бімануальних рухів, що імітують парне веслування. Даний експериментальний підхід дає можливість дослідити особливості центральної організації моторних команд, і з'ясувати, яким чином створюються цілеспрямовані рухи м'язами багатосегментарної кінцівки. У пункті 3.1.1 досліджували двосуглобові рухи змінного напрямку, які створюються скороченням м'язів плечового поясу та плеча (тобто м'язів, що керують рухами плеча та передпліччя) [179, 184]. У пункті 3.2.1 аналізували симетричні, бімануальні рухи, що візуально відслідковуються, виконані проти різних рівнів зовнішнього навантаження [180]. У пункті 3.2.2 аналізували залежність характеристик ЦМК, що забезпечують реалізацію бімануальних рухів в умовах зміни напрямку зовнішнього навантаження та швидкості активної фази рухів [181]. У пункті 3.2.3 вивчали особливості центральної активації м'язів верхніх кінцівок людини в залежності від режиму виконання циклічного бімануального руху та рівня зовнішнього навантаження [183].

#### **3.1. Активація м'язів при відтворенні двосуглобових рухів**

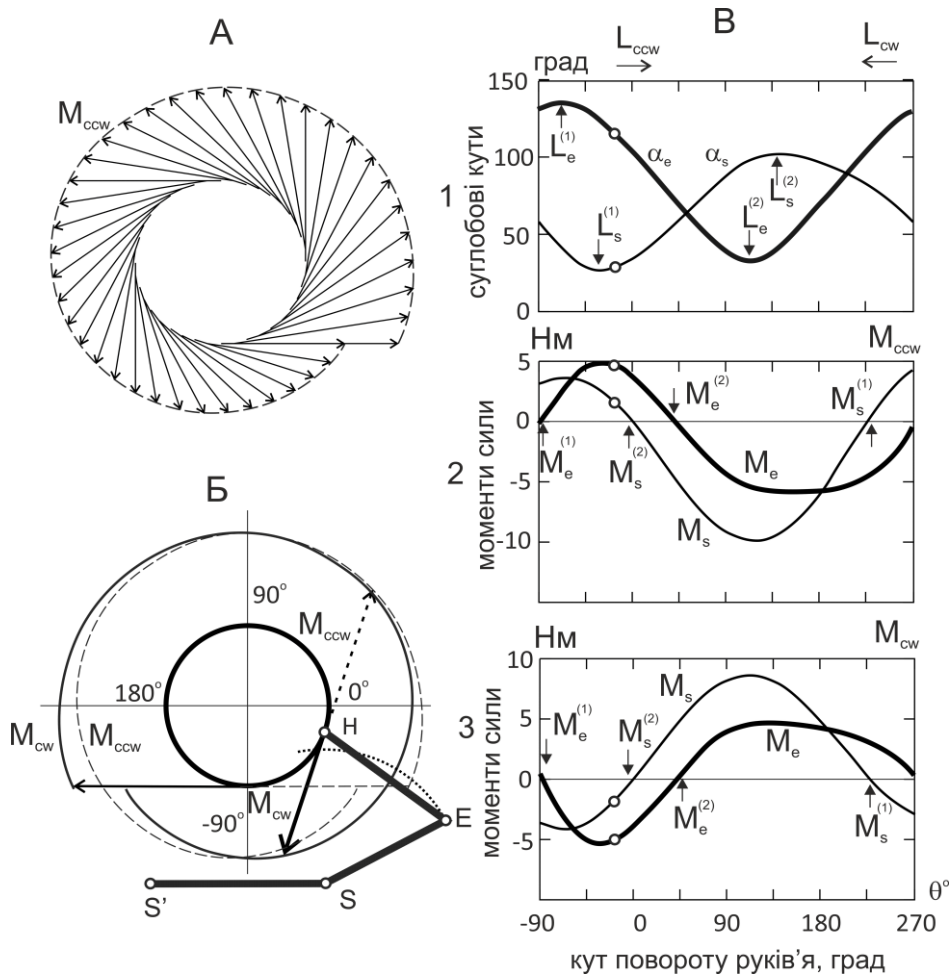
3.1.1. Активація м'язів плечового поясу та плеча час реалізації кругових рухів верхньої кінцівки з різними комбінаціями напрямків руху та зовнішнього навантаження.

Дослідження двосуглобових рухів правої руки людини були проведені на шести добровольцях-чоловіках (вік 21–27 років).

Основною метою дослідження було порівняти інтенсивність ЕМГ м'язів ліктьового і плечового суглобів під час двосуглобових, повільних, циклічних, кругових рухів, які створюються рукою тестованого в горизонтальній площині при різних комбінаціях зовнішнього навантаження і напрямку руху (рис. 2.1.1) [185, 186, 187].

Для подальшого аналізу на записах моментів сили в суглобах вираховували точки перетину нульової лінії, тобто перехід дії навантаження від згиначів до розгиначів, та навпаки ( $M_s^{(1,2)}$ ,  $M_e^{(1,2)}$ ) (рис. 3.1.2, фрагменти 3, 4). На записах зміни суглобових кутів ( $L_e$ ,  $L_s$ ) визначали відповідні екстремуми значень, які свідчили про перехід від подовження до скорочення відповідних м'язів та навпаки ( $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$ ) (рис. 3.1.2, фрагменти 1, 2). В останньому випадку використовували записи похідних змін суглобових кутів ( $da/d\theta$ ).

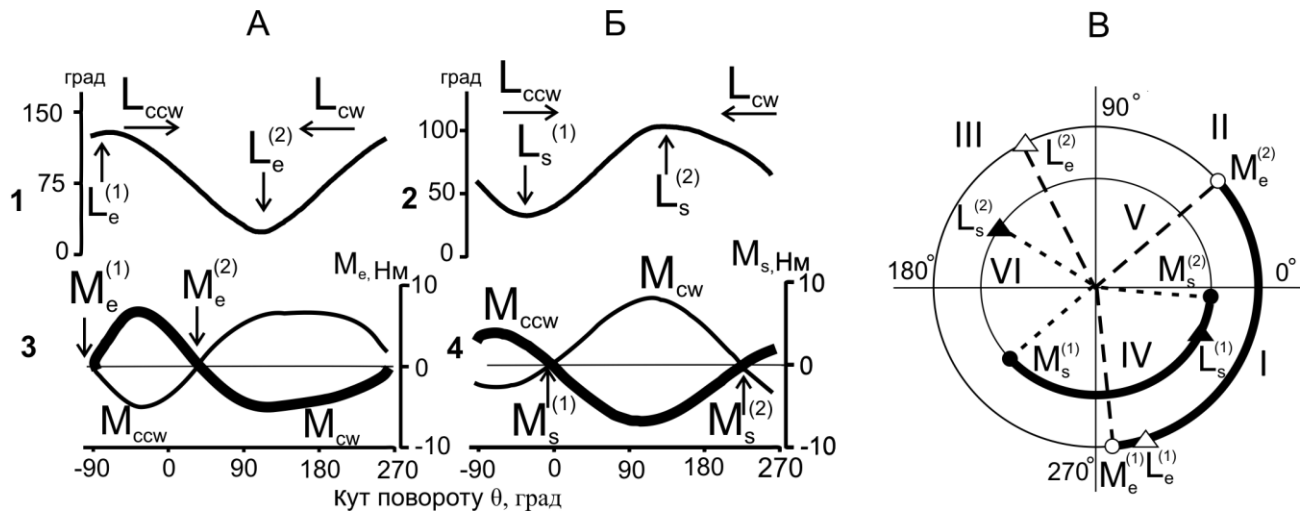
Напрямок зміни довжини м'язів  $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$  та знака моментів сил  $M_s^{(1,2)}$ ,  $M_e^{(1,2)}$  змінювався двічі протягом повного циклу руху. Розташування точок  $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$  та  $M_s^{(1,2)}$ ,  $M_e^{(1,2)}$  можна показати за допомогою кругових діаграм з розміщенням цих точок в залежності від кута повороту; окремі кола для різних суглобів вводяться тільки для зручності (рис. 3.1.2, В). Точки  $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$  і  $M_s^{(1,2)}$ ,  $M_e^{(1,2)}$  ділять траєкторію руху на зони з різним механічним положенням м'язів. У випадку, коли точки  $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$  і  $M_s^{(1,2)}$ ,  $M_e^{(1,2)}$  не збігаються одна з одною, вони будуть ділити обидва кола на чотири сектори. Однак, зовсім близьке розташування точок, де м'язи переходять від скорочення до подовження і навпаки, та точок зміни напрямку зовнішніх сил, на діаграмі, тобто  $L_e^{(1)}$ ,  $M_e^{(1)}$  (коло ліктьового суглоба) і  $L_s^{(1)}$ ,  $M_s^{(2)}$  (коло плечового суглоба) роблять вищеописані 4 сектора зайвими для цілей аналізу ЕМГ. На першому етапі можна знехтувати дією точок «зміна довжини»  $L_e^{(1)}$  і  $L_s^{(1)}$  на активність м'язів. Таким чином, ймовірно, буде досить введення трьох зон поділу всього діапазону руху: I-III – ліктьовий суглоб і IV-VI – плечовий суглоб.



**Рис. 3.1.1. Кінематичний аналіз кругового руху.**

А- показана дія зовнішнього моменту сили, направлено проти годинникової стрілки ( $M_{ccw}$ ). Б - Годограф відображає вектори зовнішнього крутного моменту за годинниковою стрілкою ( $M_{cw}$ , суцільна лінія) і проти годинникової стрілки ( $M_{ccw}$ , пунктирна лінія); В - офф-лайн обчислення (пункт 2.4.1) плечового ( $\alpha_s$ ) та ліктювого ( $\alpha_e$ ) суглобових кутів і моментів сил плечового ( $M_s$ ) та ліктювого ( $M_e$ ) суглобів в залежності від кута повороту, прозорі точки на всіх графіках відповідають положенню руки, як показано на Б.  $L_{cw}$ ,  $L_{ccw}$  – початок руху за, та проти годинникової стрілки відповідно.  $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$  – відповідні екстремуми значень, де м'язи переходять від скорочення до подовження і навпаки;  $M_s^{(1,2)}$  та  $M_e^{(1,2)}$  – точки зміни напрямку зовнішніх сил, що діють на різні групи м'язів. Зовнішні кути (1) у згаданих суглобах, град; моменти сил (2,3), Нм. По осі ординат кут повороту руків'я ( $\theta$ ). Інші позначення такі ж як на рис. 2.1.1.

Відповідно цій схемі можливо розрізнити два незалежних модуля навантаження, яке прикладається до кожного суглоба. Для 2-х можливих напрямків зовнішніх навантажень ( $M_{ccw}$ ;  $M_{cw}$ ), навантаження, які діють на кожний з суглобів складаються з 2-х хвиль протилежних напрямків;



**Рис. 3.1.2. Механічні компоненти тест-руху.**

Усереднені записи значень суглобових кутів (1, 2) та моментів сил (3, 4) у ліктьових (А) та плечових (Б) суглобах. На В – кутова діаграма із зображенням функційних точок (окремі кола для різних суглобів вводяться тільки для зручності). Вертикальні шкали на фрагментах 1 та 2 – зовнішні кути в згаданих суглобах, град; вертикальні шкали на фрагментах 3 та 4 моменти сил, Нм. Горизонтальні шкали на фрагментах 1–4 – кут повороту руків'я ( $\theta$ ), град.  $L_{cw}$ ,  $L_{ccw}$  – початок руху за рухом годинникової стрілки та проти нього відповідно;  $M_s^{(1,2)}$  та  $M_e^{(1,2)}$  – точки зміни напрямку зовнішніх сил, що діють на різні групи м'язів;  $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$  – точки траєкторій руху, в яких м'язи переходять від скорочення до подовження і навпаки. Римські цифри на В – зони руху з навантаженням згинчів I ( $M_e^{(1)} - M_e^{(2)}$ ) і IV ( $M_s^{(1)} - M_s^{(2)}$ ) (товсті лінії) та розгиначів II + III ( $M_e^{(2)} - L_e^{(2)} - M_e^{(1)}$ ) і V + VI ( $M_s^{(2)} - L_s^{(2)} - M_s^{(1)}$ ) (тонкі лінії).

одне з цих навантажень діє на м'язи-флексори даних суглобів, у той час як ще одне діє на екстензори. Зміна напрямку зовнішньої сили викликає інверсію цих

дій. У той же час, точки зміни напрямку зовнішніх сил  $M_e^{(1,2)}$ ,  $M_s^{(1,2)}$  залишаються відносно незмінними, в групі, що складається з шести тестованих, відповідно:  $-85.54 + 2.9 (M_e^{(1)})$ ;  $36.77 + 3.3 (M_e^{(2)})$ ;  $223.21 + 5.6 (M_s^{(1)})$ ;  $-2.37 + 1.6 (M_s^{(2)})$ . Наведені вище дані представлені в градусах, як середнє  $\pm$  середньоквадратичні помилки для середніх значень, визначених для кожного тестованого протягом 40 тестів. Через нерівну тривалість хвиль навантаження відносно повної тривалості циклу руху (рис. 3.1.2, В) реверс зовнішнього навантаження змінює співвідношення між тривалостями циклів навантаження, прикладених до м'язів-антагоністів. Рис. 3.1.2, В демонструє цей процес для навантаження проти руху годинникової стрілки ( $M_{ccw}$ ), м'язи-згиначі ліктьового (Br, BB cb, BB cl) і плечового (Pm, D ps) суглобів навантажуються в секторах I і IV (позначені жирними лініями), у той час як м'язи-розгиначі (TB clat, TB cl) ліктьового і плечового (D ps) суглобів, залишаються без навантаження. Навпаки в секторах II + III і V + VI навантажуються відповідні м'язи-розгиначі. Сектори I і IV, де навантаження прикладається до м'язів-флексорів обох суглобів під час  $M_{ccw}$ , займає маленьку частину всього кола ( $\Delta\alpha_I < 180^\circ$ ;  $\Delta\alpha_{IV} < 180^\circ$ ), тоді як їх взаємодоповнюючі частини, де зовнішнє навантаження діє на м'язи-екстензори, більшу ( $\Delta\alpha_{II+III} > 180^\circ$ ;  $\Delta\alpha_{V+VI} > 180^\circ$ ). Завдяки приблизно постійним місцям розташування точок зміни напрямку зовнішніх сил ( $M_e^{(1,2)}$ ,  $M_s^{(1,2)}$ ), уздовж траєкторії руху, всі сектори є фіксованими.

На рис. 3.1.3 наведено усереднені записи електроміографічної активності досліджуваних м'язів-флексорів та екстензорів ліктьового і плечового суглобів, що зареєстрована у одного тестованого під час реалізації тест-рухів з різними комбінаціями зовнішнього навантаження та напрямків руху.

Для візуального розділення напрямку обходу цільової траєкторії – проти годинникової стрілки ( $L_{ccw}$ ) та за рухом годинникової ( $L_{cw}$ ) стрілки використовували кольори – червоний та чорний відповідно, для розділення спрямування зовнішнього навантаження проти ( $M_{ccw}$ ) та за рухом годинникової стрілки ( $M_{cw}$ ) використовували товщину лінії – товста та тонка, відповідно.

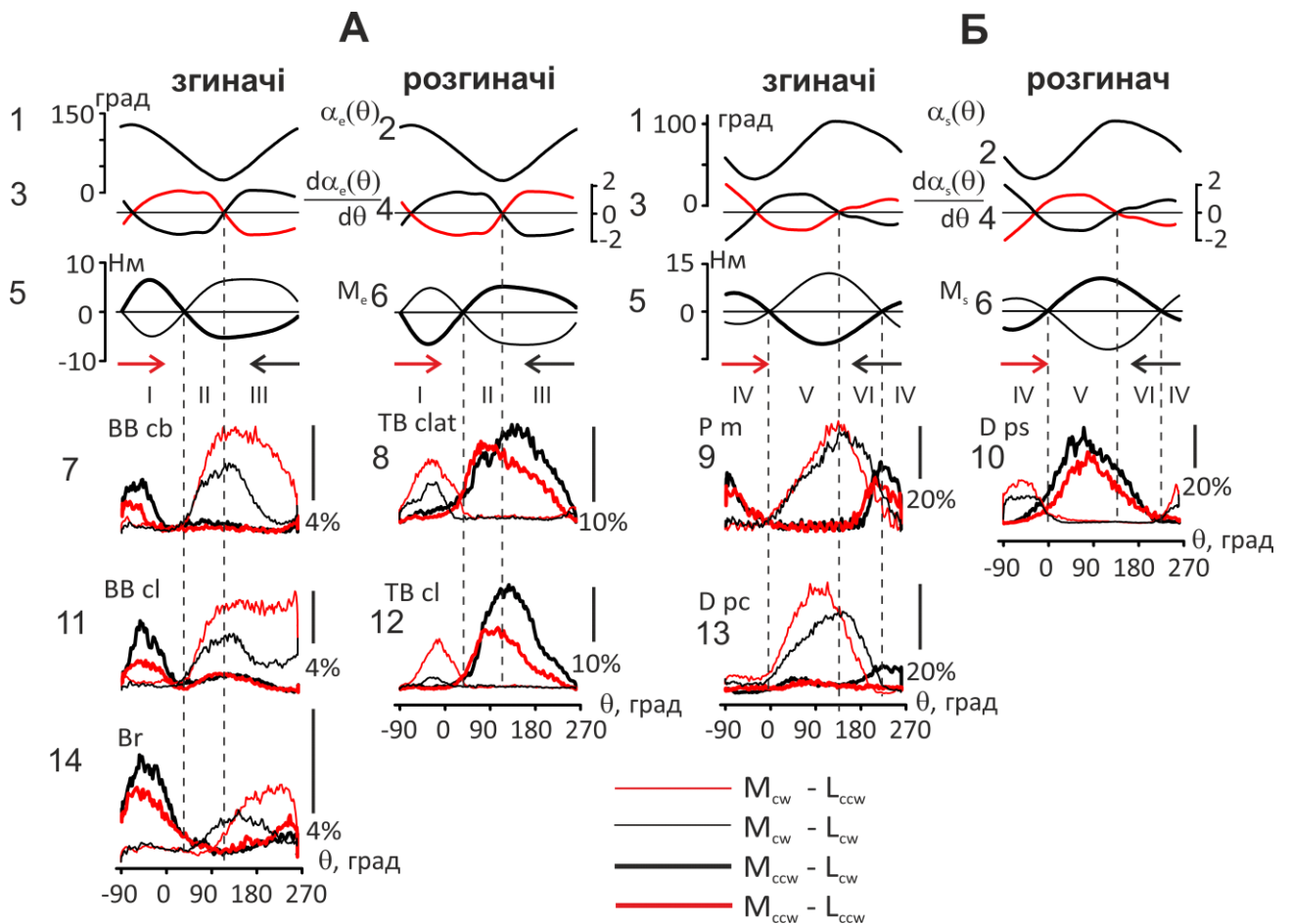


Рис. 3.1.3. Усереднені записи змін суглобових кутів (1-2), перших похідних цих змін (3-4) та змін моментів сил (5-6) у ліктьових (А) та плечових (Б) суглобах та ЕМГ-активності м'язів (7–14) під час реалізації тест-рухів із різною комбінацією зовнішнього навантаження та напрямків руху.

Тонкими червоними та чорними лініями позначені записи прямого та зворотного ходу ( $L_{ccw}$  та  $L_{cw}$ ) при дії зовнішнього навантаження за годинниковою стрілкою ( $M_{cw}$ ), товстими червоними та чорними лініями – записи прямого та зворотного ходу ( $L_{cw}$  та  $L_{ccw}$  відповідно) при дії зовнішнього навантаження проти годинникової стрілки ( $M_{ccw}$ ). Вертикальні шкали на фрагментах 7–14 – інтенсивність ЕМГ, нормована відносно такої при максимальному довільному зусиллі вказаних м'язів, %. Позначення м'язів див. Методику. Інші позначення також як на рис. 3.1.2.



Опис механічних компонентів в цьому тесті зроблено на рис. 3.1.2; крім цього додані також перші похідні зміни відповідних суглобових кутів рис. 3.1.3 (фрагменти 3, 4).

Опишемо особливості формування руху на прикладі тест-руху 1 (рис.3.1.3, 1-2, 7-14). В експерименті розглядався тест-рух у вигляді кола, під час якого передпліччя і плечова ланка рухалися синхронно і в протифазі. Під час початку руху проти годинникової стрілки ( $L_{ccw}$ ) від  $(-90^\circ)$  до  $(-35^\circ)$  відбувалося розгинання ліктьового та плечового суглобів. При подальшому русі (від  $(-35^\circ)$  до  $100^\circ$ ) значення кутів у ліктьовому суглобі змінюється в напрямку розгинання, а плечового – у напрямку згинання (від  $(-35^\circ)$  до  $135^\circ$ ). Згинання передпліччя відбувається від  $100^\circ$  до  $270^\circ$ , тоді як плечова ланка розгинається від  $135^\circ$  до  $270^\circ$ .

Після досягнення фінального положення прямого ходу ( $L_{ccw}$ ) і його утримання впродовж 5 с реалізація тест-руху у зворотному напрямку за годинниковою стрілкою ( $L_{cw}$ ) забезпечувалася розгинанням передпліччя і згинанням плеча ( $270^\circ-100^\circ$  та  $270^\circ-135^\circ$ ) відповідно, з подальшим їх рухом у протифазі: передпліччя згинається (від  $100$  до  $(-35)$ ), а плечова ланка розгинається ( $135^\circ - (-35^\circ)$ ). Закінчується зворотній рух згинанням передпліччя та плечової ланки ( $(-35^\circ)$  до  $(-90^\circ)$ ) [184].

Реакції м'язів ліктьового ( $B_r$ ,  $B_B$   $c_b$ ,  $B_B$   $c_l$ ,  $T_B$   $c_{lat}$ ,  $T_B$   $c_l$ ) і плечового ( $P_m$ ,  $D$   $r_s$ ,  $D$   $r_s$ ) суглобів показують антагоністичну модель м'язів згиначів і розгиначів, що належать кожному з суглобів; розподіл інтенсивності ЕМГ серед м'язів тісно пов'язаний з механічними параметрами тест-рухів. Основний висновок, який може бути зроблений з отриманих зразків ЕМГ полягає в наступному: інтенсивність ЕМГ залежить від механічних параметрів руху і найбільш від впливу позитивної частини хвиль навантаження, що прикладається до м'язів.

Якщо порівнювати інтенсивність ЕМГ м'язів, тільки в залежності від спрямування зовнішнього навантаження (відзначені товщиною лінії), і знехтувати різними реакціями ЕМГ (відзначені кольором), які залежать від напрямку руху, то ЕМГ-активність при спрямуванні зовнішнього навантаження

проти руху годинникової стрілки ( $M_{ccw}$ , товста лінія) локалізована для м'язів згиначів (Br, BB cb, BB cl) ліктьового суглоба переважно в межах I-ї зони, для м'язів згиначів (Pm, D ps) плечового суглоба в межах IV-ї зони. ЕМГ-активність локалізована всередині II + III зон для м'язів розгиначів (TB clat, TB cl) ліктьового суглоба і V + VI зонах для м'язів розгиначів (D ps) плечового суглоба.

ЕМГ-активність під час спрямування зовнішнього навантаження за рухом годинникової стрілки ( $M_{cw}$ , тонка лінія) локалізована переважно в межах II + III зонах для м'язів згиначів ліктьового суглоба (Br, BB cb, BB cl) і V + VI зонах для м'язів згиначів плечового суглоба (Pm, D ps) і I для м'язів розгиначів ліктьового суглоба (TB clat, TB cl) і IV зонах для м'язів розгиначів (D ps) плечового суглоба. Таким чином, якщо знехтувати деякими виходами інтенсивності ЕМГ в сусідні просторові зони руху, інтенсивність ЕМГ м'язів сильно корелює з їх навантаженням. Вищеописана кореляція краще спостерігається в м'язах ліктьового суглоба (Br, BB cb, BB cl, TB clat, TB cl), більш значні відхилення і зміни знаходяться в м'язах плечового (Pm, D ps, D ps) суглоба.

Для однакових напрямків навантаження, також можна спостерігати різницю в реакціях ЕМГ записаних при різних напрямках руху. Можна зробити висновок, що більш високий рівень інтенсивності ЕМГ, як правило, спостерігається для одного з напрямків руху ( $L_{ccw}$  – червоні;  $L_{cw}$  – чорні лінії). Таке співвідношення між інтенсивністю ЕМГ відновлюється зі зміною напрямку навантаження ( $M_{ccw}$  – товста;  $M_{cw}$  – тонка лінії). Крім того, співвідношення між інтенсивностями ЕМГ змінюється на протилежне, якщо порівнювати ЕМГ-активність при різних спрямуваннях зовнішнього навантаження (пари відзначені товстою та тонкою лініями, зареєстровані при  $M_{ccw}$  і  $M_{cw}$  навантаженнях). При спрямування зовнішнього навантаження проти руху годинникової стрілки (товсті лінії) ЕМГ-активність м'язів вище при русі за годинниковою стрілкою ( $L_{cw}$ , чорна лінія) ніж ЕМГ-активність при русі проти годинникової стрілки ( $L_{ccw}$ , червона лінія). Такий порядок спостерігається для м'язів флексорів (Br, BB cb, BB cl, Pm, D ps) і екстензорів (TB cl, TB clat, D ps) обох суглобів. На противагу цьому при спрямуванні зовнішнього навантаження за рухом годинникової стрілки (тонкі

лінії) спостерігається протилежний порядок, і ЕМГ інтенсивність зазвичай вище при русі проти годинникової стрілки ( $L_{ccw}$ , червона лінія), ніж за годинниковою ( $L_{cw}$ , чорна лінія) (рис. 3.1.3).

Відмінності, між активністю ЕМГ в залежності від руху, ймовірно, прості і більш передбачувані в зонах I (ліктьовий суглоб) і IV (плечовий суглоб), де, як вже зазначалося раніше, (див. пояснення до рис. 3.1.2) точки, де м'язи переходять від скорочення до подовження і навпаки, розташовані близько до однієї з меж зони, і дія ефектів, залежних від руху, не може бути відображена помітно в цих невеликих частинах зон. Визначення співвідношення інтенсивностей ЕМГ здається зовсім простим у цих випадках. Активне вкорочення м'яза (концентричне скорочення) генерує більш інтенсивну ЕМГ, і навпаки коли м'яз подовжується (ексцентричне скорочення) за допомогою перевищення зовнішнього навантаження, то він генерує меншу активність. Це видно в реакціях флексорів (Br, BB cb, BB cl) та екстензорів (TB cl, TB clat) ліктьового суглоба в I-й зоні, у даному випадку звертає увагу зворотній порядок розташування кривих позначених різним кольором.

Більш складна ситуація спостерігається у широких секторах навантаження, кожен з яких містить внутрішні точки, де м'язи переходять від скорочення до подовження і навпаки, у двох зонах: II + III (ліктьовий) і V + VI (плечовий) суглоби. У безпосередній близькості до даних точок, тільки м'язи ліктьового суглоба – (Br - флексор, TB clat - екстензор), та м'язи-згиначі (Pm, D pc) плечового суглоба продемонстрували помітні наведено-залежні перетини записів ЕМГ. Рівень ЕМГ-активності Br в зоні II при зовнішньому навантаженні і рухом обходу траєкторії за годинниковою стрілкою ( $M_{cw}-L_{cw}$ , тонка чорна лінія), буде вище рівня ЕМГ-активності при зовнішньому навантаженні спрямованому за рухом годинникової стрілки та обходу траєкторії проти руху годинникової стрілки ( $M_{cw}-L_{ccw}$ , тонка червона лінія); після перетину точок, де м'язи переходять від скорочення до подовження і навпаки, (відзначених лініями) поблизу кордону II і III зон, рівень ЕМГ-активності при умовах  $M_{cw}-L_{cw}$  знижується (тонка чорна лінія), і навпаки рівень ЕМГ-активності при умовах  $M_{cw}-L_{ccw}$  (тонка червона

лінія) підвищується. Схожий перетин ЕМГ-активності точок в протилежних напрямках руху бачимо в розгиначі ліктя  $TB\ clat$  і згиначах плеча  $Pm, D\ ps$  поблизу кордону V і VI зон. У всіх цих випадках, активність м'язів, що скорочуються генерують високу інтенсивність ЕМГ і зміна напрямку руху викликає передбачувані зміни в співвідношенні інтенсивності активації цих м'язів. Значна різниця рівня активації ЕМГ м'язів, пов'язаних з напрямком руху в більш широких секторах, (зони III для ліктьового суглоба, і V для плечового суглобів) може призвести до порушення закономірності перетину функційних точок, під час переходу до невеликих частин (II, VI); здається, що в цих випадках нервова система немає достатньо часу для розвитку відповідної реакції. Така поведінка може спостерігатися в реакціях  $BB\ cb, BB\ cl, TB\ cl, D\ ps$ , коли помітне перевищення інтенсивності ЕМГ під час активного скорочення в зонах III і V не дозволяє м'язам досягти необхідної інтенсивності активації у вузьких зонах II і VI.

Залежність інтенсивності різних м'язів від обох напрямків навантаження і руху, а також чітка різниця реакцій в різних зонах траєкторій руху, дозволяє використовувати MANOVA аналіз (див. підрозділ 2.5) для характеристики кількісної різноманітності ЦМК які надходять до м'язів (табл. 3.1.1, 3.1.2).

Як можна бачити з таблиць 3.1.1, 3.1.2 усереднена інтенсивність ЕМГ в основному залежить від експериментальних умов. Відповідно вище зробленому якісному опису експериментальних записів, які представлені на рис. 3.1.3, для всіх м'язів, слід зазначити наявність сильної залежності рівня ЕМГ від напрямку навантаження (колонка M в табл. 3.1.1). З іншого боку напрямок руху (колонка L) статистично вірогідно впливає на реакцію м'язів, тільки в половині випадків що, ймовірно, може бути пов'язано зі значною схожістю усереднених ЕМГ, зареєстрованих під час протилежних рухів, як в реакціях м'язів  $Bg$  і  $Pm$  (рис. 3.1.3). Відсутність визначеності у впливі фактора напрямку руху на активність ЕМГ може бути основною причиною відсутності статистичної вірогідності у впливі комбінації факторів напрямків навантаження і руху для  $Pm$  і  $D\ ps$  ( $M*L$  колонка в табл. 3.1.2). Підводячи підсумок, слід підкреслити, що у всіх м'язах

Таблиця 3.1.1

Результати багатofакторного дисперсійного аналізу значень інтенсивності ЕМГ- активності м'язів (основні фактори)

М'язи	М		L		Z	
	F	P	F	P	F	P
<b>BB cb</b>	399.57	0.000	33.80	0.000	78.26	0.000
<b>BB cl</b>	194.05	0.000	25.04	0.000	44.65	0.000
<b>Br</b>	38.91	0.000	<b>0.01</b>	<b>0.903</b>	168.96	0.000
<b>TB clat</b>	1308.82	0.000	<b>0.17</b>	<b>0.674</b>	66.02	0.000
<b>TB cl</b>	751.58	0.000	18.99	0.000	115.59	0.000
<b>Pm</b>	673.45	0.000	<b>2.94</b>	<b>0.089</b>	266.94	0.000
<b>D pc</b>	216.97	0.000	<b>0.08</b>	<b>0.777</b>	63.85	0.000
<b>D ps</b>	986.19	0.000	14.95	0.000	281.13	0.000

Примітка: М – напрямок зовнішнього навантаження (два рівні:  $M_{ccw}$ ;  $M_{cw}$ ); L – фактор напрямку руху (два рівні:  $L_{ccw}$ ;  $L_{cw}$ ); Z – фактор зони рухів, включає три рівня (зони I, II, III і IV, V, VI для м'язів ліктьового і плечового суглобів, відповідно). Межі зон визначаються відповідно до рис. 3.1.2, 3.1.3. Сірим кольором позначені випадки відсутності статистично достовірного значення даного параметру, тобто  $P > 0.05$ . Крім того, визначено параметр спостережуваної потужності ( $\pi$ ); клітини відзначені жирним шрифтом  $\pi < 0.4$ , в той час як в інших клітинах цей показник перевищив 0.8.

спостерігаються сильні впливи М і Z факторів, у той час як Z-фактор, здається, робить вагомий вплив на статистичну вірогідність в дії комбінацій факторів:  $M*Z$ ,  $L*Z$ ,  $M*L*Z$ . Останній висновок узгоджується з відсутністю такої дії в комбінації  $M*L$  в деяких м'язах (табл. 3.1.2).

Таблиця 3.1.2

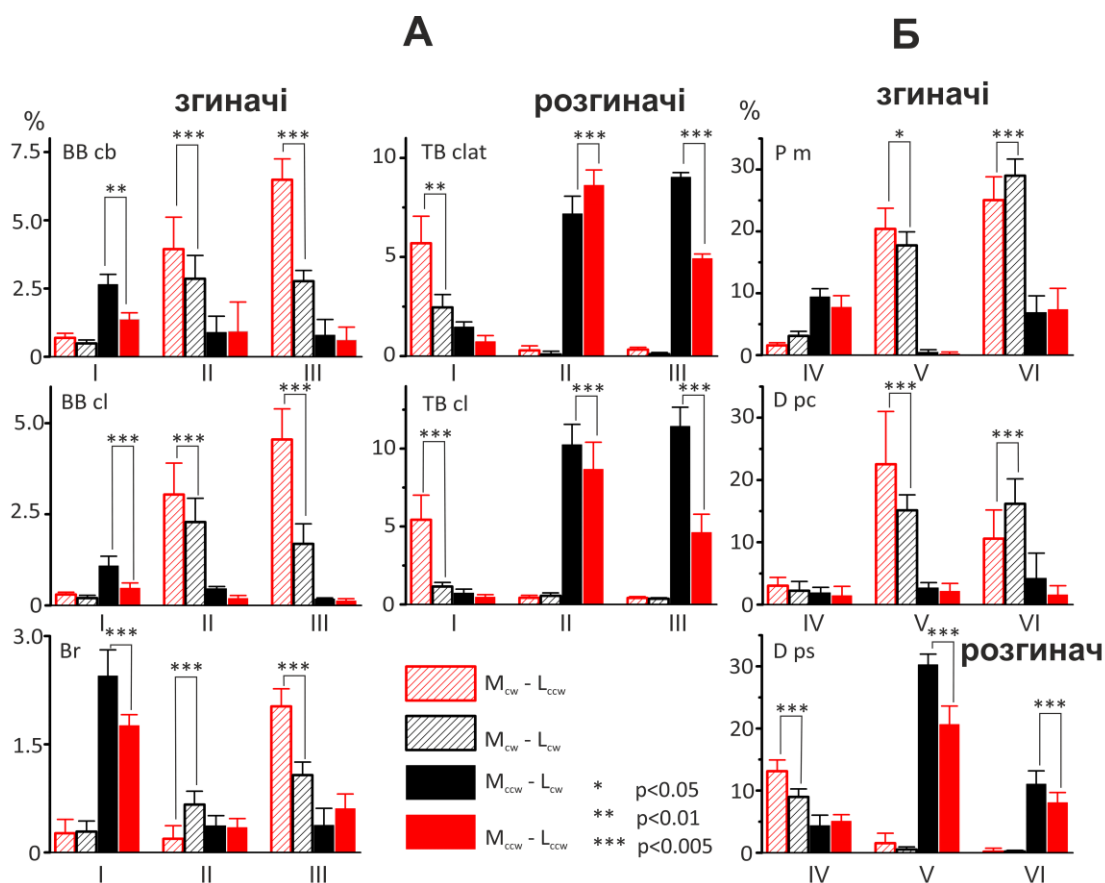
Результати багатofакторного дисперсійного аналізу значень інтенсивності ЕМГ- активності м'язів (взаємодія факторів)

М'язи	M*L		M*Z		L*Z		M*L*Z	
	F	P	F	P	F	P	F	P
<b>BB cb</b>	94.54	0.000	181.94	0.000	38.10	0.000	18.63	0.000
<b>BB cl</b>	80.40	0.000	178.93	0.000	31.18	0.000	13.67	0.000
<b>Br</b>	17.48	0.000	512.13	0.000	64.24	0.000	26.08	0.000
<b>TB clat</b>	123.46	0.000	1039.22	0.000	88.69	0.000	72.11	0.000
<b>TB cl</b>	160.77	0.000	475.23	0.000	84.87	0.000	21.52	0.000
<b>Pm</b>	<b>0.30</b>	<b>0.582</b>	420.08	0.000	5.29	0.006	6.61	0.002
<b>D pc</b>	<b>2.74</b>	<b>0.100</b>	51.12	0.000	11.98	0.000	6.33	0.003
<b>D ps</b>	94.67	0.000	926.42	0.000	44.46	0.000	18.08	0.000

Примітка: зірочки вжито для опису взаємодій факторів. Всі інші позначення як в таблиці 3.1.1.

Залежність інтенсивності ЕМГ різних м'язів від обох напрямків навантаження і руху, а також чіткі відмінності реакцій в різних зонах, дозволяють застосовувати post-hoc Bonfferoni аналіз з повторними вибірками. Це дає можливість виявити вірогідні відмінності між різними періодами рухового завдання. Цей аналіз кількісно підтверджує висновки, зроблені вище під час розгляду усереднених ЕМГ в умовах чотирьох різних комбінацій напрямку руху і зовнішнього навантаження. Результати представлені на рис. 3.1.4.

По-перше, результати post-hoc Bonfferoni-аналізу статистично підтверджують, існування достовірної різниці між ЕМГ-реакціями Br та голівками біцепсів (BB cb і BB cl); тоді як активність останніх, навпаки, була подібною.



**Рис. 3.1.4.** Результати статистичного аналізу інтенсивності ЕМГ в межах різних зон кругового руху, що визначені на рис. 3.1.2, В.

Червоними стовпчиками зі штриховкою позначені середні значення при русі прямого ходу ( $L_{ccw}$ ), чорними стовпчиками зі штриховкою – при русі зворотного ходу ( $L_{cw}$ ) під час дії зовнішнього навантаження за рухом годинникової стрілки ( $M_{cw}$ ); чорними стовпчиками позначені аналогічні величини для прямого ходу ( $L_{cw}$ ), червоними – для зворотного ( $L_{ccw}$ ) під час дії навантаження проти руху годинникової стрілки. По вертикалі інтенсивність ЕМГ, нормована щодо такої при максимальному довільному скороченні вказаних м'язів, %, для чотирьох комбінацій зовнішнього моменту ( $M_{cw}$ ;  $M_{ccw}$ ) і напрямків руху ( $L_{ccw}$ ;  $L_{cw}$ ). По горизонталі вказані зони руху (зони I, II, III і IV, V, VI для м'язів ліктьового і плечового суглобів, відповідно). Зірочками вказані випадки статистично вірогідних відмінностей між значеннями інтенсивностей ЕМГ в межах тих же зон: \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.005$ .

Наглядна відмінність реакції Вг спостерігається більше, коли зовнішнє навантаження направлене проти руху годинникової стрілки  $M_{ccw}$  (зона I, чорні та червоні стовпчики), чим коли воно направлене за рухом годинникової стрілки  $M_{cw}$  (зони II, III, стовпчики чорні та червоні зі штриховкою). Більший рівень ЕМГ-реакції зворотного ходу, що залежить від напрямку руху, в м'язах-згиначах ліктьового суглобу, спостерігалась в Вг (в II і III зонах) і була відсутньою в обох голівках біцепсів. Стосовно м'язів-розгиначів, статистично значуще підвищення активності на зворотному ході реєстрували тільки у ТВ clat (в II зоні) і воно було відсутнім у ТВ cl. В м'язах плечового суглоба, підвищення інтенсивність ЕМГ-реакцій на зворотному ході, спостерігалось тільки у флексорів (Pm та D pc, зона VI).

На рис. 3.1.5 показані усереднені записи ЕМГ-активності для групи із 6 тестованих. У всій групі тестованих (рис. 3.1.5), були зареєстровані дуже схожі реакції ЕМГ, з тими, що описана вище для одного тестованого (рис.3.1.3). Ми узагальнили відповідні результати за спеціальною процедурою групового усереднення параметрів (рис. 3.1.5).

Для об'єднання тестів, застосувалося стандартне усереднення для механічних параметрів, що б порівняти зареєстровану ЕМГ-активність у різних тестованих; застосовувалася процедура попередньої нормалізації, яка включає в себе наступні кроки. 1. Для кожного досліджуваного м'яза визначалося максимальне і мінімальне значення усереднених ЕМГ всередині групи стандартних чотирьох тестів. 2. Шкали записуваних ЕМГ в цих групах були нормовані відносно максимальних і мінімальних значень, які були прийняті в якості одиниці і нуля, відповідно. 3. Нормовані записи ЕМГ правильно згруповані у відношенні до напрямків навантаження і руху були усереднені всередині групи тестованих. Це стосується загального вигляду хвиль ЕМГ, їх відмінностей для різних комбінацій напрямків навантаження і руху. При порівнянні тестів при однакових напрямках навантаження, можна відзначити чітку відміну між реакціями ЕМГ, які були зареєстровані при протилежних напрямках руху.



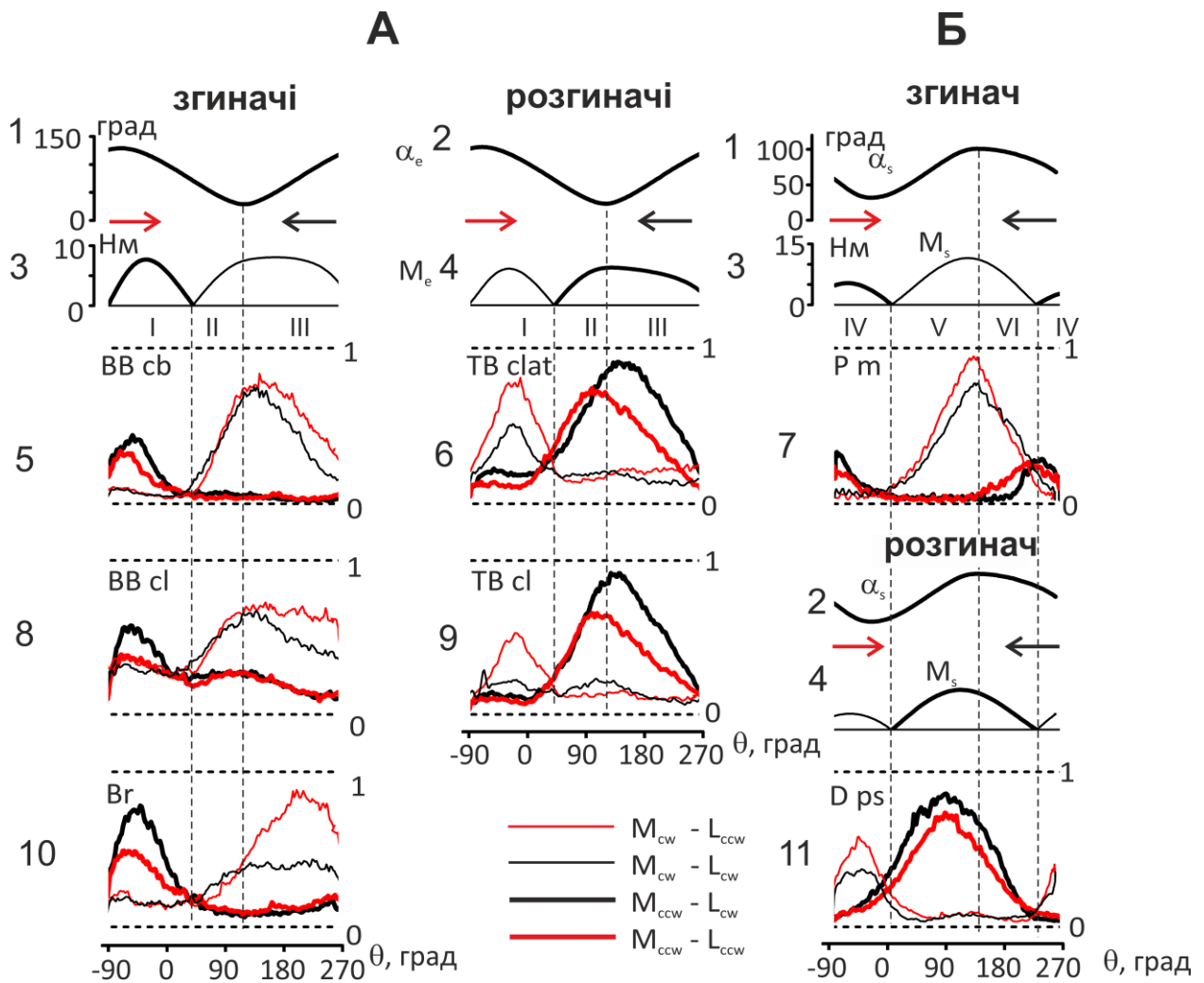


Рис. 3.1.5. Усереднені записи значень кутів (1, 2), моментів сил (3, 4) у ліктьових (А) та плечових (Б) суглобах та ЕМГ-активності м'язів (5–11) під час реалізації тест-рухів (як показано на рис. 3.1.3) із різною комбінацією зовнішнього навантаження та напрямків руху в групі із 6 тестованих.

*Інтенсивність ЕМГ, нормована відносно такої при максимальному довільному зусиллі, яка прийнята за одиницю (горизонтальні пунктирні лінії). Суглобові кути і моменти сил були усереднені без нормалізації; наведено тільки позитивні частини моментів. Інші позначення такі ж як на рис. 3.1.3.*

За умови усереднення «сукупності» з'явилася тенденція для більш явного гістерезис-залежного зв'язку між відповідними реакціями ЕМГ в зонах II (ліктьовий суглоб) і VI (плечовий суглоб), хоча така тенденція не була відмічена у всіх випадках (наприклад, в D ps м'язі). У той же час, для напрямку

навантаження проти годинникової стрілки, відхилення записів ЕМГ, яке залежить від руху краще видно в зонах III (лікотьовий) і V (плечовий) суглоби.

Основний висновок, який можна зробити з ЕМГ активності досліджуваних м'язів під час різних комбінацій напрямків навантаження і руху, наступний. Коли рух і навантаження орієнтовані протилежно один одному тобто в комбінації  $M_{cw}$ - $L_{ccw}$  для згиначів (Br, BB cb, BB cl, Pm, D ps) і  $M_{ccw}$ - $L_{cw}$  для розгиначів (TB clat, TB cl, D ps), відповідні м'язи активно скорочуються і генерують високу інтенсивність ЕМГ (концентричне скорочення). Навпаки, коли напрямок збігається, тобто комбінація  $M_{cw}$ - $L_{cw}$  для згиначів і для  $M_{ccw}$ - $L_{ccw}$  розгиначів, тест-рухи супроводжуються з розтягуванням м'яза (ексцентричне скорочування). Ця схема пояснює спостережувані різниці в записах ЕМГ м'язів згиначів і розгиначів.

Паттерни коактивації м'язів антагоністів під час виконання кругових двосуглобових рухів в основному збігаються і по окремим тестованим і в записах отриманих при груповому усередненні (відповідні рис. 3.1.3 і 3.1.5). Коактивація переважно проявляється у вигляді виходів активності того чи іншого м'яза з його зони навантаження. Наприклад, така модель активності може бути помічена у реакціях TB clat і TB cl в зоні I (рис. 3.1.5, тонка червона і чорна лінії), Pm в зоні VI, D ps в зоні IV (рис. 3.1.5, товста червона і чорна лінії,  $M_{ccw}$ -навантаження). Цікаво, що патерни ко-активації були досить стабільними і практично не залежали від напрямку руху.

Також дію змін експериментальних впливів на параметри руху було оцінено процедурою двохфакторного дисперсійного аналізу для групи із шести чоловік. За допомогою двофакторного дисперсійного аналізу ми оцінювали вплив двох факторів – режиму руху (M) і "зони" рухів (Z). Перший фактор мав чотири рівня ( $M_{ccw}$  -  $L_{cw}$ ,  $M_{ccw}$  -  $L_{ccw}$ ,  $M_{cw}$  -  $L_{ccw}$ ,  $M_{cw}$  -  $L_{cw}$ ), а другий відповідав трьом рівням (зони I, II, III і IV, V, VI для м'язів ліктьового і плечового суглобів відповідно). За рівень, що відповідає статистичній вірогідності різниць, приймалися значення  $P < 0.05$ .

Таблиця 3.1.3

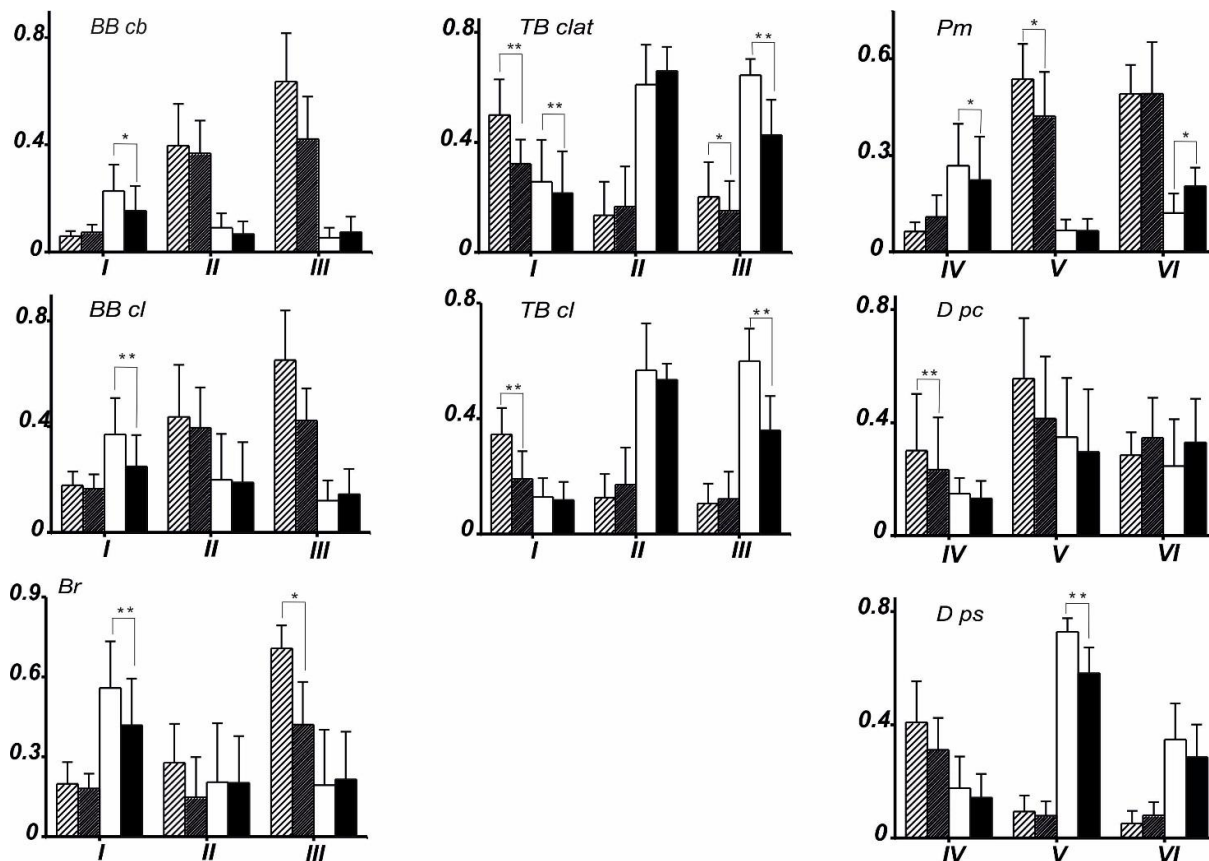
Результати двофакторного дисперсійного аналізу значень інтенсивності ЕМГ- активності м'язів для групи із 6 чоловік

М'язи	Фактори					
	режим руху (M)		зони рухів(Z)		режим руху×зони рухів (M×Z)	
	F	P	F	P	F	P
<b>BB cb</b>	16.905	0.000**	12.761	0.003**	22.140	0.000**
<b>BB cl</b>	8.615	0.003**	1.325	0.319	22.149	0.000**
<b>Br</b>	1.273	0,328	14.898	0.002**	46.318	0.000**
<b>TB clat</b>	10.154	0.001**	5.214	0.028*	54.282	0.000**
<b>TB cl</b>	38.544	0.000**	35.672	0.000**	36.109	0.000**
<b>Pm</b>	64.944	0.000**	17.841	0.001**	43.009	0.000**
<b>D pc</b>	2.536	0.096	10.738	0.003**	1.506	0.210
<b>D ps</b>	43.200	0.000**	19.927	0.000**	107.359	0.000**

Примітка: хрестик вжито для опису взаємодій факторів. Межі зон визначаються відповідно до рис. 3.1.3. Зірочками позначені випадки статистично вірогідного значення даного параметра (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ ). Позначення м'язів див. у Методиці.

Як видно з таблиці 3.1.3, загальною ознакою ЕМГ-активності досліджуваних м'язів була явна залежність таких ЕМГ від експериментальних умов. Виняток становили м'язи Br та D pc, ЕМГ яких не залежала істотно від фактора режиму руху (M), що ймовірно, пов'язано зі схожістю зареєстрованих ЕМГ при рухах як за годинниковою так і проти руху годинникової стрілки (рис. 3.1.3). Статистично не достовірними були різниці для м'яза BB cl, ЕМГ якого не залежала від фактора режим руху (Z). Амплітуди ЕМГ цього м'яза майже не розрізнялися в різних зонах руху.

За допомогою post-hoc Bonfferoni аналізу провели статистичний аналіз інтенсивності ЕМГ-м'язів в межах різних зон руху для групи із 6 чоловік (рис.3.1.6).



**Рис. 3.1.6.** Результати статистичного аналізу значень інтенсивності ЕМГ-активності м'язів в межах різних зон руху.

Стовпчиками з рідкою штриховкою позначені записи руху прямого ходу ( $L_{ccw}$ ), стовпчиками зі щільною штриховкою - зворотного ходу ( $L_{cw}$ ), під час дії зовнішнього навантаження за годинниковою стрілкою ( $M_{cw}$ ); білими стовпчиками позначені записи прямого ходу ( $L_{cw}$ ), чорними - зворотнього ( $L_{ccw}$ ) під час дії зовнішнього навантаження проти годинникової стрілки ( $M_{ccw}$ ). По вертикалі інтенсивність ЕМГ, нормована від 0 до 1, для чотирьох комбінацій зовнішнього моменту ( $M_{cw}$ ;  $M_{ccw}$ ) і напрямків руху ( $L_{ccw}$ ;  $L_{cw}$ ). Однією та двома зірочками вказані випадки статистично вірогідних відмінностей між значеннями прямого та зворотного ходу ЕМГ м'язів  $*P < 0.05$ ,  $**P < 0.01$ . Інші позначення також як на рис. 3.1.4.

Виявилося, що в різних зонах амплітуда ЕМГ м'язів під час прямого ходу переважно була вищою, ніж така при зворотному ході, причому під час спрямування зовнішнього навантаження як за годинниковою стрілкою так і проти неї (рис. 3.1.6). Це підтверджується наявністю статистично значущих відмінностей в більшості випадків. Слід зазначити, що більший рівень ЕМГ при зворотньому ході був статистично вірогідним тільки у Рm.

### Висновок

1. Моторні команди переважно пов'язані зі змінами моментів сили у відповідних суглобах при русі і модулюються відповідно до ексцентричного або концентричного характеру м'язових скорочень у відповідних ділянках траєкторії руху.

2. Патерни ЕМГ в значній мірі визначаються місцем розташування функційних точок  $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$  та  $M_s^{(1,2)}$ ,  $M_e^{(1,2)}$ .

3. Виходи усередненої активності ЕМГ з зони траєкторії між сусідніми функційними точками  $M_s^{(1,2)}$ ,  $M_e^{(1,2)}$ , ймовірно, пов'язано зі спільною активацією м'язів-антагоністів і/або з складнішою геометрією в суглобах.

Основний зміст пункту 3.1.1 опубліковано в таких працях:

1. Tomiak, T., Abramovych, T. I., Gorkovenko, A. V., Vereshchaka, I. V., Mishchenko, V. S., Dornowski, M., & Kostyukov, A. I. (2016). The movement-and load-dependent differences in the EMG patterns of the human arm muscles during two-joint movements (a preliminary study). *Frontiers in Physiology*, 7(218). doi:10.3389/fphys.2016.00218 [179].

2. Абрамович, Т. І. (2017). Особливості активації м'язів руки людини під час виконання двосуглобових рухів. *Нейрофізіологія*, 49(2), 176-180 [184].

3. Абрамович, Т. І. (2014). *Особливості ЕМГ-активності м'язів руки людини при виконанні довільних рухів по колу проти дії зовнішнього навантаження*. Міжнародна наукова конференція «Механізми функціонування фізіологічних систем». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка., 15.[185]

4. Абрамович, Т. І. (2015). *Координація активації м'язів руки людини під час зміни напрямку руху та зовнішнього навантаження*. XI Міжнародна наукова конференція «Молодь і поступ біології». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка [186].

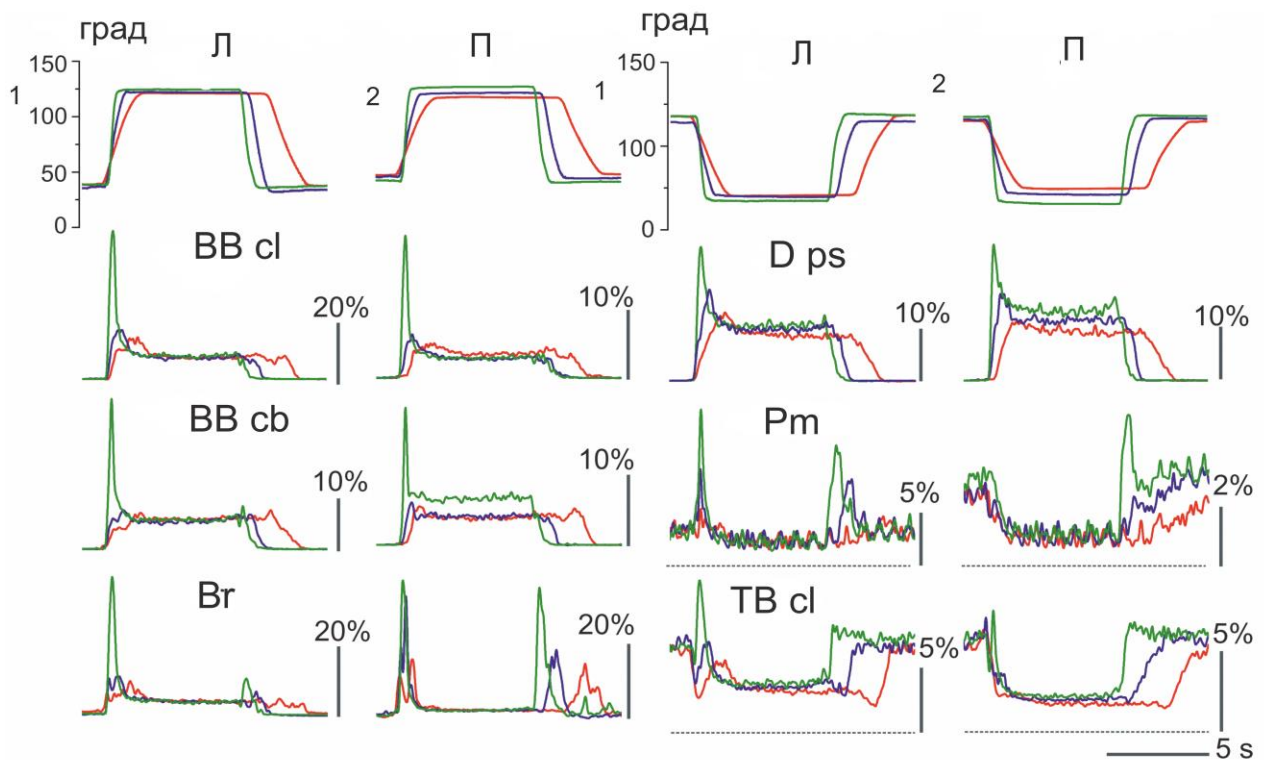
5. Абрамович, Т. І. (2019). *Координація активації м'язів плечового пояса та плеча людини під час виконання двосуглобових рухів*. *Матеріали XX-го з'їзду Українського фізіологічного товариства ім. П. Г. Костюка з міжнародною участю, присвяченого 95 - річчю від дня народження академіка П. Г. Костюка*. Київ: Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця., 137 [187].

### **3.2. Активація м'язів в перебігу бімануальних двосуглобових рухів**

3.2.1 Залежність характеристик моторних команд від рівня зовнішнього навантаження та зміни швидкості активних фаз руху в бімануальних рухах, що імітують парне веслування

Дослідження активації м'язів плечового поясу та плечей при різній тривалості активної фази руху та рівня зовнішнього навантаження проводилося на дев'яти випробуваних віком 19–29 років. Всі учасники були спортсменами-веслувальниками академічної греблі. Один випробуваний був шульгою. Аналізували організацію ЦМК, що забезпечують відтворення таких рухів. Тестувалися реалізації при трьох тривалостях переміщення руків'їв важелів 0.4, 1.0, 2.0 с, та з двома рівнями розгинального зовнішнього навантаження – меншим та більшим [180].

Приклад усереднених ЕМГ, записаних з м'язів в обох групах показані на рис. 3.2.1. Зміни траєкторії кута в ліктьовому (1) і плечовому (2) суглобах в обох руках (ліва - А, права - Б), були розраховані за допомогою прецизійних потенціометрів, встановлених на осях обертання, які являють собою запис кута повороту відповідних важелів згідно пункту 2.1.2. (рис. 2.1.2).



**Рис. 3.2.1.** Усереднені записи значень кутів у ліктьових (1) та плечових (2) суглобах та ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів з тривалістю фаз руху 0.4, 1.0, 2.0 с та з більшим рівнем зовнішнього навантаженням.

*Зеленими, фіолетовими та червоними лініями позначені записи тест рухів із тривалістю переміщення важелів 0.4, 1.0, 2.0 с відповідно. Вертикальні шкали на фрагментах 1 та 2 – зовнішні кути в згаданих суглобах, град; на інших фрагментах – інтенсивність ЕМГ, нормована щодо такої при максимальному довільному скороченні вказаних м'язів, %. ЕМГ TB cl зрушені в праву половину рисунка, щоб отримати більш відповідний формат. Позначення м'язів див. Методику.*

Динамічні компоненти реакцій ЕМГ, зафіксованих під час руху «на себе» та «від себе» відрізняються в різних м'язах і залежать від напрямку і швидкості руху. На відміну від цього, активність під час стаціонарних фаз помітно не відрізняється за своєю залежністю від швидкості; проте іноді ці компоненти змінюються з переважною тенденцією до збільшення при більш швидких

активних фазах руху (записи ЕМГ м'язів правої руки  $BB_{cb}$ ,  $D_{ps}$  на рис. 3.2.1). У тест-рухах, м'язи-флексори ліктьового суглоба ( $BB_{cb}$ ,  $BB_{cl}$ ) діють подібним чином з екстензором плечового суглоба ( $D_{ps}$ ). Певна схожість присутня також в реакціях розгинача ( $TB_{cl}$ ) ліктьового і згинача ( $Pm$ ) плечового суглобів. Одночасна активація згиначів ліктьового суглоба ( $BB_{cb}$ ,  $BB_{cl}$ , і  $Br$ ) із розгиначами плечового суглоба ( $D_{ps}$ ) і розгиначів ліктьового ( $TB_{cl}$ ) зі згиначами плечового суглобів ( $Pm$ ) дають можливість вибрати дві функціональні групи м'язів-синергістів, які оперують різними суглобами і знаходяться в антагоністичних відносинах між собою. М'язи першої групи (флексори ліктя ( $BB_{cb}$ ,  $BB_{cl}$ ) і екстензори плеча ( $D_{ps}$ )), генерували потужні сплески активності під час руху «на себе». На відміну від цього їх активність в основному зменшувалася під час рухів важелів «від себе», коли вони скорочуються в режимі ексцентричного руху кінцівок під дією зовнішньої сили. М'язи другої групи, а саме розгиначі ліктьового суглоба ( $TB_{cl}$ ) і згиначі плечового суглоба ( $Pm$ ), як правило, демонстрували слабку фонову активність у вихідному положенні. Рухи важелів «на себе» були пов'язані з складними коливаннями активності цих м'язів, які залежали від швидкості (з тенденцією до зменшення). Під час стаціонарної фази інтенсивність ЕМГ переважно знижувалася аж до повного зникнення таких коливань. У наступних фазах руху «від себе» інтенсивність ЕМГ цих м'язів часто поверталася до фонового рівня. В разі збільшення швидкості руху з'являлися чіткі динамічні коливання ЕМГ-активності [188].

Якщо порівнювати ЕМГ реакції однойменних м'язів, які належать різним рукам, можна відзначити їх подібність (рис.3.2.1). Тестований, який брав участь у цьому експерименті продемонстрував стабільні і подібні реакції ЕМГ в одних і тих же м'язах в обох руках. Тим не менше, існують деякі відмінності, які полягають, зокрема, в змінах стаціонарних рівней ЕМГ, м'язів правої руки  $BB_{cb}$  і  $D_{ps}$ , які залежать від швидкості активної фази руху, у той час як ці зміни відсутні в лівій руці. Ці відмінності можуть бути пояснені, частково, збільшеними амплітудами руху, за участю правої руки (суглобові кути рис. 3.2.1). Велика амплітуда руху правої руки, ймовірно, пов'язана з відсутністю прямого

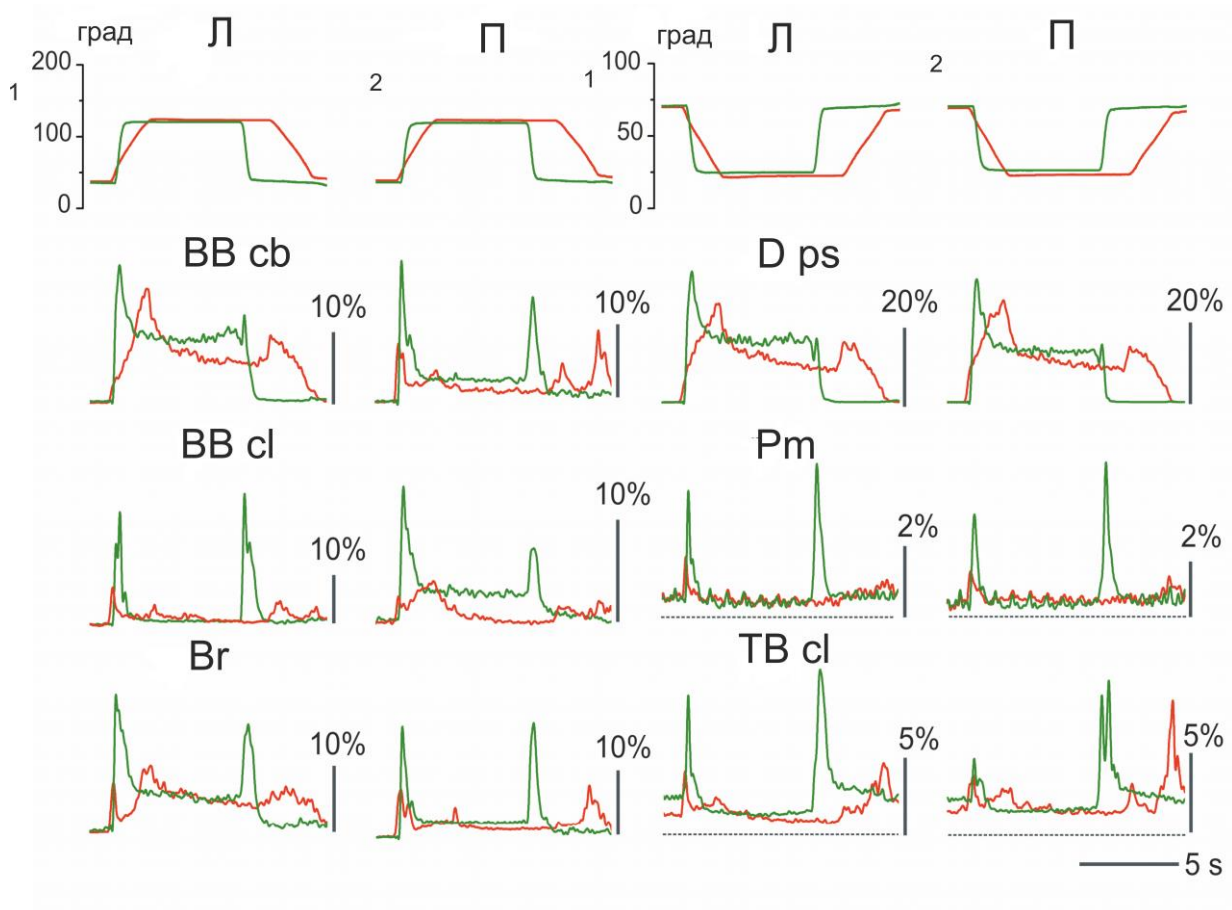


візуального контролю її руху (див. Методику, пункт 2.1.2). На відміну від цього, зареєстрована непостійність активності ЕМГ може також відображати перерозподіл такої активності серед м'язів першої групи, а також відповідну зміну в конфронтуючих силах, породжених м'язами другої групи. Крім того, слід зазначити, що цей експериментальний підхід не може забезпечити контроль всіх м'язів в тестових рухах.

Приклад нестійких реакцій ЕМГ з нерівномірним розподілом активності між різнойменними м'язами в обох руках представлений на рис. 3.2.2. Тестований показав цілком чітке відстеження рухів і точну фіксацію стаціонарної фази обома руками. У той же самий час, на відміну від експерименту представлено на рис. 3.2.1 записи усередненої ЕМГ, головним чином відрізнялися для ідентичних м'язів, які належали обом рукам.

У першій групі м'язів (Br, BB cb, BB cl, D ps), подібність реакцій було зареєстровано тільки в D ps, тоді як у всіх м'язах ліктьового суглоба, реакції ЕМГ були значно різні. Спільною особливістю в реакціях м'язів першої групи була очевидна залежність зміни рівня стаціонарної фази ЕМГ від швидкості активної фази руху. Збільшення швидкості, як правило, призводило до збільшення стаціонарного рівня ЕМГ. Ще однією очевидною особливістю цих реакцій була наявність добре виражених динамічних компонентів під час фаз руху «від себе»; більше того, в деяких м'язах (лівому BB cl, лівій і правій D ps), амплітуда цих компонентів навіть перевищила таку, під час більш повільних рухів. В умовах реалізації швидких рухів, абсолютно аналогічні сильні динамічні реакції з'явилися майже синхронно у другій групі м'язів. У даному випадку, м'язи-антагоністи, які діють, на обидва суглоби були спільно об'єднані в цих випадках. Слід також підкреслити, що ці в основному непередбачувані особливості центральних команд у цього тестованого не були пов'язані з гіршою якістю руху в порівнянні з іншими тестованими.

Для порівняння значень динамічних і статичних компонентів усереднених ЕМГ (рис. 3.2.3), було використано кількісний метод, докладно описаний у пункті 2.4.3.



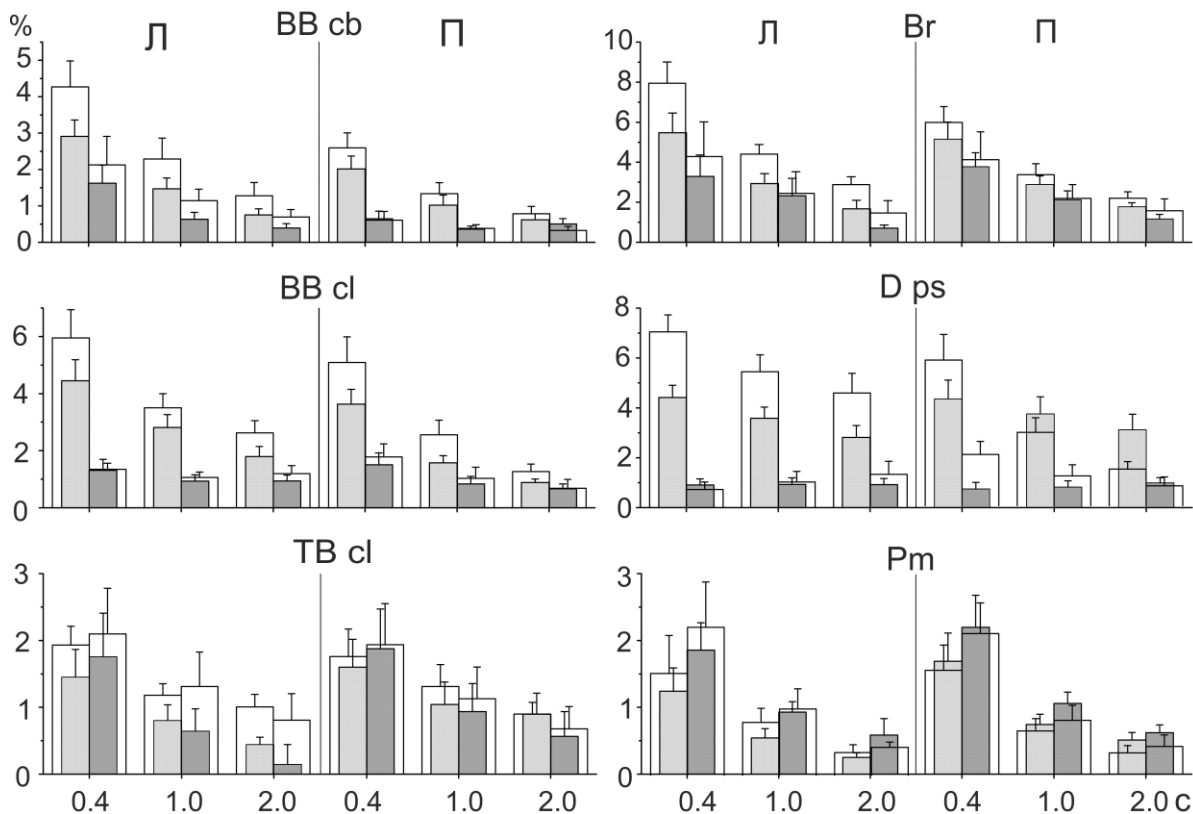
**Рис.3.2.2.** Усреднені записи значень кутів у ліктьових (1) та плечових (2) суглобах та ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів (3 – 8) під час реалізації тест-рухів із тривалістю фаз руху 0.4, 2.0 с.

*Зеленими та червоними лініями позначені записи при тест - рухах із тривалістю переміщення важелів 0.4, 2.0, відповідно. Інші позначення такі ж як на рис.3.2.1.*

Статичний компонент ( $E_{st}$ ) спочатку обчислюється як частина запису ЕМГ, яка розвивається паралельно з траєкторією суглобового кута. Рівень утримання статичного компонента визначається порівнянням його з середньою інтенсивністю ЕМГ в інтервалі  $\Delta T_1$  в кінці фази утримання. Динамічна частина  $E_{dyn}$  потім визначається шляхом вирахування статичного компонента з усередненого запису ЕМГ; інтегровані динамічні компоненти D1 і D2

визначаються як області, що знаходяться під кривою  $E_{dyn}$  у відповідних фазах наростання руху.

На рис. 3.2.3 представлені інтегральні динамічні компоненти D1 і D2 для групи з дев'яти тестованих; ці параметри були визначені для трьох тривалостей активної фази рухів і двох рівнів навантаження.



**Рис. 3.2.3. Співвідношення динамічних компонентів (D1 та D2) ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів з двома рівнями зовнішнього навантаження та різною тривалістю активних фаз рухів.**

*Сірі та білі стовпчики – усередненні значення амплітуд динамічних компонентів при меншому та більшому навантаженні, відповідно. Світло сірі, білі стовпчики - усереднені значення амплітуд динамічних компонентів при русі «на себе» (фаза D1), та темно сірі, білі стовпчики - «від себе» (фаза D2). По горизонталі – тривалість вказаних активних фаз руху (0.4, 1.0 та 2.0 с). Інші позначення аналогічні таким на рис. 3.2.1*

Для оцінки потенційних залежностей динамічних компонентів в залежності від експериментальних умов для кожного конкретного м'яза (табл. 3.2.1) був застосований чотирьохфакторний дисперсійний аналіз ANOVA для повторних вимірювань, детально описаний в підпункті 2.5.

На високій швидкості руху (0.4 с), у першій групі м'язів (BB cb, BB cl, Br, D ps) амплітуди компонентів D1 були більшими в порівнянні з D2; однак, при менших швидкостях (1.0, 2.0 с), ці відмінності були менш виражені (рис. 3.2.3). Важливо підкреслити, що у м'яза D ps правої руки при високих швидкостях руху та більшому навантаженні D1 компоненти були меншої амплітуди у порівнянні з такими ж реакціями на фоні меншого навантаження. У другій групі м'язів TB cl та Pm, навпаки, амплітуда компонентів D2 в більшості випадків була більшою у порівнянні з D1. Зворотна картина спостерігалась тільки під час низьких швидкостей руху у м'яза TB cl. Слід зазначити, що в м'язі Pm правої руки, компоненти D1 були меншої амплітуди при дії більшого навантаження у порівнянні з меншим.

Тим не менш, при розгляді впливу фактора швидкості на динамічні компоненти ЕМГ, статистично значущі відмінності були визначені для всіх досліджуваних м'язів (табл. 3.2.1). Дія фактора навантаження була значною у всіх м'язах першої групи, тоді як м'язи другої групи не реагували таким чином, що принаймні, могло би бути пов'язано з низькою інтенсивністю і нестабільністю їх реакцій (колонка P, табл. 3.2.1). Істотний вплив фактора латералізації фіксували тільки в реакції м'яза BB cb (колонка S, табл. 3.2.1). Значні відмінності в компоненті D1 для правої та лівої рук були визначені для більшого навантаження і для всіх швидкостей переміщення важелів (0.4, 1.0, 2.0 с); компонент D2 показує подібні відмінності для меншого навантаження і тривалості руху 0.4 с (Bonferroni post-hoc analysis  $p < 0.05$ ). Взаємодія різних факторів (D\*P, S\*P, D\*V, P\*V, D\*P\*V) може забезпечувати додаткову інформацію щодо центральних програм в бімануальних рухах (таблиця 3.2.2, 3.2.3).

Таблиця 3.2.1

**Результати чотирьохфакторного дисперсійного аналізу для динамічних компонентів ЕМГ (основні фактори)**

<b>М'язи</b>	<b>D</b>	<b>S</b>	<b>P</b>	<b>V</b>
<b>BB cb</b>	<b>0.019</b>	<b>0.037</b>	<b>0.000</b>	<b>0.001</b>
<b>BB cl</b>	<b>0.000</b>	0.129	<b>0.001</b>	<b>0.000</b>
<b>Br</b>	<b>0.015</b>	0.685	<b>0.034</b>	<b>0.016</b>
<b>TB cl</b>	0.882	0.789	0.746	<b>0.003</b>
<b>D ps</b>	<b>0.000</b>	0.330	<b>0.002</b>	<b>0.007</b>
<b>Pm</b>	<b>0.008</b>	0.788	0.930	<b>0.012</b>

Примітка: D - фактор напрямку руху: «на себе» (D1) або «від себе» (D2); S – фактор латералізації: ліва (Л) або права (П) рука; P - коефіцієнт навантаження: одна або дві еластичні стрічки; V - коефіцієнт швидкості руху (тривалість активної фази руху: 0.4, 1.0, 2.0 с). Заголовок таблиці складається з назв факторів. Жирним шрифтом позначені випадки достовірної різниці  $*P < 0.05$ .

Слабко виражена і часто нестабільна реакція ЕМГ-активності другої групи м'язів (TB cl, Pm) супроводжуються відсутністю суттєвої взаємодії факторів (див. значення TB cl та Pm табл. 3.2.2, 3.2.3). На відміну від цього, встановлена взаємодія факторів D\*P, S\*P, D\*V, P\*V, D\*P\*V в активності розгинача плечового суглоба D ps, який продемонстрував високу повторюваність, потужні і стабільні реакції у всіх експериментах. Швидше за все через таку стабільність, всі комбінації факторів чинили істотний вплив на динамічні компоненти ЕМГ даного м'яза; однак, ці комбінації були лише частково ефективні для координації BB cb та BB cl і повністю неефективним для Br. Під час фази руху, центральні команди, що надходять до згиначів ліктьового суглоба були більш гнучкими і варіабельними в порівнянні з розгиначем D ps; однак, Br може бути визначений в цій групі м'язів через відносну слабкість стаціонарних реакцій і, у багатьох випадках, більш високих амплітуд компонентів D2 (рис. 3.2.1).

Таблиця 3.2.2

Результати чотирьохфакторного дисперсійного аналізу для динамічних компонентів ЕМГ (взаємодія факторів).

М'язи	DS	DP	SP	DSP	DV	SV
<b>BB cb</b>	0.720	0.071	<b>0.0340</b>	0.882	<b>0.023</b>	0.083
<b>BB cl</b>	0.183	<b>0.005</b>	0.938	0.871	<b>0.003</b>	0.704
<b>Br</b>	0.517	0.227	0.211	0.226	0.089	0.727
<b>TB cl</b>	0.760	0.923	0.178	0.685	0.209	0.740
<b>D ps</b>	0.897	<b>0.000</b>	<b>0.024</b>	0.152	<b>0.000</b>	0.862
<b>Pm</b>	0.582	0.645	0.392	0.567	0.166	0.516

Примітка: Заголовок таблиці складається з назв факторів та їх взаємодій. Жирним шрифтом позначені випадки достовірної різниці  $*P < 0.05$ . Інші позначення такі ж як в таблиці 3.2.1.

Таблиця 3.2.3

Результати чотирьохфакторного дисперсійного аналізу для динамічних компонентів ЕМГ (взаємодія факторів)

М'язи	DSV	PV	DPV	SPV	DSPV
<b>BB cb</b>	0.874	<b>0.048</b>	0.273	0.753	0.679
<b>BB cl</b>	0.375	0.413	<b>0.034</b>	0.074	0.055
<b>Br</b>	0.299	0.164	<b>0.010</b>	0.392	0.153
<b>TB cl</b>	0.197	0.500	0.775	0.316	0.164
<b>D ps</b>	0.376	<b>0.004</b>	<b>0.000</b>	0.101	0.915
<b>Pm</b>	0.878	0.712	0.422	0.669	0.369

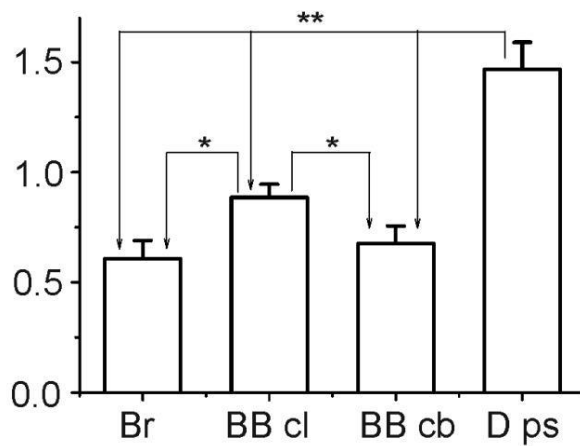
Примітка: Заголовок таблиці складається з назв факторів та їх взаємодій. Жирним шрифтом позначені випадки достовірної різниці  $*P < 0.05$ . Інші позначення такі ж як в таблиці 3.2.1.

Незважаючи на особливості реакцій ЕМГ Вr також характеризувалися значною спільною дією трьох факторів (D\*P\*V); однак комбінація цих факторів для D ps і BB cl м'язів теж була істотною (табл. 3.2.3). Аналізуючи форми інтегральних динамічних компонентів в першій групі м'язів (BB cb, BB cl, Br, D ps) (два верхніх ряди на рис. 3.2.3), можна припустити, що компоненти D2, ймовірно, менш виражені в D ps м'язі в порівнянні зі згиначами ліктьового суглоба. Для подальшого підтвердження цього припущення, було введено коефіцієнти різниці, які визначають відносні відмінності між інтегральними динамічними компонентами, які належать до фаз руху «на себе» або «від себе»:

$$k = \frac{(D_1 - D_2)}{(D_1 + D_2)/2}, \quad (3.2.1)$$

де, D1 і D2 середні значення перших і других інтегральних динамічних компонентів у складі групи з 9 тестованих (тобто амплітуд стовпців на рис. 3.2.3). Відповідно такого визначення коефіцієнта різниці, максимальні або мінімальні значення (2 або -2, відповідно) будуть досягнуті в наступних умовах: 1) D1  $\pm$  0; D2 = 0 і 2) D1 = 0; D2  $\pm$  0; нульові значення коефіцієнта будуть відповідати умові: D1 = D2  $\pm$  0; його позитивність (негативність) означало б, що D1 (D2) переважає. Коли різні м'язи першої групи (BB cb, BB cl, Br, D ps) порівнювалися по відношенню до коефіцієнтів різниці, відмінності між руками, швидкостями активної фази руху і рівнями навантаження не були взяті до уваги; тому ряд (набір) коефіцієнтів включають 12 величин для кожного м'яза. Ряди різних коефіцієнтів були проаналізовані за допомогою однофакторного дисперсійного аналізу ANOVA з повторними вибірками для кожного конкретного м'яза; значущі відмінності параметра були визначені в першій групі м'язів (F = 309,788, p < 0,001). Статичні характеристики різних коефіцієнтів показані на рис. 3.2.5; результати Bonferroni post-hoc аналізу попарних порівнянь для певних груп м'язів схематично представлені відповідними лініями зі стрілками. Позитивність коефіцієнтів для всіх м'язів групи означає, що перший динамічний коефіцієнт вищий в порівнянні з другим. Таким чином, можна зробити висновок, що

навантаження другого динамічного компонента було меншим для м'яза розгинача плеча (D ps) в порівнянні зі згиначами ліктювого суглоба (Br, BB cb, BB cl).



**Рис.3.2.4. Статистичний аналіз коефіцієнтів різниці для першої групи м'язів.**

Зірочками позначені випадки достовірної різниці (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.005$ ). Інші позначення як на рис.3.2.1.

Трьохфакторний дисперсійний аналіз ANOVA з повторними вибірками для всіх м'язів був використаний, щоб оцінити залежність статичної складової  $E_{st}$  (пункт 2.4.3, рівняння 2.4.9) від S, P і V факторів (табл.3.2.4).

**Таблиця 3.2.4.**

**Результати трьохфакторного дисперсійного аналізу рівня ЕМГ для статистичних компонентів.**

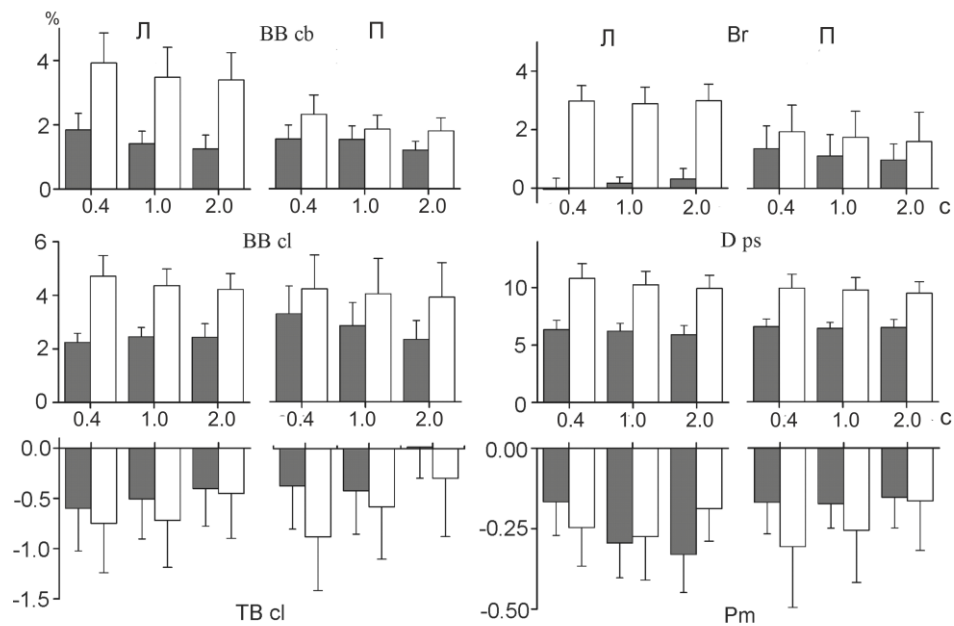
М'язи	S	P	V	SP	SV	PV	SPV
BB cb	0.081	<b>0.005</b>	0.151	<b>0.010</b>	0.378	0.451	0.529
BB cl	0.977	<b>0.000</b>	0.125	0.266	0.500	0.465	0.187
Br	0.912	<b>0.002</b>	0.695	<b>0.004</b>	0.260	0.765	0.149
TB cl	0.544	0.386	0.053	0.405	0.092	0.613	0.127
D ps	0.756	<b>0.000</b>	0.290	0.093	0.515	0.870	0.163
Pm	0.446	0.844	0.057	0.423	0.054	0.053	0.530

Примітка: позначення такі ж як в таблиці 3.2.1.



М'язи другої групи (TB cl та Pm) не проявили залежність від будь-якого з цих факторів, у той час як всі м'язи в першій групі залежали від коефіцієнта P; амплітуда статичного компонента збільшувалася зі збільшенням зовнішнього навантаження (рис. 3.2.5).

Крім того, було відзначено, що статичний компонент BB cb був значно більший для лівої руки в порівнянні з правою, для більшого навантаження (дві еластичні стрічки) і повільних рухів (1.0 і 2.0 с тривалість активної фази руху). Аналіз ANOVA показав значну взаємодію між S\*P факторами в реакціях BB cb і Br; Vanferroni post-hoc аналіз підтвердив наявність значущих відмінностей у цих випадках ( $p < 0.05$ ).



**Рис. 3.2.5. Співвідношення статичних компонентів ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів із різною тривалістю активних фаз руху 0.4, 1.0, 2.0 с. та двома рівнями зовнішнього навантаження – меншим та більшим.**

*Сірі та білі стовпчики - навантаження менше та більше відповідно; решта позначень такі ж самі, як і на рис.3.2.3. Негативність реакцій тт. TB cl, Pm показують, що рівні їх стаціонарної активності знижуються по відношенню до їх початкового стану.*

Помітні динамічні компоненти в реакціях м'яза Вг (рис. 3.2.3) були пов'язані з відносною слабкістю і нестійкістю стаціонарних компонентів, особливо при малих навантаженнях. Для навантаження з однією еластичною стрічкою середні значення статичного компонента Вг лівої руки зареєстровані на досить низькому рівні. Вищі значення стаціонарного компонента ЕМГ реакції Вг правої руки одночасно були присутні з високими рівнями дисперсії (рис. 3.2.5).

### Висновок

1. М'язи першої групи (згиначі ліктьового і розгиначі плечового суглобів), генерують помітні, динамічні ЕМГ компоненти, які залежать від швидкості переміщення важелів, а також підтримують активність стаціонарного рівня під час їх утримання.

2. М'язи другої групи (розгиначі ліктьового і згиначі плечового суглобів) коактивувалися з першою групою під час активних фаз руху і знижували активність під час фази утримання.

3. Багатофакторний аналіз ANOVA окремих м'язів показав, що в обох групах м'язів, динамічні компоненти ЕМГ істотно залежать від швидкості рухів, в той час як фактори латералізації і навантаження, а також комбінації різних факторів, були значними тільки в м'язах першої групи.

4. Ступінь мінливості ЕМГ помітно відрізнявся у різних тестованих, що може означати, що одні й ті ж рухи можуть бути реалізовані за допомогою центральних команд з різним ступенем перерозподілу активності серед м'язів.

5. Висловлено припущення, що перерозподіл активності м'язів може знизити розвиток ефектів їх втоми.

Основний зміст пункту 3.2.1 опубліковано в таких працях:

1. Tomiak, T., Gorkovenko, A. V., Tal'nov, A. N., Abramovych, T. I., Mishchenko, V. S., Vereshchaka, I. V., & Kostyukov, A. I. (2015). The averaged EMGs recorded from the arm muscles during bimanual "rowing" movements. *Frontiers in Physiology*, 6(349) [180].

2. Абрамович, Т. І. (2016). *Активация м'язів рук людини в умовах відтворення бімануального руху з різним рівнем зовнішнього навантаження*. XII Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка., 283 [188].

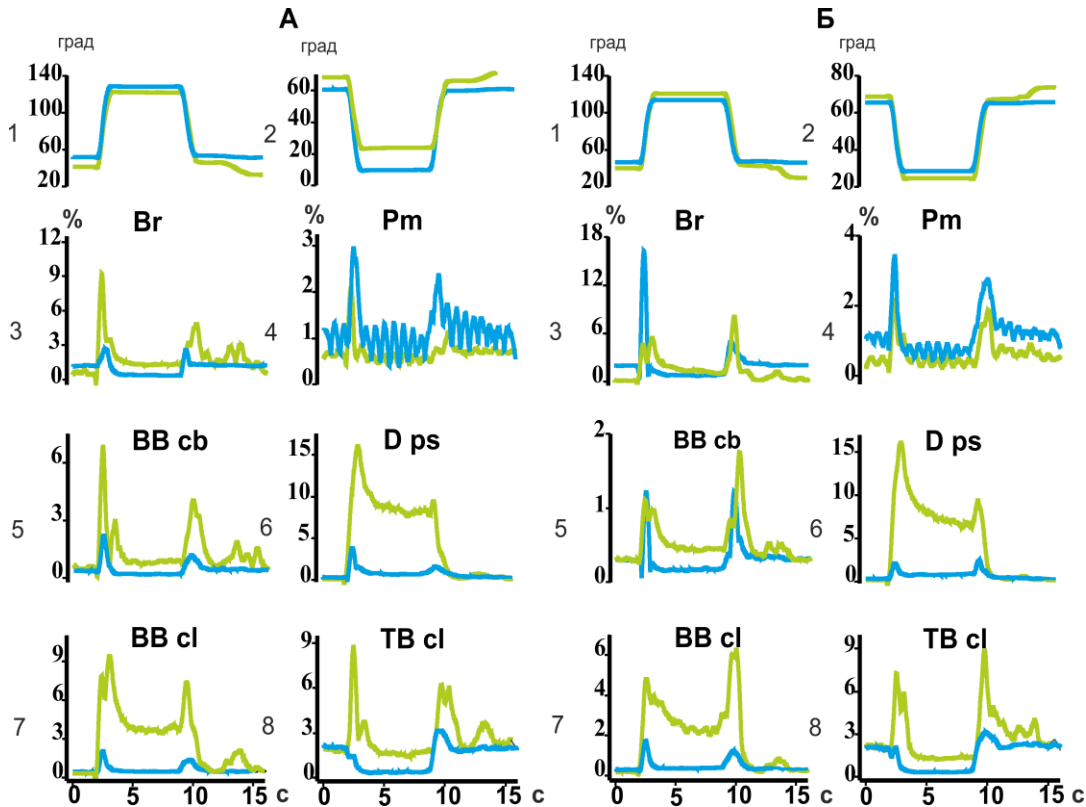
### **3.2.2. Залежність характеристик моторних команд, в умовах зміни напрямку зовнішнього навантаження та швидкості активних фаз рухів**

У дослідженні взяли участь сім чоловіків-добровольців (вік 19–27 років), які приймали участь в попередній серії експериментів. Всі добровольці були правшами.

У даному пункті досліджували особливості центральної координації моторних команд, що надходять до м'язів, які згинають і розгинають плечовий і ліктьовий суглоби під час простих бімануальних рухів, які виконувались згідно візуальному сигналу. Рухи здійснювалися в горизонтальній площині проти дії зовнішнього навантаження – згинального (спрямованого вперед) та розгинального (спрямованого назад) щодо фронтальної площини тіла тестованого, з різною тривалістю активної фази руху (0.4, 1.0 і 2.0 с). Тест-рухи включали в себе переміщення руків'їв важелів «на себе» та «від себе», розділені фазою фіксації крайнього положення після першої фази. В якості оцінки інтенсивності моторних команд використовували амплітуди усереднених, випрямлених та підданих низькочастотній фільтрації ЕМГ [181].

На рис. 3.2.6 наведено приклади змін суглобових кутів та ЕМГ-активності при реалізації тест-рухів, коли зміщення важелів «на себе», підтримання стаціонарної позиції та рухи «від себе» здійснювалися в умовах прикладання зовнішніх навантажень, різних напрямків, з тривалістю активної фази руху 1.0 с. Як видно, графіки зміни кутів лівих (відстежуваних) та правих (невідстежуваних) важелів мали майже однакову трапецієподібну форму. В межах даного експериментального підходу двосуглобові рухи обох верхніх кінцівок формувалися з односуглобових; рухи в плечовому та ліктьовому суглобах, були

відповідно скоординовані в часі. Передпліччя та плечові ланки рухалися синхронно і в протифазі: значення кутів у ліктювих суглобах змінювались у напрямку згинання, а плечових – у напрямку розгинання.



**Рис. 3.2.6.** Усереднені записи значень кутів у ліктювих (1) та плечових (2) суглобах та ЕМГ-активності лівих (А) та правих (Б) м'язів плечового поясу та плечей (3 – 8) під час реалізації тест-рухів із тривалістю переміщення важелів 1.0 с.

*Синіми та зеленими лініями позначені записи при дії згинального та розгинального напрямку зовнішніх навантажень, відповідно. Вертикальні шкали на фрагментах 1 та 2 – зовнішні кути в згаданих суглобах, градус, на фрагментах 3–8 – інтенсивність ЕМГ, нормована щодо такої при максимальному довільному скороченні вказаних м'язів, %. Позначення м'язів див. Методику.*

Фінальне досягнуте положення в обох суглобах утримувалося 6 с, після чого ланки кінцівок синхронно рухались у зворотному напрямку: ліктюві суглоби

розгинались, а плечові – згиналися. У разі, розгинального зовнішнього навантаження щодо фронтальної площини тіла випробуваного, це зусилля намагалося розігнути ліктьові та зігнути плечові суглоби, фактично діючи проти зусиль м'язів-згиначів ліктьового суглоба та розгиначів плеча.

Аналіз записів ЕМГ-активності досліджуваних м'язів плечового поясу та плечей показав їх досить складну координацію. Відповідно до розгинального напрямку дії зовнішнього навантаження рух важелів здійснювався в результаті переважної активації згиначів ліктьових (Br, BB cb, BB cl) та розгиначів плечових суглобів (D ps). Екстензори плеча – D ps – створювали сили, які протидіяли зовнішньому навантаженню у фазі розгинання, стабілізували дане навантаження на стаціонарному рівні та розвивали додаткові сили, що в свою чергу дозволяло зовнішній силі згинати плечові суглоби до вихідного положення. Патерни ЕМГ-активності D ps обох кінцівок були практично однаковими.

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

Під час виконання рухів трапецієвидної форми в умовах, коли зовнішня сила діяла в напрямку згинання ліктьового та розгинання плечового суглоба, тобто була направлена назад відносно фронтальної площини тіла випробуваного, BB cb та BB cl обох кінцівок у фазі згинання проявляли незначну активність порівняно з

такою при розгинальному зовнішньому зусиллі (рис. 3.2.6). У той же час  $V_r$  правої руки демонстрував чіткий високоамплітудний динамічний компонент своєї активності порівняно з таким  $V_r$  лівої руки. Розгинання ліктьових суглобів забезпечувалося за рахунок збільшення рівнів активності їх екстензорів (ТВ с1), які виводили суглоби з рівноважного положення та генерували силу, протидіючи зовнішньому навантаженню. Слід відмітити, що після згинання ліктьових суглобів відбувалося розслаблення ТВ с1. У фазі підтримання стаціонарного положення суглобів дані м'язи продовжували підтримувати низьку активність, яка поверталася до вихідного рівня під час розгинання ліктьових суглобів.

Розгинання плечових суглобів в основному здійснювалося за рахунок дії зовнішньої сили, а  $D_{rs}$  лише розвивали деяку додаткову силу для утримування суглобів у стаціонарному положенні. Також спостерігалась одночасна коактивація флексорів даних суглобів –  $P_m$ . Контроль виходу плечових суглобів із рівноважного положення та їх згинання забезпечувалися за допомогою активації  $P_m$ , проти зусиль яких було орієнтовано зовнішнє навантаження.

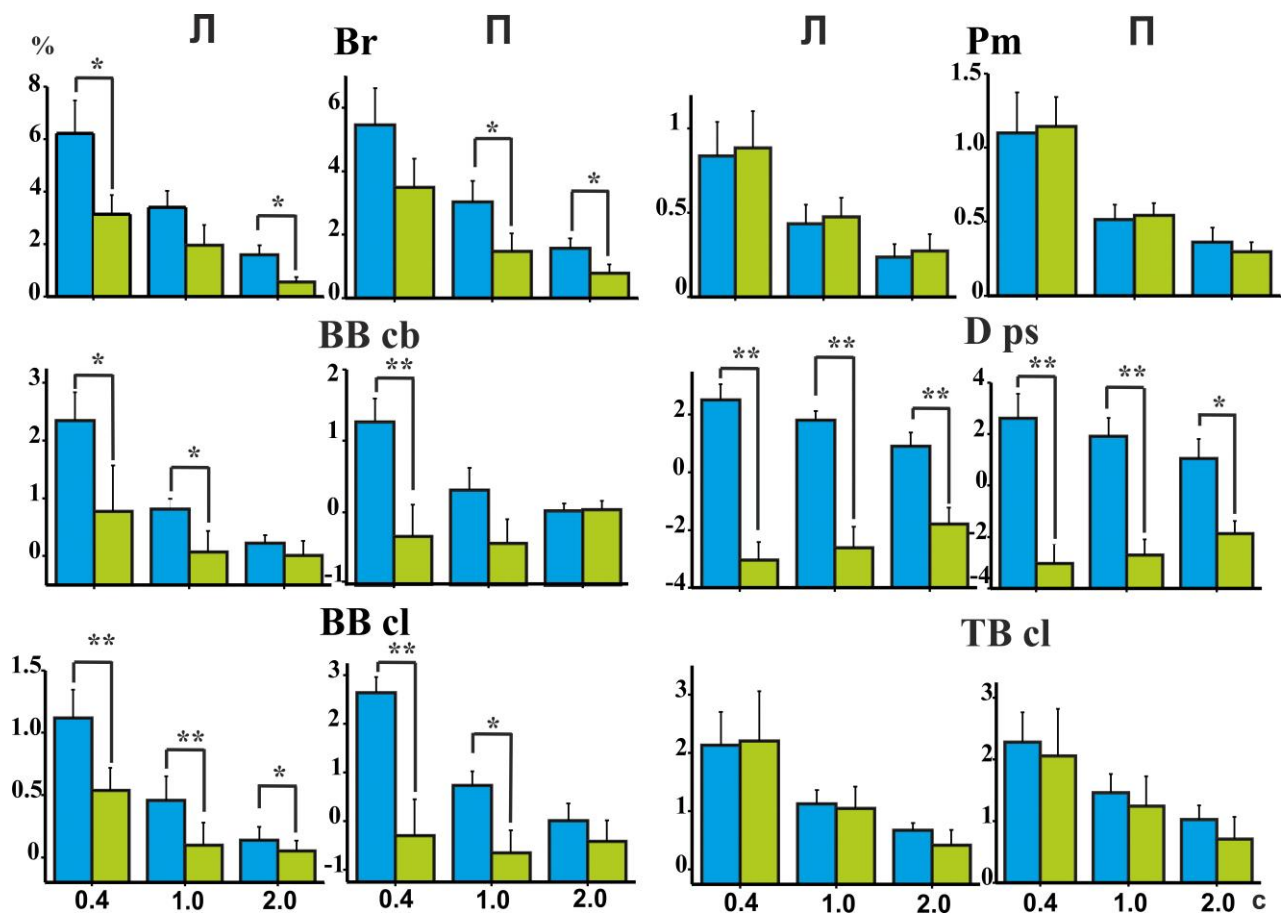
Для кількісної оцінки змін амплітуд динамічних компонентів ЕМГ-активності досліджуваних м'язів ми розраховували окремо їх значення, як описано в пункті 2.4.4.

Для оцінки потенційних залежностей динамічних та статичних компонентів від експериментальних умов застосовувалася процедура багатофакторного дисперсійного аналізу (MANOVA) більш детально описана в підрозділі 2.5.

На рис. 3.2.7 та 3.2.8 представлені результати порівняння змін амплітуди динамічних компонентів  $D_1$  та  $D_2$  залежно від напрямку зовнішнього навантаження та тривалості наростання активних фаз руху.

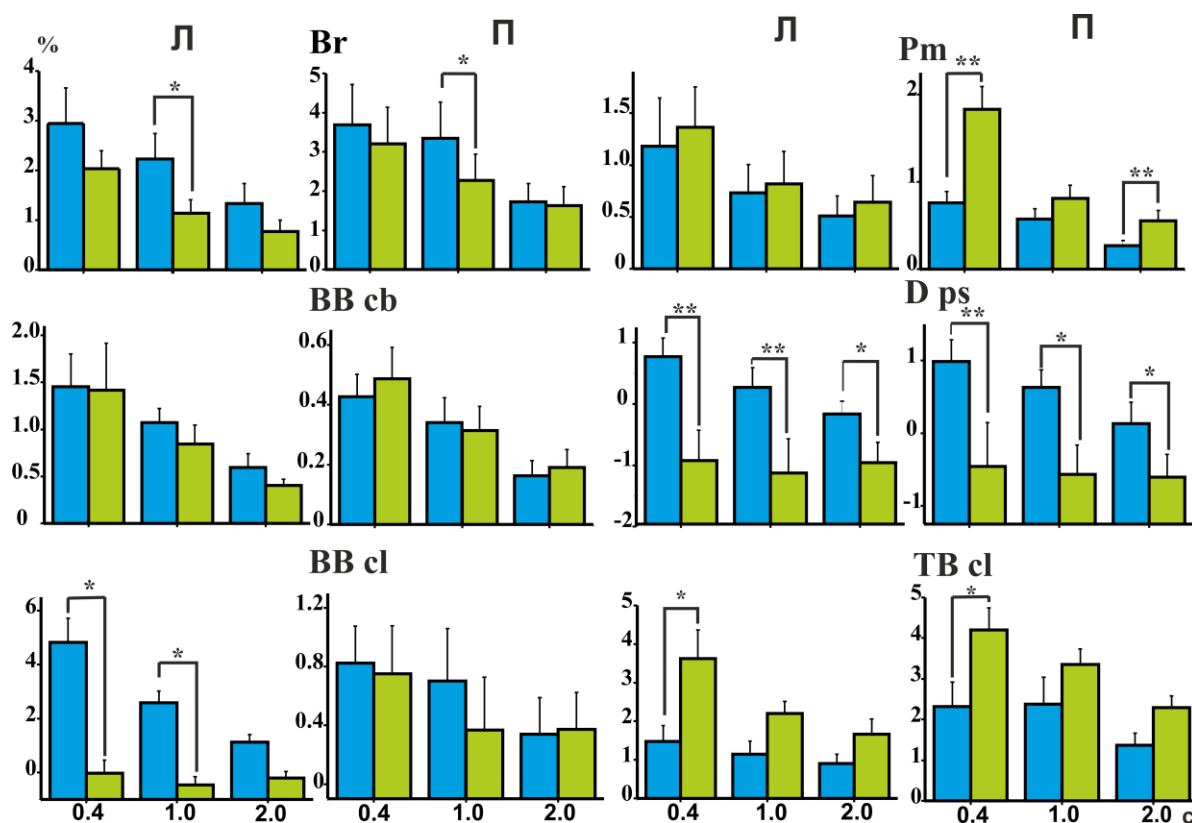
В цілому, враховуючи вплив фактора швидкості на динамічні компоненти ЕМГ, відмінності між амплітудами  $D_1$  та  $D_2$  були статистично значущими в усіх досліджуваних м'язів. При згинанні ліктьового суглоба достатньо потужні динамічні компоненти ЕМГ-активності спостерігались у м'язах-згиначах ( $V_r$ ,  $V_B$  сb,  $V_B$  с1) в умовах дії розгинального зовнішнього зусилля та тривалості активної фази руху 0.4 с (рис. 3.2.7). Вихід суглоба із рівноважного стану та його

повернення в початкове положення контролювалися тими ж самими м'язами, але з менш вираженим компонентом D2.



**Рис. 3.2.7.** Співвідношення динамічних компонентів (D1 та D2) ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів в умовах дії розгинального зовнішнього навантаження та різною тривалістю активних фаз рухів.

*Сині та зелені стовпчики – усереднені значення амплітуд динамічних компонентів при русі «на себе» (фаза D1) та «від себе» (фаза D2), по горизонталі – тривалість вказаних активних фаз руху (0.4, 1.0 та 2.0 с). Однією та двома зірочками вказані випадки статистично вірогідних відмінностей між значеннями D1 та D2 з  $P < 0.05$  та  $P < 0.01$  відповідно. Інші позначення аналогічні таким на рис. 3.2.6.*



**Рис. 3.2.8.** Співвідношення динамічних компонентів (D1 та D2) ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів в умовах дії згинального зовнішнього навантаження, та різною тривалістю згаданих активних фаз руху.

*Решта позначень такі ж самі, як і на рис. 3.2.6 та 3.2.7.*

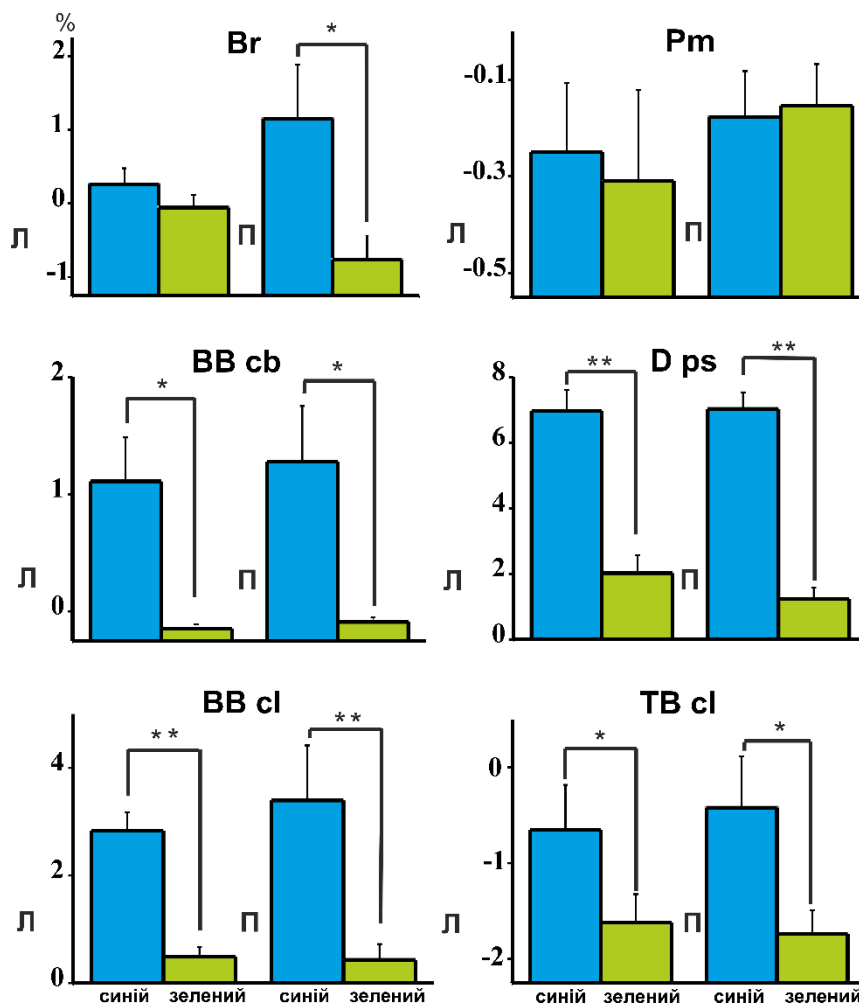
Така ж сама картина зміни амплітуд D1 та D2 спостерігалась у розгиначів плечового суглоба – D ps. При цьому подібна динаміка зберігалась у разі дії на дані суглоби як розгинального, так і згинального зовнішнього навантаження, на що вказують статистично вірогідна різниця між значеннями амплітуд D1 та D2 у м'язів обох кінцівок (рис. 3.2.7; 3.2.8) [189].

Амплітуди компонентів D1 та D2 ЕМГ-активності TB cl та Pm в умовах дії розгинального зовнішнього навантаження були практично однаковими (рис. 3.2.7). Під час руху, коли напрямок зовнішньої сили змінювався на протилежний, амплітуда компонента D2 у даних м'язах достовірно збільшувалася. Зі збільшенням тривалості активного переміщення амплітуда компонентів D1 та D2 у всіх досліджуваних м'язів зменшувалася при обох напрямках зовнішнього



навантаження. Крім того, під час збільшення тривалості активної фази руху (2 с) активність ВВ св демонструвала майже однакові рівні амплітуд компонентів D1 та D2.

Для оцінки залежності статичних компонентів ЕМГ від напрямку зовнішнього навантаження та тривалості активних фаз руху (рис. 3.2.9; див. табл. 3.2.5) використовували аналіз ANOVA.



**Рис. 3.2.9.** Співвідношення статичних компонентів ЕМГ- активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів із різним спрямуванням зовнішнього навантаження та тривалістю активних фаз 1.0 с.

*Сині та зелені стовпчики – при дії розгинального та згинального зовнішніх навантажень відповідно. Решта позначень такі ж самі, як і на рис. 3.2.8.*

Загальною особливістю в ЕМГ-реакціях досліджуваних м'язів була явна залежність їх стаціонарних рівнів від швидкості руху. Збільшення останнього параметра зазвичай призводило до підвищення інтенсивності ЕМГ у межах стаціонарної фази. Також виявилось, що статичні компоненти ЕМГ-активності всіх м'язів були значно вищими під час дії розгинального навантаження порівняно зі згинальним. Це підтверджується статистично значущими відмінностями в даних випадках ( $P < 0.05$ ).

Таблиця 3.2.5

Оцінка зміни рівня статичного компонента в залежності від напрямку дії зовнішнього навантаження та тривалості наростання фази руху (0.4 та 2.0 с).

М'язи	Сторона	навантаження	тривалість активної фази руху	M±m	P
ВВ сb	Л	1	0.4	1.48±0.5	<b>0.008**</b>
			2	0.91±0.4	<b>0.044*</b>
		2	0.4	-0.07±0.1	<b>0.008**</b>
			2	-0.14±0.1	<b>0.044*</b>
	П	1	0.4	1.28±0.5	<b>0.028*</b>
			2	0.98±0.3	<b>0.008**</b>
		2	0.4	-0.04±0.0	<b>0.028*</b>
			2	-0.06±0.0	<b>0.008**</b>
ВВ сl	Л	1	0.4	2.46±0.3	<b>0.001**</b>
			2	2.78±0.6	<b>0.004**</b>
		2	0.4	0.48±0.1	<b>0.001**</b>
			2	0.38±0.1	<b>0.004**</b>
	П	1	0.4	3.83±1.3	<b>0.016*</b>
			2	2.77±0.8	<b>0.007**</b>
		2	0.4	0.65±0.4	<b>0.016*</b>
			2	0.27±0.2	<b>0.007**</b>

Продовження таблиці 3.2.5.

<b>Br</b>	Л	1	0.4	-0.02±0.4	0.17
			2	0.30±0.4	0.367
		2	0.4	-0.10±0.2	0.17
			2	-0.12±0.2	0.367
	П	1	0.4	1.28±0.8	0.189
			2	0.94±0.6	0.102
		2	0.4	-0.73±0.3	0.189
			2	-0.70±0.3	0.102
<b>TB cl</b>	Л	1	0.4	-0.84±0.5	<b>0.006**</b>
			2	-0.56±0.5	<b>0.023*</b>
		2	0.4	-2.16±0.6	<b>0.006**</b>
			2	-1.67±0.3	<b>0.023*</b>
	П	1	0.4	-0.45±0.6	<b>0.035*</b>
			2	0.05±0.4	<b>0.002**</b>
		2	0.4	-1.84±0.3	<b>0.035*</b>
			2	-1.59±0.2	<b>0.002**</b>
<b>Pm</b>	Л	1	0.4	-0.22±0.1	0.41
			2	-0.32±0.2	0.984
		2	0.4	-0.30±0.1	0.41
			2	-0.31±0.2	0.984
	П	1	0.4	-0.24±0.1	0.705
			2	-0.18±0.1	0.773
		2	0.4	-0.29±0.1	0.705
			2	-0.13±0.1	0.773
<b>D ps</b>	Л	1	0.4	7.07±0.7	<b>0.005**</b>
			2	6.63±0.8	<b>0.006**</b>
		2	0.4	2.41±0.5	<b>0.005**</b>

## Продовження таблиці 3.2.5.

			2	2.04±0.5	<b>0.006**</b>
	П	1	0.4	7.00±0.7	<b>0.004**</b>
			2	7.02±0.8	<b>0.002**</b>
		2	0.4	1.88±0.8	<b>0.004**</b>
			2	1.54±0.7	<b>0.002**</b>

Примітка: Л – ліва рука, П – права рука; 1, 2 – дія розгинального та згинального зовнішнього навантаження відповідно.  $M \pm m$  – середнє та похибка середнього значення рівня нормованих ЕМГ в межах стаціонарної фази. Жирним шрифтом та зірочками позначені випадки достовірної різниці ( $*P < 0.05$ ,  $**P < 0.01$ ) між рівнями ЕМГ-активності м'язів на фазі утримання стаціонарного положення кінцівок.

Виняток становив рівень активності флексорів плечового суглоба ( $P_m$ ), причому статичний компонент  $V_r$  у правій руці був значно більшим порівняно з таким у лівій руці при тривалостях активної фази руху 0.4 та 1.0 с. У всіх інших досліджуваних м'язах рівні ЕМГ в умовах утримання стаціонарного положення були майже однаковими як для лівої, так і для правої кінцівки.

## Висновок

1. В перебігу «веслувальних» рухів, інтенсивність ЕМГ активності, що надходить до згиначів ліктювих суглобів, була більш варіабельною у порівнянні з відповідними реакціями м'язів розгиначів плечей.

2. Статистично достовірні відмінності між динамічними компонентами ЕМГ в рухах «на себе» та «від себе» були зареєстровані в кожного з м'язів.

3. Зі збільшенням тривалості активних фаз компонентів тест-руху амплітуда динамічних компонентів ЕМГ зменшувалася в обох напрямках зовнішнього навантаження в усіх досліджуваних м'язах.

4. Статичний компонент ЕМГ-активності всіх м'язів був значно більшим під час дії розгинального навантаження порівняно з таким при згинальному навантаженні.

Основний зміст пункту 3.2.2 опубліковано в таких працях:

1. Абрамович, Т. І., Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Горковенко, А. В., Дорновський, М., & Костюков, О. І. (2015). Координація активності м'язів плечового пояса та плеча людини в перебігу бімануальних синхронних двосуглобових рухів. *Нейрофізіологія*, 47(4), 50-60 [181].

2. Абрамович, Т. І. (2016). *Активация м'язів плечового поясу та плеча людини під час бімануальних рухів типу «ramp-and-hold»*. IX Міжнародний симпозіум «Актуальні проблеми біофізичної медицини». Київ: Інформаційно-аналітичне агенство., 3 [189].

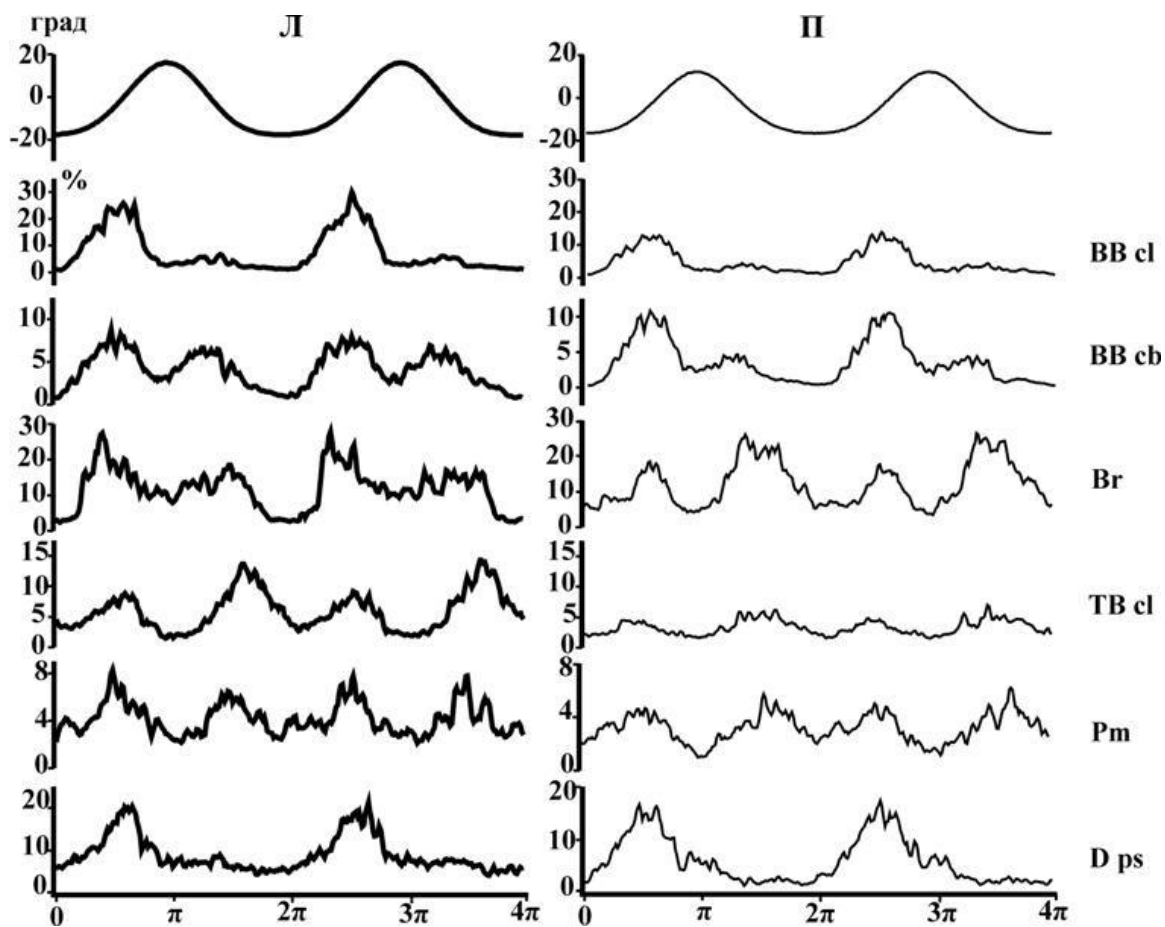
### **3.2.3. Активації м'язів в залежності від режиму виконання циклічного бімануального руху та рівня зовнішнього навантаження**

В експериментах прийняли участь 9 здорових чоловіків віком від 19 до 29 років ( $24.8 \pm 5.5$ ). Всі добровольці були спортсменами-веслувальниками академічної греблі. Серед учасників 8 чоловік були правшами і один був шульгою. Тестовані брали участь у попередніх блоках експериментів (пункти 3.2.1 та 2.3.2).

Досліджували координацію центральних моторних команд, що надходять до м'язів рук, під час виконання циклічних бімануальних рухів в горизонтальній площині, що імітували греблю двома веслами. Тест складався з трьох рухових задач: гребля в зручному темпі (ЗТ), гребля зі зворотним зв'язком (ЗЗ), коли людина відслідковувала темп і кут обертання лівого весла та гребля з максимальним темпом (МТ). Тести здійснювалися в умовах зовнішнього

навантаження двох рівнів – меншого та більшого, яке прикладалося до важелів [183].

На рис. 3.2.10 наведено приклад змін суглобових кутів та ЕМГ-активності різних м'язів при реалізації тест-рухів в умовах прикладання зовнішнього навантаження «від себе». Рух важелів «на себе» здійснювався за рахунок згинання ліктювих і розгинання плечових суглобів.



**Рис. 3.2.10.** Усереднені записи значень ЕМГ-активності м'язів під час реалізації тест-рухів лівою (Л) та правою (П) руками.

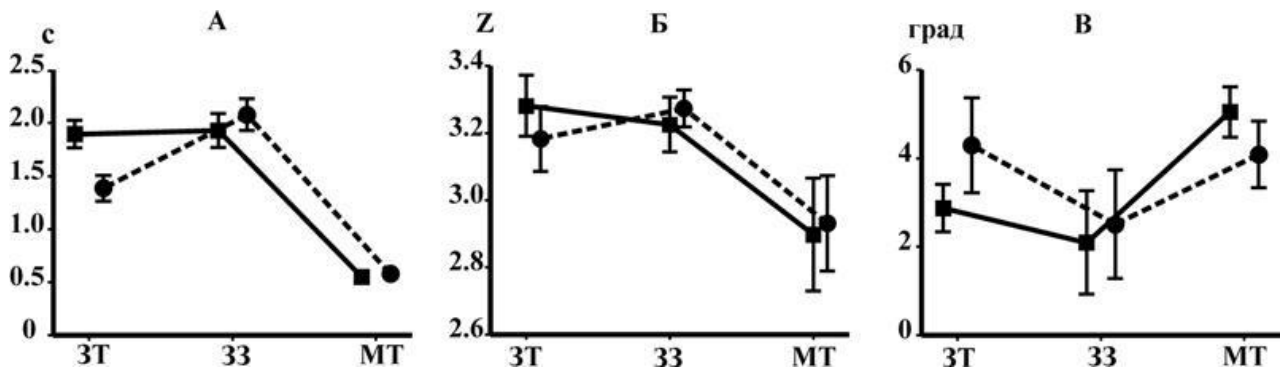
ЕМГ-активність відводилася від наступних м'язів: *m. brachioradialis* (Br), *m. biceps brachii, caput breve* (BB cb), *m. biceps brachii, caput longum* (BB cl), *m. triceps brachii, caput longum* (TB cl), *m. pectoralis major* (Pm), *m. deltoideus, pars scapularis* (D ps). Два верхні графіки – сигнали механограм переміщень лівого та правого важелів. Решта позначень такі ж самі, що й на рис.2.4.3.

Рух важелів «на себе» здійснювався за рахунок згинання ліктьових і розгинання плечових суглобів. Оскільки зовнішнє навантаження, прикладене до важелів, мало напрямок «від себе» (рис. 2.1.2), в перебігу цієї фази руху відбувалася активація флексорів ліктьових суглобів Br, BB cb, BB cl та екстензорів плечових суглобів D ps. 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 еластичних стрічок); у даному випадку значної активації розгиначів ліктьового (TB cl) і згиначів плечового (Pm) 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. 3.2.11. Рис. 3.2.11, 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) [190]. Очевидно, що в тесті МТ тривалість одного «гребка» була значно меншою, ніж у двох інших тестах. Це підтверджувалося попарними 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 33 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. 3.2.11. Механічні параметри виконання рухових завдань.**

*A – тривалість одного «гребка», B – рівень синхронізації рухів лівого та правого важелів, V – різниця амплітуди відхилень лівого та правого важелів – «весел». По горизонталі – тип рухового завдання (3T – зручний темп, 33 – рухи з наявністю візуального зворотного зв'язку, MT – максимальний темп); по вертикалі – тривалість одного «гребка», с (A), значення відповідних z-перетворень Фішера (B), та амплітуда відхилень важелів, град (V). Вказані значення похибок середнього. На всіх графіках суцільною лінією позначені дані при менших величинах зовнішнього навантаження, пунктирною – при більших.*

Рис. 3.2.11, B 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. пункт 2.4.5) виявило, що відбувається певне зниження синхронності зміщень лівого та правого важелів під час виконання тесту MT. 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 попарних порівняннях відповідних

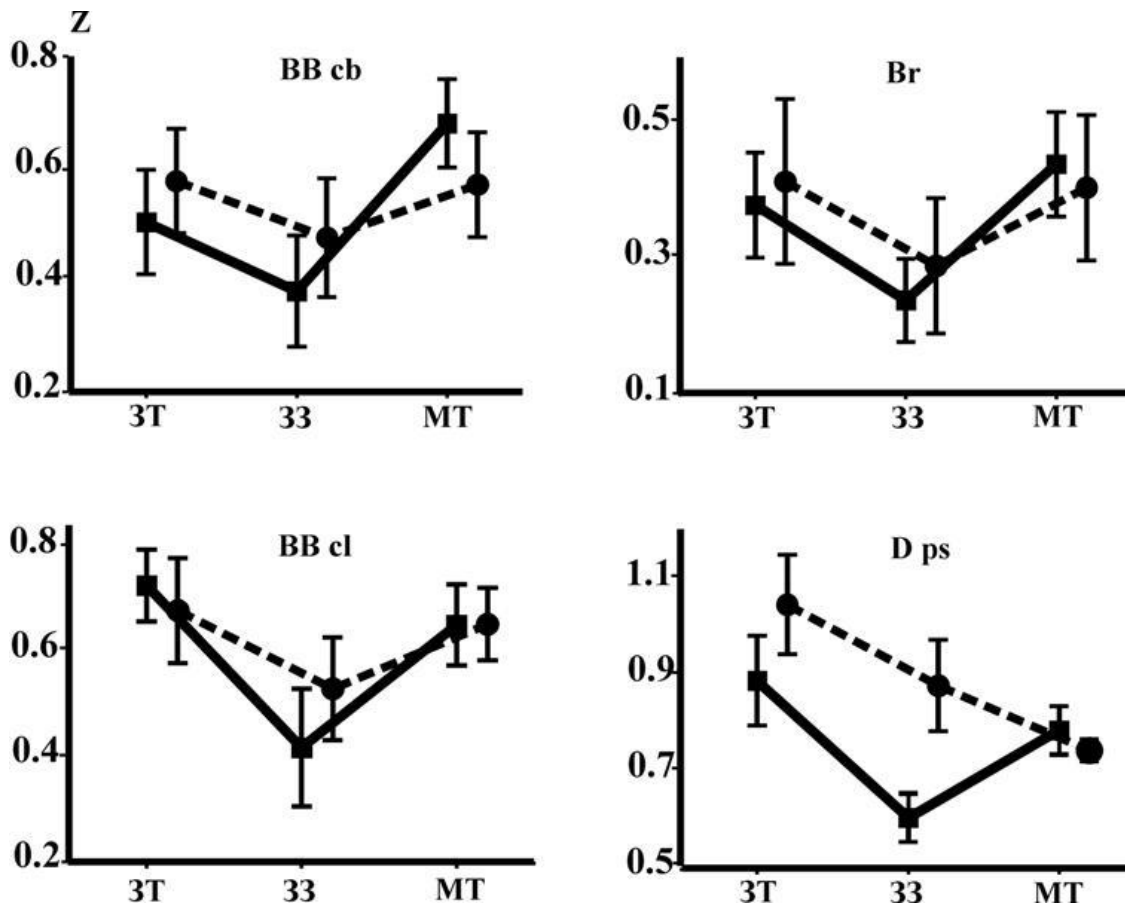


величин у перебігу *post-hoc*-аналізу відмінності не досягали рівня статистичної вірогідності.

На рис. 3.2.11, В, наведені результати оцінки амплітуд зміщень важелів у різних умовах проведення тестів. Оцінка впливу конкретних умов тесту на амплітуду коливань важелів робилася на основі три- факторного 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 ( $F=52.90$ ,  $p<0.001$ ,  $F=17.55$ ,  $p<0.001$ , 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 коливань правого та лівого важелів у тестах 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. 3.2.12, що вміщує графіки залежності  $z$ -перетворення Фішера для крос-кореляції 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 – ВВ с1, ВВ сb, Вr і D ps. Як зазначалося вище, активація ТВ с1 та Рm 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 D ps, найнижчим – у Вr, а синхронізація активності ВВ с1 і ВВ сb характеризувалася проміжними значеннями. Результати

двофакторного дисперсійного аналізу рівня синхронізації ЕМГ-активності м'язів наведені в табл. 3.2.6.



**Рис. 3.2.12.** Залежність рівня синхронізації ЕМГ-активності м'язів від зовнішнього навантаження та типу рухового завдання.

*Позначення такі ж самі, що й на рис. 3.2.11.*

Із цієї таблиці видно, що десинхронізація активності ВВ сb не досягала статистично значущого рівня, хоча тенденція до цього була досить очевидною. Залежність рівня синхронізації ЕМГ-активності м'яза D ps 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 ВВ cl, ВВ сb. Іншими словами, рівень синхронізації під час виконання тесту 33 був нижчим за такий у тестах 3Т і МТ. У разі ж прикладання більшого зовнішнього навантаження рівень синхронізації ЕМГ-активності D ps в умовах виконання тесту МТ був значущо нижчим, ніж у тесті 33. Також відмітимо, що

рівень навантаження істотно не впливав на рівень синхронізації ЕМГ- активності м'язів BB cl, BB cb та Br.

**Таблиця 3.2.6**

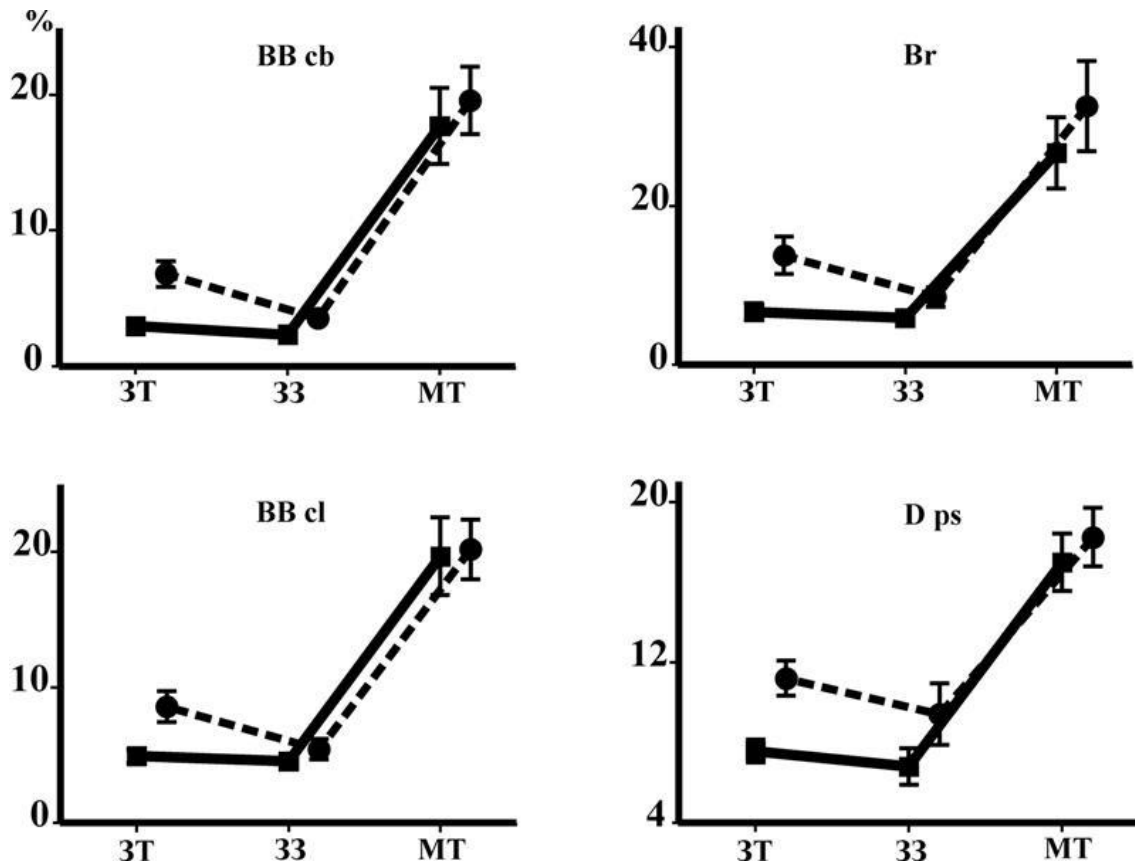
**Результати двофакторного дисперсійного аналізу рівня синхронізації ЕМГ- активності м'язів**

М'яз	Фактори				Взаємодія факторів	
	навантаження		тип тесту		Навантаження тип × тесту	
	F	p	F	p	F	p
<b>BB cl</b>	0.416	0.537	4.404	0.03	1.353	0.286
<b>BB cb</b>	0.183	0.68	3.45	0.057	2.635	0.103
<b>Br</b>	0.036	0.855	6.348	0.013	0.423	0.665
<b>D ps</b>	6.114	0.039	4.212	0.034	7.996	0.004

Примітка: дані в таблиці вираховані для відповідних параметрів ЕМГ-інтенсивності у відсотках.

*Рівень активації м'язів.* Для оцінки середнього рівня активації м'язів BB cl, BB cb Br та D ps 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 дво- факторний дисперсійний аналіз. Факторами в даному разі вважалися лише величина зовнішнього навантаження та тип тесту. Результати цього аналізу наведені на рис. 3.2.13 та в табл. 3.2.7.

Із даних, представлених на рис. 3.2.13 видно, що середні рівні ЕМГ усіх м'язів при виконанні тесту МТ були істотно вищими, ніж такі при виконанні двох інших тестів. Цей факт було підтверджено результатами *post-hoc*-аналізу у відповідних попарних порівняннях.



**Рис. 3.2.13.** 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. 3.2.11.

До певної міри несподіваним фактом виявилось те, що середні рівні ЕМГ м'язів в умовах дії більшого зовнішнього навантаження під час виконання тесту 3Т були вищими, ніж відповідні величини в разі виконання тесту 33 (рис. 3.2.13, пунктирні лінії). Цей факт був підтверджений при проведенні відповідного *post-*

*hoc*-аналізу для м'язів **BB cl**, **BB cb** та **Br**. М'язи **D ps** 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.

**Таблиця 3.2.7**

**Результати двофакторного дисперсійного аналізу інтенсивності ЕМГ - активності м'язів**

М'язи	Фактори				Взаємодія факторів	
	навантаження		тип тесту		Навантаження тип × тесту	
	F	p	F	p	F	p
<b>BB cl</b>	4.089	0.078	67.109	0	0.968	0.401
<b>BB cb</b>	11.13	0.01	42.148	0	0.789	0.471
<b>Br</b>	16.051	0.007	26.502	0	3.391	0.068
<b>D ps</b>	13.648	0.006	51.886	0	1.631	0.227

Примітка: позначення такі ж як в таблиці 3.2.6.

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.

### Висновок

1. При виконанні тесту **ЗТ** темп греблі при прикладанні більшого навантаження був більший, ніж у випадку меншого.

2. Середній рівень ЕМГ м'язів в умовах вищого рівня навантаження при виконанні тесту ЗТ був вищий, ніж при виконанні тесту ЗЗ.

3. Рівень активації м'язів при виконанні тесту МТ не залежав суттєво від рівня зовнішнього навантаження.

4. Рівень спряження ЕМГ активності однойменних м'язів лівої та правої руки мав тенденцію до зниження в умовах зорового зворотного зв'язку.

5. Слід припустити, що в умовах наявності зорового зворотного зв'язку посилюється когнітивний вплив на керування «рухами веслування» і такі рухи наближуються до дискретних цілеспрямованих контрольованих зором.

Основний зміст пункту 3.2.3. опубліковано в таких працях:

1. Абрамович, Т. І., Горковенко, А. В., Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Міщенко, В. С., & Костюков, О. І. (2016). Особливості активності м'язів людини при виконанні циклічних бімануальних рухів з різною організацією циклів. *Нейрофізіологія*, 48(1), 35-46. [183].

2. Абрамович, Т. І. (2016). *Особливості ЕМГ-активності м'язів рук людини в перебігу циклічних бімануальних рухів з різним типом рухової задачі*. VII Всеукраїнська науково-практична конференція «Біологічні дослідження-2016». Житомир:Рута., 18 [190].

## РОЗДІЛ 4

### АНАЛІЗ І УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

#### **Особливості активації м'язів в двосуглобових рухах різного напрямку в умовах дії протилежно спрямованих навантажень.**

При використанні нашої експериментальної моделі ми спробували знайти спрощену схему синергічних ефектів в кругових рухах руки, які можуть бути представлені як формальний результат взаємодії між навантаженням і патерном активації м'язів, що оперують різними суглобами. Синергія сила – була визначена в рамках спрощеної моделі руки, яка включає в себе два ідеальних кульових шарнірних з'єднання і лінійні сегменти руки, довжини яких були визначені з достатньою точністю для кожного випробуваного до експерименту. Модель дозволяє розрахувати офф-лайн суглобові кути  $\alpha_s$  та  $\alpha_e$  і моменти сил  $M_s$  і  $M_e$  в залежності від кута повороту руків'я  $\theta$ , який визначається як поточні положення руки під час руху по колу.

Синергії сили в значній мірі визначаються набором з чотирьох точок  $M_s^{(1)}$ ,  $M_s^{(2)}$ ,  $M_e^{(1)}$  та  $M_e^{(2)}$ , в яких моменти сили, що діють на суглоб змінюють свої знаки. В умовах фіксованого розміщення плечового суглоба, незмінних довжин сегментів руки і постійних параметрів траєкторії руху (положення центру і радіус кола), розташування точок  $M_s^{(1,2)}$  та  $M_e^{(1,2)}$ , уздовж шляху руху, незмінні, для обох напрямків зовнішнього навантаження – за рухом годинникової стрілки і проти руху годинникової стрілки. Ці точки ділять траєкторію руху на два нерівних сегменти, де протилежно спрямовані моменти сили діють на м'язи-антагоністи. При  $M_{ccw}$  навантаженні укорочені хвилі діють на м'язи-згиначі (Br, BB cb, BB cl, Pm, D pc) обох суглобів, довгі хвилі навантаження на м'язи-розгиначі (TB cl, TB clat, D ps); на противагу при  $M_{cw}$  навантаженні цей порядок протилежний – довгі хвилі впливають на м'язи-флексори (Br, BB cb, BB cl, Pm, D pc), а більш короткі – на м'язи-екстензори (TB cl, TB clat, D ps) (рис. 3.1.2, 3.1.3). Таким чином, для даної програми руху можна виділити чотири типи синергій сили для м'язів, які

належать різним суглобам:  $F_s-F_e$ ,  $E_s-E_e$ ,  $F_s-E_e$ ,  $E_s-F_e$  ( $F$  – згиначі,  $E$  – розгиначі, нижні індекси:  $s$  – плечовий суглоб,  $e$  – ліктьовий суглоб) (рис. 3.1.2, В).

На відміну від ефектів синергії силових компонентів, які були змодельовані в цьому дослідженні, ефекти синергії активації підтверджені експериментально. Розташування хвиль ЕМГ, відведених від м'язів обох суглобів уздовж траєкторії руху, в значній мірі відповідають змодельованим моментам хвиль. Таким чином, патерни реальної синергії активації досить схожі з теоретично визначеною синергією сили. Проте, можна відзначити, принаймні, дві принципові відмінності. По-перше, ЕМГ-активність м'язів не повною мірою зосереджена в зонах, обмежених функційними точками  $M_s^{(1,2)}$  та  $M_e^{(1,2)}$ ; часто зустрічаються виходи відрізків ЕМГ за межі таких зон. По-друге, активність всіх м'язів залежить від напрямку руху, що, очевидно, пов'язано з різним типом скорочення м'язів – ексцентричним і концентричним. У той же час, як було показано за результатами статистичного аналізу (табл. 3.1.1, 3.1.2. рис. 3.1.4), у всіх досліджених м'язах вищеописані відмінності інтенсивності ЕМГ, були статистично достовірними тільки у найбільш широким частинам зон функціонування відповідних м'язів – III (передпліччя) і V (плечова ланка) (табл.3.1.1, 3.1.2. рис.3.1.4.).

Вихід активності деяких м'язів далеко від зон їх навантаження може бути, принаймні, частково пов'язаний з більш складною схемою з'єднань суглобів в порівнянні з осьовою формою, яка передбачається. У попередніх роботах, був проведений аналіз складної геометрії обертальних рухів в плечовому суглобі, який описує моделі з двома і трьома ступенями свободи [191]. Біомеханіка ліктьового суглоба також дуже складна, а останнім часом він розглядається як сукупність трьох інтерактивних суглобів [192]. Було відзначено, що вісь обертання ліктьового суглоба може змінюватися навіть за відсутності руху в плечовому суглобі. Можна припустити, що такі складні механічні системи, якими є обидва суглоби – ліктьовий і плечовий, можуть мати елементи невизначеності при зміні знака моменту сили, під час руху. З іншого боку, реакції різних м'язів, які належать до одного суглоба також різноманітні. Наприклад, були помічені виходи активності  $TB\ clat$  і  $TB\ cl$ , які демонструють поширення інтенсивності



ЕМГ із зони II в зону I, в той час, як активність ВВ сb, ВВ сl більш чітко обмежена зонами їх навантаження (рис. 3.1.3, 3.1.5). Що стосується м'язів плечового суглоба, то такий «вихід» активності, спостерігається в обох згиначах (Pm, D ps) і розгиначах (D ps).

Реакції ЕМГ м'язів залежать від напрямків, як зовнішнього навантаження, так і руху. Як можна бачити на записах ЕМГ ВВ сb (рис. 3.1.5) у секторах запису руху, де навантаження, яке прикладається до м'яза відсутнє (зони II, III для  $M_{ccw}$ , і I для  $M_{cw}$ ), реакції його ЕМГ досить низькі, і їх залежність від напрямку руху також незначна. Таким чином, ефекти, які залежать від напрямку руху, можуть з'являтися тільки під час м'язового навантаження (зони I для  $M_{ccw}$ , і II, III для  $M_{cw}$ ), де ефекти позиціонування пов'язані з відмінностями між концентричним і ексцентричним типом скорочення у відповідних м'язах. Цілком ймовірно, що потужна дія ефектів сили на ЕМГ призводить до тісної взаємодії між факторами сили і синергії активації.

Слід зазначити, що поділ м'язів щодо їх ізольованого руху навколо певного суглобу занадто спрощено. Цей поділ може бути вірним тільки для моно-артикулярних м'язів таких як Вг, ВВ сl, Pm, D ps. Тоді як ВВ сb та ТВ сl – біартикулярні м'язи, хоча і забезпечують насамперед рухи в ліктьовому суглобі [193]. У той же час, надмірна функціональна деталізація м'язів, що беруть участь в даній програмі руху може бути і не потрібною для аналізу можливих ефектів синергії, які скоріше відображають цілі і обмеження рухової задачі, ніж особливості функціонування нервової системи [194].

В даному дослідженні двосуглобові рухи забезпечують криволінійні траєкторії дистальної частини руки в умовах дії навантажень, що постійно змінюються. Так як ці рухи здійснюються під візуальним керівництвом, то цілком очевидно, що центральна нервова система може використовувати різні види пропріоцептивної інформації, щоб регулювати дію низхідних моторних команд. Результати нашого дослідження дозволяють виділити два найбільш важливі елементи в цій інформації. По-перше, це стосується сенсорних сигналів, які дозволяють судити про наявність чи відсутність навантаження на м'язи-

антагоністи обох суглобів. Можна припустити, що будь-який перетин точок  $M_s^{(1,2)}$  та  $M_e^{(1,2)}$ , в яких моменти сили змінюють знак, викликало б зміну відповідних аферентних сигналів зворотного зв'язку, інформуючи рухову систему про необхідність переорієнтувати низхідну активність між групами м'язів-антагоністів, котрі оперують даним суглобом. В результаті низхідна активація раніше скорочених м'язів зменшується, а їх антагоністів – підвищується. Сухожильні органи Гольджі (нервово-сухожильне веретено) можуть являти собою основне джерело таких інформаційних сигналів щодо сили, хоча є можливість залучення також і інших аферентних рецепторів [195].

По-друге, важливе переключення між різними видами периферійних сенсорних потоків може бути пов'язано з точками  $L_s^{(1,2)}$  та  $L_e^{(1,2)}$ , де відбуваються переходи між скороченням і подовженням м'язів. У штучних умовах постійної еферентної активації динаміка скорочення м'язів, як відомо, у значній мірі залежить від напрямку руху; відмінності між ексцентричним і концентричним типом м'язової активності, як правило, розглядаються як гістерезис «довжина-сила» [196]. Коли м'язи включені в функційні системи спинного мозку, наприклад, систему стреч–рефлексу, то петлі гістерезису стають ширшими [197], і підсилення гістерезисних ефектів в основному пов'язане з асиметрією активності аферентних датчиків (м'язових веретен), яка залежить від напрямку руху [198]. Таким чином, можна припустити, що аферентні шляхи м'язових веретен можуть брати істотну участь у формуванні дирекційно-залежних відмінностей між відповідними ЕМГ-сигналами, зареєстрованими в даному дослідженні.

Траєкторія руху може бути розділена на певні зони, в яких переважають програми коактивації м'язів-антагоністів. М'язи, які коактивуються, не отримують прямого зовнішнього навантаження в таких областях, тому ці м'язи протидіють скороченню антагоністів, на які діє навантаження. Ці області локалізовані строго поблизу зони, де м'язи були навантажені раніше або будуть навантажені пізніше, в залежності від напрямку руху. Нещодавно була вивчена динаміка руху при цих основних патернах активації на експериментальній моделі двох м'язів

антагоністів [199]. Було показано, що патерни коактивації помітно зменшують небажані наслідки гістерезису, наприклад, залишкові рухи на піках активності. Таким чином, коактивація м'язів-антагоністів може зменшити ефекти неоднозначності у системі моторного контролю, які пов'язані, зокрема, з м'язовим гістерезисом [196, 199]. Поведінкові дослідження постуральних завдань, показали, що тестовані використовують коактивацію м'язів в якості стратегії для стабілізації суглобів кінцівок у присутності зовнішніх навантажень [200, 201, 202]. Тестовані також можуть самостійно модулювати відносний баланс коактивації і жорсткості кінцівок у різних просторових напрямках [203] і в різних суглобах [7]. Було висловлено припущення, що ЦНС, може використовувати коактивацію, в якості стратегії для полегшення точності руху кінцівки [7, 8].

Реальні траєкторії руху неминуче містять лінійні і криволінійні елементи руху, які в значній мірі можуть бути тотожні круговим записами різного діаметру. У багатьох випадках для аналізу синергії м'язів може бути досить, визначити тільки положення функційних точок на траєкторії руху без точного обчислення моменту сили і траєкторії кута суглоба. Таким чином, спрощений метод, який дозволив визначити  $L_s^{(1,2)}$ ,  $L_e^{(1,2)}$  та  $M_s^{(1,2)}$ ,  $M_e^{(1,2)}$  точки у багатосуглобових рухах може бути досить ефективним для аналізу їх синергії.

### **Координація активації м'язів рук людини при різних рівнях зовнішнього навантаження під час бімануальних рухів, що імітують парне веслування**

Дане дослідження було присвячене аналізу простих, бімануальних, симетричних, «веслувальних» рухів виконаних проти зовнішніх навантажень. Основним завданням дослідження було визначити характер активації різних м'язів, які згинають та розгинають ліктювий і плечовий суглоби і порівняти реакцію аналогічних м'язів у лівій і правій руках. Для простоти, комплекс багатосуглобового руху зводиться до двосуглобових рухів. Бімануальні двосуглобові рухи були виконані в горизонтальній площині; ці рухи включають

симетричні фази руху важелів «на себе» і «від себе», розділені фазою фіксації крайньої позиції. Незважаючи на простоту, ці рухи забезпечуються узгодженими діями багатьох м'язів; тому, запис поверхневої ЕМГ тільки частини м'язів може представляти досить обмежену інформацію про центральні команди, які забезпечують ці рухи. Крім того, достовірність значень ЕМГ в характеристиці активності патернів, як відомо, залежить від мінливості, яка може виникнути в електродних розміщеннях. Близькість електродів ЕМГ до зони іннервації м'язів може впливати на сигнал ЕМГ [204], і зона іннервації може проявляти значну варіативність місця розташування для певних м'язів [205]. Вплив цих проблем стає все більш істотним, якщо порівнювати діяльність ЕМГ в аналогічних м'язах верхніх кінцівок, що було виконано в цьому дослідженні.

Як правило, прийнято вважати, що аналіз комплексних, багатосуглобових рухів можна спростити, якщо м'язи, які беруть участь у даному руху, діляться на синергічні групи [206]. У даний час, м'язові синергії в основному описуються як когерентні активації, груп м'язів в просторі або в часі [207]. Ці синергії можуть спростити координацію складних рухів. Що б описати синергії м'язів між залежними від часу патернів ЕМГ (в рамках нестационарних закономірностей), які діють для всіх груп м'язів, застосовуються дуже складні методи кількісного обчислення, зокрема, засновані на алгоритмах факторизації [208]. У людей, деякі з найскладніших синергічних взаємодій описані для рухів під час ходьби, коли можна виділити принаймі п'ять синергій при дослідженні 16 різних м'язів. У такому випадку класифікація синергій залежить головним чином від швидкості ходьби та інтенсивності гравітаційного навантаження [133]. У даному дослідженні розглядається найпростіший вид синергії в двосуглобових рухах руки. Розмежування засноване на збігу напрямлень дії сили і подібності усереднених реакцій ЕМГ. Цілком очевидно, що зі зміною моделі руху, м'язи перебудовуються в інші групи і, певним чином, реагують на нові завдання руху. Як бачимо, запропонований поділ м'язів, який включає в себе як моно-, так і біартикулярні м'язи, які згинають та розгинають ліктьові і плечові суглоби, дійсний тільки для даної програми руху. Додаткові складнощі в організації руху

вимагатимуть більш складного визначення патернів синергії. Перша група синергії складається з м'язів, які згинають ліктьовий (Br, BB cb, BB cl) і розгинають плечовий суглоби (D ps); ці м'язи забезпечують активний рух важелів «на себе» на початку тесту, підтримку стаціонарних позицій під час фази утримання, а також роботу в поступальному режимі під час фази руху важелів «від себе». Загальні патерни зміни інтенсивності ЕМГ м'язів, що активно скорочуються і їх перегрупування, в умовах збільшення швидкості руху, добре відповідали реакції згиначів ліктьового суглоба в односуглобних ізотонічних рухах [209]. Центральні команди, що надходять до м'язів під час ramp-and-hold згинальних рухів також включають в себе динамічні і статичні компоненти, які у вирішальній мірі залежать від м'язового гістерезиса [210]. Зроблено припущення, що гістерезисні ефекти дозволяють зменшити інтенсивність наступної еферентної активності для фіксації довжини м'язів після скорочення [196]. У перебігу фази руху важелів «від себе» тест-рухів, коли м'язи подовжуються в поступальному режимі роботи, реєструються більш складні реакції (рис. 3.2.1, 3.2.2). Основні труднощі при поясненні роботи м'язів під час подовження існують навіть для експериментів по нервово-м'язовій моделі, де інтенсивність еферентної активності, що надходить може бути повністю контрольована [196, 211]. Для аналізу реальних багатосуглобових рухів, ці труднощі виникають через обмежену кількість досліджуваних м'язів. Ще одна проблема полягає в потенційному перерозподілі активності серед м'язів, для реєстрації якої, швидше за все, необхідна розробка додаткових методичних підходів з високою часовою роздільною здатністю в порівнянні з технікою усереднення.

Друга група синергії включає в себе м'язи, які є антагоністами по відношенню до м'язів першої групи (екстензори ліктьового суглоба (TB cl) і флексори (Pm) плечового суглоба). Під час обох фаз руху, ці м'язи переважно збільшують активність, таким чином, протистоять силам, що виникають при активному скороченні м'язів першої групи. У той же час, протягом стаціонарних фаз тест-рухів, вони в значній мірі знижують свою активність, що допомагає дії м'язів першої групи. Відносно низька амплітуда динамічних компонентів і

непостійність активності, яка часто спостерігається на етапах статичної фази в цих м'язах, ймовірно, пов'язані з їх переважно допоміжною роллю в даних рухах. Слід зазначити, що поділ досліджуваних м'язів відповідно до їх відношення до певного суглобу спрощена. Місця прикладання сили є однозначними тільки для моноартикулярних м'язів, таких як BB cl, Br, D ps та Pm, в той час як BB cb і TB cl – біартикулярні м'язи; однак, останні впершу чергу, забезпечують рухи у ліктьовому суглобі [193].

Загальна риса першої та другої груп синергічних м'язів полягає в сильній залежності динамічних компонентів від швидкості руху, в той час як дії інших факторів, а також комбінації різних факторів мають значення тільки в м'язах першої групи (таблиці 3.2.1, 3.2.2, 3.2.3).

Відмінності в залежності від латералізації виявлені лише для динамічних складових реакцій ЕМГ BB cb; в інших м'язах, ці відмінності не є суттєвими. Для всіх м'язів першої групи, фактор навантаження впливає на стаціонарні фази ЕМГ реакції, в той час як фактори латералізації і швидкості не викликають ефектів (табл. 3.2.4). Дія фактора навантаження, є причиною, що поєднання фактора навантаження і латералізації також ефективні в м'язах Br і BB cb.

Набір еферентних активностей, які контролюють двосуглобові тест-рухи можуть бути локалізовані в окремих часових зонах, в яких переважають програми коактивації або реципрокної активації. Фази руху, «на себе» та «від себе» насамперед супроводжуються коактивацією антагоністів, в той час як стаціонарні фази пов'язані з переважним використанням реципрокної активації. У роботах де динаміка руху, вивчалася за допомогою експериментальної моделі двох м'язів антагоністів [199], було показано, що реципрокний патерн активації м'язів може істотно зробити лінійним рух після зміни його напрямку, забезпечуючи також його швидкий початок; патерни коактивації можуть значно зменшувати небажані післяефекти гістерезису, такі як безперервний залишковий рух на вершинах діяльності. Таким чином, коактивація м'язів антагоністів може зменшити ефекти невизначеності в системі рухового контролю пов'язаного, зокрема, з м'язовим гістерезисом [199, 210]. Поведінкові дослідження постуральних завдань,

показали, що тестовані використовували коактивацію м'язів в якості стратегії для стабілізації суглобів кінцівок у присутності зовнішніх навантажень [200, 201, 202]; ці тестовані також можуть самостійно модулювати відносний баланс коактивації і жорсткості кінцівки в різних просторових напрямках [203, 212] і в різних суглобах [7]. Було висловлено припущення, що ЦНС може використовувати коактивацію м'язів антагоністів в якості стратегії для полегшення точності рухів кінцівок [7, 8].

Незважаючи на досить гарну якість виконання тестових рухів всіма тестованими в даному дослідженні, патерни активності досліджуваних м'язів, різноманітні. У деяких тестованих, реакції однойменних м'язів (BB cl, D ps), які належали до лівої і правої рук були дуже схожі. Одночасно, активність записана під час фаз утримання у цих випробовуваних не містила помітних коливань або тенденції до збільшення/зменшення активності ЕМГ; таким чином, середні інтенсивності ЕМГ в цих фазах були близькі один до одного для різних швидкостей руху, виконаних при тих же рівнях навантаження (рис. 3.2.1). На відміну від цього, в інших тестованих, були визначені істотні і часто непередбачувані зміни, які залежать від латералізації або швидкості, в основних компонентах ЕМГ (рис. 3.2.2). Якість виконання тестів була майже ідентична у всіх досліджуваних, тому зміни реакцій ЕМГ може свідчити про наявність перерозподілу активації серед різних м'язів або моторних одиниць в одних і тих же м'язах. Можна припустити, що процеси перерозподілу активності призводять до зниження розвитку втоми м'язів, які активно скорочуються, що було продемонстровано на природних рухах професійних стрільків з лука [213]. Тим не менше, сама м'язова втома може істотно змінити центральні програми виконання руху [214, 215, 216, 217, 218, 219, 220]. Таким чином, спостережувані перегрупування ЕМГ можуть бути, частково, вторинними по відношенню до ефектів втоми. Тим не менш, ми можемо припустити, що різні випробувані використовують різні рухові стратегії, які відрізняються різним ступенем, діяльності перегрупування серед різних м'язів або в межах цих м'язів. На наш погляд, аналіз цих процесів може бути розширений за рахунок одночасної

реєстрації діяльності різних рухових одиниць; однак, відомі методологічні труднощі у використанні даного підходу при крупно-масштабних рухах при помітних навантаженнях [178]. Отже, локальні методи запису, здаються, більш придатними для цих цілей [221]. Виявлення асиметрій, які залежать від латералізації в програмах центральних моторних команд ймовірно, не може, бути ефективним при використанні стандартних методів ЕМГ, таких як в даному дослідженні. Однак, деякі передумови для існування цієї асиметрії в схемах спинного мозку недавно була продемонстрована в експериментах на тваринах [222].

### **Центральна активація м'язів в залежності від напрямку зовнішнього навантаження та тривалості активної фази руху**

Ми аналізували координацію ЦМК, адресованих м'язам плечового поясу та плечей при реалізації простих бімануальних рухів, які виконувалися синхронно в умовах дії зовнішніх сил та складались із симетричних рухів важелів «на себе» та «від себе», розділених фазою фіксації положення кінцівок. Головною метою дослідження було визначити патерни усереднених ЕМГ у різних м'язах плечового поясу та плечей та порівняти активність відповідних м'язів правої та лівої рук. В умовах, коли зовнішнє навантаження діяло в напрямку згинання плечових та розгинання ліктювих суглобів (розгинальне навантаження), останні суглоби утримувалися в зігнутому рівноважному положенні силою, яку розвивали їх згиначі. В даному випадку із загальної кількості досліджуваних м'язів, що згинали ліктюві суглоби, тільки ВВ с<sub>b</sub> та ВВ с<sub>l</sub> демонстрували високу активність у фазі утримання кінцівок у стаціонарному положенні. У процесі урівноваження ліктювих суглобів у зігнутому положенні В<sub>r</sub> проявляли лише незначну активність або взагалі не брали участі. Відповідно до цього саме ВВ с<sub>b</sub> та ВВ с<sub>l</sub> синхронно знижували свою активність перед початком розгинання, що, призводило до виходу суглобів із рівноважного положення та дозволяло зовнішньому навантаженню почати розгинати вказані суглоби. Практично одразу



з початком розгинання дані м'язи збільшували свою активність, і одночасно з тим збільшувалась активність Br. За такою ж самою схемою відбувалося згинання плечових суглобів, але процесом згинання керували розгиначі плечових суглобів (D ps), проти зусиль яких було спрямоване зовнішнє навантаження. Під час зміни напрямку такого навантаження від розгинального до згинального екстензія передпліч здійснювалася за рахунок збільшення активності їх екстензорів (TB cl), які виводили суглоби з рівноважного стану та генерували силу для протидії зовнішньому навантаженню. Згиначі активувалися дещо пізніше; це, ймовірно, підвищувало керованість суглобів. Слід відмітити, що активність TB cl як лівої, так і правої руки була значно вищою під час дії розгинального навантаження на ліктьові суглоби. Дані м'язи в такій ситуації виступали як антагоністи і коактивувалися при згинанні, розвиваючи додаткові зусилля під час розгинання суглобів. Аналогічно, в плечових суглобах після переходу від зовнішнього навантаження, згинального щодо цих суглобів, до розгинального контроль процесу згинання переходив від м'язів-розгиначів до згиначів.

Використання даного експериментального підходу, в межах якого двосуглобові рухи кожної верхньої кінцівки формувалися з односуглобових компонентів, при цьому передпліччя та плечові ланки рухалися синхронно та протифазно, дало можливість виявити певну функціональну взаємодію м'язів, які керують різними суглобами та в анатомічному аспекті є антагоністами. У вказаному випадку мова йде про синергічну взаємодію м'язів, що згинають ліктьові (Br, BB cb, BB cl) та розгинають плечові (D ps) суглоби в перебігу руху важелів «на себе», та м'язів, котрі розгинають ліктьові (TB cl) та згинають плечові суглоби (Pm) у межах фази «від себе». На даний момент м'язові синергії кваліфікуються як поєднана в часі та просторі активація певних груп м'язів [207]. В умовах виконання двосуглобових тест-рухів у наших експериментах м'язи, котрі згинають ліктьові та розгинають плечові суглоби, забезпечують рухи важелів «на себе» на початку тесту, підтримують стабільні суглобові кути в стаціонарній фазі та працюють майже у фоновому режимі протягом фази руху важелів «від себе». Інша група м'язів (TB cl та Pm) знаходиться в антагоністичній

взаємодії з флексорами та екстензорами ліктьових та плечових суглобів відповідно. У межах двох згаданих фаз руху ці м'язи збільшують свою активність, протидіючи силам, генерованим згиначами ліктьових та розгиначами плечових суглобів. Відносно значна варіабельність ЕМГ-активності даних м'язів у стаціонарній фазі тест-руху, очевидно, пов'язана з їх допоміжною роллю в реалізації такого руху. Подібна функціональна взаємодія м'язів, у першу чергу, забезпечує скоординовані зміни кутів у плечових та ліктьових суглобах в умовах реалізації двосуглобових рухів кінцівки та, в свою чергу, стабілізує певні характеристики центрального моторного контролю.

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

Раніше було встановлено, що динамічні та статичні компоненти ЦМК, які надходять до м'язів протягом згинальних «веслувальних» рухів, істотно залежать від феномена м'язового гістерезису [210]. Було висунуте припущення, що ефекти гістерезису зменшують інтенсивність центральної еферентної активності для фіксації довжини м'яза після скорочення [196]. Слід підкреслити, що в межах нашої експериментальної парадигми у фазі руху важелів «від себе», коли м'язи подовжуються в режимі додаткової роботи, був зареєстрований помітно відмінний патерн їх ЕМГ-активності (рис. 3.2.6).

В еферентній активності, що супроводжує двосуглобові рухи, в межах певних часових інтервалів переважають програми коактивації агоністів та антагоністів. Фази активних рухів значною мірою супроводжуються коактивацією антагоністів, тоді як підтримання стаціонарних положень переважно пов'язано з використанням реципрокної активації. Було також

встановлено, що коактиваційні патерни можуть значно зменшувати небажані ефекти неоднозначності в системі рухового контролю, зокрема нейтралізуючи певною мірою ефекти м'язового гістерезису [196, 199]. Результати досліджень контролю поступальних рухів свідчать про використання коактиваційних патернів активації як стратегії стабілізації положення ланок кінцівок при наявності впливів зовнішніх сил [202, 201]. Під час реалізації розглянутих рухів тестовані також здатні створювати певний баланс коактивації м'язів для забезпечення жорсткості кінцівки в різних просторових напрямках [212] та в різних суглобах [7]. Існує думка, що ЦНС може досить широко використовувати коактивацію як стратегію для забезпечення точності виконання цілеспрямованих рухів кінцівок [8].

У деяких роботах було показано, що при створенні бімануальних ізометричних зусиль для перерозподілу генерованих сил між м'язами обох кінцівок випробуваному достатньо використовувати стратегію зворотного сенсорного зв'язку [11, 105]. Натомість в умовах, коли істотною є дія зовнішнього фактора, процес координації моторних команд стає не таким однозначним. У наших тестах, незважаючи на досить високу якість виконання тест-рухів суб'єктами, патерни ЕМГ-активності аналогічних м'язів, керуючих правою та лівою руками, могли дещо розрізнятись. Імовірно, що такі відмінності між ЦМК, адресованими м'язу під час активних фаз тест-руху, пов'язані з намаганнями випробуваними використовувати стратегію перерозподілу активності між аналогічними м'язами з метою збалансувати дію зовнішнього навантаження та нейтралізувати різницю між зусиллями, розвинутими м'язами лівої та правої рук, тим самим забезпечуючи координацію одночасних рухів обох кінцівок.

Очевидно, що тест-рухи в умовах наших експериментів є лише відносними аналогами рухів веслувальника. В реальних умовах парного веслування руків'я весел описують циклічні траєкторії в тривимірному просторі, а не рухаються лише в горизонтальній площині; в межах нашої експериментальної постановки виключені рухи тулуба та ніг. Тим не менш дослідження часової та просторової

організації активності значної кількості м'язів під час синхронних бімануальних рухів може забезпечити отримання істотної інформації щодо принципів центрального контролю при керуванні такими досить складними рухами. Мабуть, певне спрощення умов реалізації даної активності на початку подібних досліджень є необхідною умовою.

Аналіз записів ЕМГ- активності досліджуваних м'язів плечового поясу та плечей при виконанні бімануальних циклічних рухів показав, що вони координовані складним чином. Це підтверджується комплексним характером ЦМК, що забезпечують контроль досить складних моторних тест-феноменів. Треба відзначити, що отримані в нашій роботі результати відповідають сучасним уявленням про те, що ЦНС може керувати виконанням рухів у режимах, близьких до ізотонії, за рахунок використання певної кількості функціональних м'язових синергій, відповідним чином пов'язаних із моторним завданням.

### **Особливості активація м'язів в залежності від режиму виконання циклічного бімануального руху та рівня зовнішнього навантаження**

У даному дослідженні суб'єкт мав вирішувати найпростіше рухове бімануальне циклічне завдання – реалізувати синфазні [87] дзеркально симетричні рухи із часовим спряженням і з відповідністю частот рухів лівого та правого важелів (1:1) [223, 105]. Просторове спряження при цьому забезпечувалось автоматично завдяки конструктивним обмеженням механічного пристрою. Так, кожний важіль міг обертатися лише навколо власної осі (рис. 2.1.2.); 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. 3.2.11, 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 відрізняється від 1:1, істотно ускладнює задачу спряження [81]. 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 [224]. 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. 3.2.11, 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 [225]. 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 33 при прикладанні більшого зовнішнього навантаження (рис. 3.2.11, А). Такі дані узгоджуються з результатами роботи Леві-Цедек та співавт. [226]. 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. [86]. В тестах з малюванням овалів обома руками автори даної публікації виявили значні відмінності динамічних і кінематичних характеристик рухів домінантної та недомінантної рук. У нашому дослідженні бімануальних циклічних рухів такої різниці не було помічено. Причиною тут може бути та обставина, що в наших тестах рухи реалізовувалися 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 [227, 228, 229].

*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. 3.2.12).

У виконаних раніше роботах зазначалося, що дзеркально симетричний режим виконання бімануальних циклічних рухів забезпечується синхронністю активації однойменних м'язів [92]. Тим не менш, у наших тестах спостерігалася помітна десинхронізація ЕМГ-активності зазначених м'язів (Br, BB cb, BB cl – флексорів ліктьових суглобів, D ps – 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 [230]. Так, у роботі з моделюванням циклічних та дискретних рухів [231] 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 [231].

При аналізі відмінностей принципів моторного контролю дискретних рухів від таких циклічних моторних феноменів треба брати до уваги, що циклічні рухи, вірогідно, є філогенетично більш давніми [232]. 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 керування 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 [233].

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 магнітно-резонансної томографії. У дослідженні з виконанням дискретних та ритмічних згинань і розгинань зап'ясткового суглоба [88] 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. 3.2.13) не виявили статистично

вірогідних відмінностей цих параметрів. Даний факт може зумовлюватися тим, що такі циклічні рухи відносяться до класу філогенетично давніх [88]. Реалізація подібних рухів формує певну сукупність траєкторій, в яких 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 [86]. 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 [234, 235, 236]. 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 MI [95, 237, 238]. В огляді де Олівейра [239] 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 [240]); 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 ЗЗ.

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 нижчому 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 ЗЗ.

Варто також зазначити, що наші результати певним чином узгоджуються з так званою гіпотезою провідного суглоба, яка була запропонована в роботах Дунської та співавт. [6]. У відповідних тестах була виявлена тенденція до вищої інтенсивності крос-кореляції між ЕМГ-активністю двох м'язів D ps, ніж такої в інших м'язів. Згідно з гіпотезою «головного 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 Вг.

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 уводяться певні корекції, циклічність рухів дещо спотворюється, вони розпадаються на окремі компоненти, характер яких наближається до дискретного.

Основний зміст розділу 4 опубліковано в таких працях:

1. Абрамович, Т. І., Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Горковенко, А. В., Дорновський, М., & Костюков, О. І. (2015). Координація активності м'язів плечового пояса та плеча людини в перебігу бімануальних синхронних двосуглобових рухів [181].

2. Tomiak, T., Gorkovenko, A. V., Tal'nov, A. N., Abramovych, T. I., Mishchenko, V. S., Vereshchaka, I. V., & Kostyukov, A. I. (2015). The averaged EMGs recorded from the arm muscles during bimanual "rowing" movements [180].

3. Абрамович, Т. І., Горковенко, А. В., Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Міщенко, В. С., & Костюков, О. І. (2016). Особливості активності м'язів людини при виконанні циклічних бімануальних рухів з різною організацією циклів. *Нейрофізіологія*, 48(1), 35-46 [183].

4. Tomiak, T., Abramovych, T. I., Gorkovenko, A. V., Vereshchaka, I. V., Mishchenko, V. S., Dornowski, M., & Kostyukov, A. I. (2016). The movement-and load-dependent differences in the EMG patterns of the human arm muscles during two-joint movements (a preliminary study) [179].

## ВИСНОВКИ

Досліджені особливості центральних моторних команд (ЦМК) до м'язів плечового поясу та плеча людини під час виконання довільних рухів двох типів: 1) кругових рухів протилежного напрямку, що виконувались правою рукою у горизонтальній площині; 2) синхронних бімануальних рухів, що імітували парне веслування. У якості корелятив ЦМК розглядалися спрямлені та усереднені записи ЕМГ-активності м'язів.

1. Параметри ЦМК команд, які надходять до м'язів плечового поясу та плеча у перебігу кругових двосуглобових рухів руки, переважно пов'язані зі змінами моментів сили, що діють на м'язи відповідних суглобів. Ці команди модулюються відповідно до ексцентричного або концентричного характеру м'язових скорочень на різних ділянках траєкторій руху. Патерни усередненої ЕМГ-активності м'язів визначаються точками зміни напрямку зовнішньої сили, а інтенсивність хвиль ЕМГ залежить від напрямку переходів між скороченням та подовженням м'язів.

2. Усереднені ЕМГ в деяких випадках можуть виходити за межі зон, що визначаються точками зміни напрямку дії зовнішніх сил; цей факт ймовірно пов'язаний зі спільною активацією м'язів-антагоністів і/або з більшою складністю реальної геометрії суглобів в порівнянні зі спрощеним модельним розглядом, який використовувався в роботі для вирахування суглобових кутів і моментів сили.

3. Аналіз ЕМГ-активності при синхронних переміщеннях обох рук в імітації парного веслування дозволив поділити залучені м'язи на дві групи: 1) згиначі ліктьового і розгиначі плечового суглобів; 2) розгиначі ліктьового і згиначі плечового суглобів. М'язи першої групи генерували помітні динамічні компоненти ЕМГ, що залежали від швидкості рухів, та відтворювали помітну статичну активність на фазах утримання найбільшого розгинання суглобів; м'язи

другої групи скорочувались разом із першою групою під час руху і зменшували рівень активності на стаціонарних фазах.

**4.** За допомогою багатофакторного аналізу ЕМГ-активності в умовах бімануальних рухів, було доведено, що у всіх досліджених м'язах динамічні компоненти ЕМГ істотно залежать від швидкості тест-рухів; в той же час, фактори латералізації і рівня навантаження, а також комбінації дії різних факторів, істотно впливають тільки на ЦМК до згиначів ліктьового і розгиначів плечового суглобів.

**5.** Порівняння наявності та відсутності зорового зворотного зв'язку при здійсненні «веслувальних» рухів, дозволило встановити, що рівень синхронізації ЕМГ-активності однойменних м'язів обох рук демонструє тенденцію до зниження в умовах зорового контролю. Слід припустити, що зворотній зоровий зв'язок може підсилювати когнітивні впливи в системі рухового контролю, і, таким чином, знижує автоматизм рухів і наближує їх виконання до рівня візуально контрольованих бімануальних рухів.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Latash, M. L., Levin, M. F., Scholz, J. P., & Schöner, G. (2010). Motor control theories and their applications. *Medicina (Kaunas)*, 46(6), 382-392.
2. Feldman, A. G., & Levin, M. F. (2009). The equilibrium–point hypothesis—past, present and future. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 629, 699-726. doi: 10.1007/978-0-387-77064-2\_38.
3. Feldman, A. G. (2011). Space and time in the context of equilibrium–point theory. *Wiley Interdisciplinary Reviews - Cognitive Science*, 2(3), 287-304. doi: 10.1002/wcs.108.
4. Muceli, S., Boye, A. T., d'Avella, A., & Farina, D. (2010). Identifying representative synergy matrices for describing muscular activation patterns during multidirectional reaching in the horizontal plane. *Journal of Neurophysiology*, 103(3), 1532-1542. doi: 10.1152/jn.00559.2009.
5. Roh, J., Rymer, W. Z., & Beer, R. F. (2012). Robustness of muscle synergies underlying three–dimensional force generation at the hand in healthy humans. *Journal of Neurophysiology*, 107(8), 2123-2142.
6. Dounskaia, N., Goble, J. A., & Wang, W. (2011). The role of intrinsic factors in control of arm movement direction: implications from directional preferences. *Journal of Neurophysiology*, 105(3), 999-1010. doi: 10.1152/jn.00630.2010.
7. Gribble, P. L., & Ostry, D. J. (1998). Independent coactivation of shoulder and elbow muscles. *Experimental Brain Research*, 123(3), 355-360. doi: 10.1007/s002210050580.
8. Gribble, P. L., Mullin, L. I., & Mattar, A. (2003). Role of contraction in arm movement accuracy. *Journal of Neurophysiology*, 89(5), 2396-2405. doi: 10.1152/jn.01020.2002.
9. Swinnen, S. P., Jardin, K., & Meulenbroek, R. (1996). Between-limb asynchronies during bimanual coordination: effects of manual dominance and

attentional cueing. *Journal of Neurophysiology*, 34(12), 1203-1213. doi: 10.1016/0028-3932(96)00047-4.

10. Dounskaia, N. V., Swinnen, S. P., Walter, C. B., Spaepen, A. J., & Verschueren, S. M. (1998). Hierarchical control of different elbow-wrist coordination patterns. *Experimental Brain Research*, 121(3), 239-254. doi: 10.1007/s002210050457.

11. Soteropoulos, D. S., & Perez, M. A. (2011). Physiological changes underlying bilateral isometric arm voluntary contractions in healthy humans. *Journal of Neurophysiology*, 105(4), 1594-1602. doi: 10.1152/jn.00678.2010.

12. Gueugnon, M., Torre, K., Mottet, D., & Bonnetblanc, F. (2014). Asymmetries of bilateral isometric force matching with movement intention and unilateral fatigue. *Experimental Brain Research*, 232(6), 1699-1706. doi: 10.1007/s00221-014-3862-8.

13. Johansson, R. S., Theorin, A., Westling, G., Andersson, M., Ohki, Y., Nyberg, L. (2006). How a lateralized brain supports symmetrical bimanual tasks. *PLOS Biology*, 4(6), e158. doi: 10.1371/journal.pbio.0040158.

14. Obhi, S. S., Haggard, P., Taylor, J., & Pascual-Leone, A. (2002). rTMS to the supplementary motor area disrupts bimanual coordination. *Motor Control*, 6(4), 319-332. doi: 10.1123/mcj.6.4.319.

15. Swinnen, S. P., & Wenderoth, N. (2004). Two hands, one brain: cognitive neuroscience of bimanual skill. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(1), 18-25. doi: 10.1016/j.tics.2003.10.017.

16. Lieber, R. L., & Ward, S. R. (2011). Skeletal muscle design to meet functional demands. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1570), 1466-1476.

17. Schiaffino, S., & Reggiani, C. (2011). Fiber types in mammalian skeletal muscles. *Physiological Reviews*, 91(4), 1447-1531. doi: 10.1152/physrev.00031.2010.

18. Merletti, R., & Parker, P. A. (2004). *Electromyography: physiology, engineering, and non-invasive applications*. Hoboken, NJ: Wiley.

19. Herzog, W. (2014). Mechanisms of enhanced force production in lengthening (eccentric) muscle contractions. *Journal of Applied Physiology*, 116(11), 1407-1417.

20. Close, G. L., Kayani, A., Vasilaki, A., & McArdle, A. (2012). Skeletal muscle damage with exercise and aging. *Sports Medicine*, 35(5), 413-427. doi: 10.2165/00007256-200535050-00004.
21. Douglas, J., Pearson, S., Ross, A., & McGuigan, M. (2017). Eccentric exercise: physiological characteristics and acute responses. *Sports Medicine*, 47(4), 663-675. doi: 10.1007/s40279-016-0624-8.
22. Marri, K., & Swaminathan, R. (2016). Analysis of concentric and eccentric contractions in biceps brachii muscles using surface electromyography signals and multifractal analysis. *Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers, Part H*, 230(9), 829-839. doi: 10.1177/0954411916654198.
23. Franchi, M. V., Reeves, N. D., & Narici, M. V. (2017). Skeletal muscle remodeling in response to eccentric vs. concentric loading: morphological, molecular, and metabolic adaptations. *Frontiers in Physiology*, 8, 447. doi: 10.3389/fphys.2017.00447.
24. Hody, S., Croisier, J-L., Bury, T., Rogister, B., & Leprince, P. (2019). Eccentric Muscle Contractions: Risks and Benefits. *Frontiers in Physiology*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00536>.
25. Fang, Y., Siemionow, V., Sahgal, V., Xiong, F., Yue, G. H. (2001). Greater movement-related cortical potential during human eccentric versus concentric muscle contractions. *Journal of Neurophysiology*, 86(4), 1764-1772. doi: 10.1152/jn.2001.86.4.1764.
26. Enoka, R. M. (1996). Eccentric contractions require unique activation strategies by the nervous system. *Journal of Applied Physiology*, 81(6), 2339-2346. doi: 10.1152/jappl.1996.81.6.2339.
27. Abbott, B. C., Bigland, B., & Ritchie, J. M. (1952). The physiological cost of negative work. *The Journal of Physiology*. 117(3), 380-390. doi: 10.1113/jphysiol.1952.sp004755.
28. Konow, N., & Roberts, T. J. (2015). The series elastic shock absorber: tendon elasticity modulates energy dissipation by muscle during burst deceleration.

*Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1804), 20142800. doi: 10.1098/rspb.2014.2800.

29. Lindstedt, S. L., LaStayo, P. C., & Reich, T. E. (2001). When active muscles lengthen: properties and consequences of eccentric contractions. *News in Physiological Sciences*, 16, 256-261. doi: 10.1152/physiologyonline.2001.16.6.256.

30. Vogt, M., & Hoppeler, H. H. (2014). Eccentric exercise: mechanisms and effects when used as training regime or training adjunct. *Journal of Applied Physiology*, 116(11), 1446-1454. doi: 10.1152/jappphysiol.00146.2013.

31. Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A., Kram, R., & Lehman, S. (2000). How animals move: an integrative view. *Science*, 288(5463), 100-106. doi: 10.1126/science.288.5463.100.

32. Reich, T. E., Lindstedt, S. L., LaStayo, P. C., & Pierotti, D. J. (2000). Is the spring quality of muscle plastic? *American journal of physiology. Regulatory, integrative and comparative physiology*, 278(6), 1661-1666.

33. Huxley, A. F., & Niedergerke, R. (1954). Structural changes in muscle during contraction: interference microscopy of living muscle fibres. *Nature*, 173(4412), 971-973. doi: 10.1038/173971a0.

34. Huxley, H. E., & Hanson, J. (1954). Changes in the cross-striations of muscle during contraction and stretch and their structural interpretation. *Nature*, 173(4412), 973-976. doi: 10.1038/173973a0.

35. Nishikawa, K. (2016). Eccentric contraction: unraveling mechanisms of force enhancement and energy conservation. *The Journal of Experimental Biology*, 219(Pt2), 189-196. doi: 10.1242/jeb.124057.

36. Herzog, W., Powers, K., Johnston, K., & Duvall, M. (2015). A new paradigm for muscle contraction. *Frontiers in Physiology*, 6(174). doi: 10.3389/fphys.2015.00174.

37. Herzog, W. (2014). The role of titin in eccentric muscle contraction. *Journal of Experimental Biology*, 217(Pt 16), 2825-2833. doi: 10.1242/jeb.099127.



38. Hessel, A. L., Lindstedt, S. L., & Nishikawa, K. C. (2017). Physiological mechanisms of eccentric contraction and its applications: a role for the giant titin protein. *Frontiers in Physiology*, *8*(70). doi: 10.3389/fphys.2017.00070.
39. Herzog, W., Schappacher, G., DuVall, M., Leonard, TR., & Herzog, J. A. (2016). Residual force enhancement following eccentric contractions: a new mechanism involving titin. *Physiology (Bethesda)*, *31*(4), 300-312. doi: 10.1152/physiol.00049.2014.
40. Linnamo, V., Moritani, T., Nicol, C., & Komi, P. V. (2003). Motor unit activation patterns during isometric, concentric and eccentric actions at different force levels. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *13*(1), 93-101. doi: 10.1016 / s1050-6411 (02) 00063-9.
41. Nakazawa, K., Kawakami, Y., Fukunaga, T., Yano, H., & Miyashita, M. (1993). Differences in activation patterns in elbow flexor muscles during isometric, concentric and eccentric contractions. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *66*(3), 214-220. doi: 10.1007/BF00235096.
42. Hedayatpour, N., & Falla, D. (2015). Physiological and neural adaptations to eccentric exercise: mechanisms and considerations for training. *BioMed Research International*, *2015*(193741). doi: 10.1155/2015/193741.
43. Yue, G. H., Liu, J. Z., Siemionow, V., Ranganathan, V. K., Ng, T. C., & Sahgal, V. (2000). Brain activation during human finger extension and flexion movements. *Brain Research*, *856*(1-2), 291-300. doi: 10.1016/s0006-8993(99)02385-9.
44. Fang, Y., Siemionow, V., Sahgal, V., Xiong, F., & Yue, GH., (2004). Distinct brain activation patterns for human maximal voluntary eccentric and concentric muscle actions. *Brain Research*, *1023*(2), 200-212. doi: 10.1016/j.brainres.2004.07.035.
45. Kwon, Y. H., & Park, J. W. (2011). Different cortical activation patterns during voluntary eccentric and concentric muscle contractions: an fMRI study. *NeuroRehabilitation*, *29*(3), 253-259. doi: 10.3233/NRE-2011-0701.
46. Duchateau, J., & Baudry, S. (2014). Insights into the neural control of eccentric contractions. *Journal of Applied Physiology*, *116*(11), 1418-1425.

47. Duchateau, J., & Enoka, R. M. (2008). Neural control of shortening and lengthening contractions: influence of task constraints. *The Journal of Physiology*, *586*(24), 5853-5864. doi: 10.1113/jphysiol.2008.160747.
48. Doguet, V., Nosaka, K., Guével, A., Thickbroom, G., Ishimura, K., & Jubeau, M. (2017). Muscle length effect on corticospinal excitability during maximal concentric, isometric and eccentric contractions of the knee extensors. *Experimental Physiology*, *102*(11), 1513-1523. doi: 10.1113/EP086480.
49. Duchateau, J., & Roger, M. Neural control of lengthening contractions. (2016). *Journal of Experimental Biology*, *219*(Pt 2), 197-204. doi: 10.1242/jeb.123158.
50. Aagaard, P., Simonsen, E. B., Andersen, J. L., Magnusson, S. P., Halkjaer-Kristensen, J., & Dyhre-Poulsen, P. (2000). Neural inhibition during maximal eccentric and concentric quadriceps contraction: effects of resistance training. *Journal of Applied Physiology*, *89*(6), 2249-2257. doi: 10.1152/jappl.2000.89.6.2249.
51. McHugh, M. P., Tyler, T. F., Greenberg, S. C., & Gleim, G. W. (2002). Differences in activation patterns between eccentric and concentric quadriceps contractions. *European Journal of Sport Science*, *20*(2), 83-91. doi: 10.1080/026404102317200792.
52. Kellis, E. Quantification of quadriceps and hamstring antagonist activity. (1998). *Sports Medicine*, *25*(1), 37-62. doi: 10.2165/00007256-199825010-00004.
53. Sogaard, K., Christensen, H., Jensen, B. R., Finsen, L., & Sjogaard, G. (1996). Motor control and kinetics during low level concentric and eccentric contractions in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *101*(5), 453-460.
54. Armstrong, R. B., Ogilvie, R. W., & Schwane, J. A. (1983). Eccentric exercise-induced injury to rat skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology*, *54*(1), 80-93. doi: 10.1152/jappl.1983.54.1.80.
55. Newham, D. J., Mills, K. R., Quigley, B. M., & Edwards., R. H. (1983). Pain and fatigue after concentric and eccentric muscle contractions. *Clinical Science (London)*, *64*(1), 55-62. doi: 10.1042/cs0640055.

56. Amiridis, I. G., Martin, A., Morlon, B., Martin, L., Cometti, G., Pousson, M., & van Hoecke, J. (1996). Co-activation and tension-regulating phenomena during isokinetic knee extension in sedentary and highly skilled humans. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 73(1-2), 149-156. doi: 10.1007/BF00262824.
57. Babault, N., Pousson, M., Ballay, Y., & Van Hoecke., J. (2001). Activation of human quadriceps femoris during isometric, concentric, and eccentric contractions. *Journal of Applied Physiology*, 91(6), 2628-2634. doi: 10.1152/jappl.2001.91.6.2628.
58. Remaud, A., Gue'vel, A., & Cornu, C. (2007). Antagonist muscle coactivation and muscle inhibition: effects on external torque regulation and resistance training-induced adaptations. *Neurophysiologie Clinique*, 37(1), 1-14. doi: 10.1016/j.neucli.2007.01.002.
59. Pinniger, G. J., Steele, J. R., Thorstensson, A., & Cresswell, A. G. (2000). Tension regulation during lengthening and shortening actions of the human soleus muscle. *European Journal of Applied Physiology*, 81(5), 375-383. doi: 10.1007/s004210050057.
60. Duclay, J., & Martin, A. (2005). Evoked H-reflex and V-wave responses during maximal isometric, concentric, and eccentric muscle contraction. *Journal of Neurophysiology*, 94(5), 3555-3562. doi: 10.1152/jn.00348.2005.
61. Nordlund, M. M., Thorstensson, A., & Cresswell, A. G. (2002). Variations in the soleus H-reflex as a function of activation during controlled lengthening and shortening actions. *Brain Research*, 952(2), 301- 307. doi: 10.1016/s0006-8993(02)03259-6.
62. Henneman, E. Relation between size of neurons and their susceptibility to discharge. *Science*, 126(3287), 1345-1347. doi: 10.1126/science.126.3287.1345.
63. Del Valle, A., & Thomas, C. K. (2005). Firing rates of motor units during strong dynamic contractions. *Muscle Nerve*, 32(3), 316-325. doi: 10.1002/mus.20371.

64. Pasquet, B., Carpentier, A., & Duchateau, J. (2006). Specific modulation of motor unit discharge for a similar change in fascicle length during shortening and lengthening contractions in humans. *The Journal of Physiology*, 577(Pt 2), 753-765.
65. Stotz, P. J., & Bawa, P. (2001). Motor unit recruitment during lengthening contractions of human wrist flexors. *Muscle Nerve*, 24(11), 1535-1541. doi: 10.1002/mus.1179.
66. Falconer, K., & Winter, D. A. (1985). Quantitative assessment of co-contraction at the ankle joint in walking. *Electromyography and Clinical Neurophysiology*, 25(2-3), 135-149.
67. Solomonow, M., Baratta, R., Zhou, B. H., & D'Ambrosia, R. (1988). Electromyogram coactivation patterns of the elbow antagonist muscles during slow isokinetic movement. *Experimental Neurology*, 100(3), 470-477. doi: 10.1016/0014-4886(88)90032-5.
68. Kellis, E., & Baltzopoulos, V. (1998). Muscle activation differences between eccentric and concentric isokinetic exercise. *Med Science Sports Exercise*, 30(11), 1616-1623.
69. Pousson, M., Amiridis, I. G., Cometti, G., & Van Hoecke, J. (1999). Velocity-specific training in elbow flexors. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 80(4), 367-372.
70. Couppé, C., Svensson, R. B., Silbernagel, K. G., Langberg, H., & Magnusson, S. P. (2015) Eccentric or concentric exercises for the treatment of tendinopathies? *Journal of Orthopaedic & Sports Physical Therapy*, 45(11), 853-863. doi: 10.2519/jospt.2015.5910.
71. Gerber, J. P., Marcus, R. L., Dibble, L. E., Greis, P. E., Burks, R. T., & LaStayo, P. C. (2007). Effects of early progressive eccentric exercise on muscle structure after anterior cruciate ligament reconstruction. *Journal of Bone and Joint Surgery*, 89(3), 559-570. doi: 10.2106/JBJS.F.00385.

72. Hedayatpour, N., Falla, D., Arendt-Nielsen, L., & Farina, D. (2008). Sensory and electromyographic mapping during delayed-onset muscle soreness. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *40*(2), 326-334. doi: 10.1249/mss.0b013e31815b0dcb.
73. Semmler, J. G. (2002). Motor unit synchronization and neuromuscular performance. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, *30*(1), 8-14. doi: 10.1097/00003677-200201000-00003.
74. Hedayatpour, N., Falla, D., Arendt-Nielsen, L., Vila-Chã, C., & Farina, D. (2009). Motor unit conduction velocity during sustained contraction after eccentric exercise. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *41*(10), 1927-1933. doi: 10.1249/MSS.0b013e3181a3a505.
75. Felici, F., Colace, L., & Sbriccoli, P. (1997). Surface EMG modifications after eccentric exercise. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *7*(3), 193-202. doi: 10.1016/s1050-6411(96)00034-x.
76. Sbriccoli, P., Felici, F., Rosponi, A., Aliotta, A., Castellano, V., Mazzà, C. ... Marchetti, M. (2001). Exercise induced muscle damage and recovery assessed by means of linear and non-linear sEMG analysis and ultrasonography. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *11*(2), 73-83. doi: 10.1016/s1050-6411(00)00042-0.
77. Hedayatpour, N., Arendt-Nielsen, L., & Falla, D. (2014). Facilitation of quadriceps activation is impaired following eccentric exercise. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, *24*(2), 355-362. doi: 10.1111/j.1600-0838.2012.01512.x.
78. Walsh, R. R., Small, S. L., Chen, E. E., & Solodkin, A. (2008). Network activation during bimanual movements in humans. *Neuroimage*, *43*(3), 540-553. doi: 10.1016/j.neuroimage.2008.07.019.
79. Kagerer, F. A. (2015). Control of discrete bimanual movements: how each hand benefits from the other. *Neuroscience Letters*, *584*, 33-38. doi: 10.1016/j.neulet.2014.10.002.
80. Miller, K. A., & Smyth, M. M. (2012). Asynchrony in discrete bimanual aiming: evidence for visual strategies of coordination. *Quarterly Journal of*

*Experimental Psychology (Hove)*, 65(10), 1911-1926. doi: 10.1080/17470218.2012.669389.

81. Kennedy, D. M., Boyle, J. B., Rhee, J., & Shea, C. H. (2014). Rhythmical bimanual force production: homologous and non-homologous muscles. *Experimental Brain Research*, 233(1), 181-195. doi: 10.1007/s00221-014-4102-y.

82. Lin, Q., Li, H., Mao, Y. R., Lo, W. L., Zhao, J. L., Chen, L. ... Li, L. (2017). The difference of neural networks between bimanual antiphase and in-phase upper limb movements: a preliminary functional magnetic resonance imaging study. *Behavioural Neurology*, 2017, 8041962. doi: 10.1155/2017/8041962.

83. Johnson, T., Sainburg, R. L., & Dounskaia, N. (2011). Interlimb differences of directional biases for stroke production. *Experimental Brain Research*, 216(2), 263-274. doi: 10.1007/s00221-011-2927-1.

84. Buckingham, G., Binsted, G., & Carey, D. P. (2010). Bimanual reaching across the hemispace: which hand is yoked to which? *Brain and Cognition*, 74(3), 341-346. doi: 10.1016/j.bandc.2010.09.002.

85. Walter, C. B., Swinnen, S. P., & Dounskaia, N. V. (2002) Generation of bimanual trajectories of disparate eccentricity: levels of interference and spontaneous changes over practice. *Journal of Motor Behavior*, 34(2), 183-195. doi: 10.1080/00222890209601940.

86. Dounskaia, N. V., Nogueira, K. G., Swinnen, S. P., & Drummond, E. (2010). Limitations on coupling of bimanual movements caused by arm dominance: When the muscle homology principle fails. *Journal of Neurophysiology*, 103(4), 2027-2038. doi: 10.1152/jn.00778.2009.

87. James, E. G. (2014). Nonstationarity of stable states in rhythmic bimanual coordination. *Motor Control*, 18(2), 184-198. doi: 10.1123/mc.2013-0014.

88. Schaal, S., Sternad, D., Osu, R., & Kawato, M. (2004). Rhythmic arm movement is not discrete. *Nature Neuroscience*, 7(10), 1136-1143. doi: 10.1038/nn1322.

89. Sternad, D., Wei, K., Diedrichsen, J., & Ivry, R. B. (2007). Intermanual interactions during initiation and production of rhythmic and discrete movements in individuals lacking a corpus callosum. *Experimental Brain Research*, *176*(4), 559-574. doi: 10.1007/s00221-006-0640-2.
90. Degallier, S., & Ijspeert, A. (2010). Modeling discrete and rhythmic movements through motor primitives: a review. *Biological Cybernetics*, *103*(4), 319-338. doi: 10.1007/s00422-010-0403-9.
91. Riek, S., & Woolley, D. (2005). Hierarchical organisation of neuro-anatomical constraints in interlimb coordination. *Human Movement Science*, *24*(5-6), 798-814. doi: 10.1016/j.humov.2005.10.002.
92. Li, Y., Levin, O., Forner-Cordero, A., Ronsse, R., & Swinnen, S. P. (2009). Coordination of complex bimanual multijoint movements under increasing cycling frequencies: the prevalence of mirror-image and translational symmetry. *Acta Psychologica (Amst)*, *130*(3), 183-195. doi: 10.1016/j.actpsy.2008.12.003.
93. Rueda-Delgado, L. M., Solesio-Jofre, E., Serrien, D. J., Mantini, D., Daffertshofer, A., & Swinnen, S. P. (2019). Understanding bimanual coordination across small time scales from an electrophysiological perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *47*, 614-635. doi: 10.1016/j.neubiorev.2014.10.003.
94. Oswald, K., & Bo, J. Impact of handedness consistency on bimanual and unimanual continuous movements. *Journal of Motor Behavior*, *51*(2), 161-170. doi: 10.1080/00222895.2018.1443906.
95. Donchin, O., de Oliveira, S. C., & Vaadia, E. (1999). Who tells one hand what the other is doing: the neurophysiology of bimanual movements. *Neuron*, *23*(1), 15-18. doi: 10.1016/s0896-6273(00)80748-5.
96. Wiesendanger, M., & Serrien, D. J. (2004). The quest to understand bimanual coordination. *Progress in Brain Research*, *143*, 491-505. doi: 10.1016/S0079-6123(03)43046-X.

97. Christel, M. I., Jeannerod, M., & Weiss, P. H. (2012). Functional synchronization in repetitive bimanual prehension movements. *Experimental Brain Research*, *217*(2), 261-271. doi: 10.1007/s00221-011-2990-7.
98. Jantzen, K. J., Steinberg, F. L., & Kelso, J. A. S. (2008). Coordination dynamics of large-scale neural circuitry underlying rhythmic sensorimotor behavior. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*(12), 2420-2433. doi: 10.1162/jocn.2008.21182.
99. Gerloff, C., & Andres, F. G. Bimanual coordination and interhemispheric interaction. *Acta Psychologica (Amst)*, *110*(2-3), 161-186. doi: 10.1016/s0001-6918(02)00032-x.
100. Gooijers, J., & Swinnen, S. P. (2014). Interactions between brain structure and behavior: the corpus callosum and bimanual coordination. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *43*, 1-19. doi: 10.1016/j.neubiorev.2014.03.008.
101. Fling, B. W., Peltier, S. J., Bo, J., Welsh, R.C., & Seidler, R. D. (2011). Age differences in interhemispheric interactions: callosal structure, physiological function, and behavior. *Frontiers in Neuroscience*, *5*, 38. doi: 10.3389/fnins.2011.00038.
102. Debaere, F., Wenderoth, N., Sunaert, S., Van Hecke, P., & Swinnen, S. P. (2004). Cerebellar and premotor function in bimanual coordination: parametric neural responses to spatiotemporal complexity and cycling frequency. *Neuroimage*, *21*(4), 1416-1427. doi: 10.1016/j.neuroimage.2003.12.011.
103. Gross, J., Timmermann, L., Kujala, J., Dirks, M., Schmitz, F., Salmelin, R., & Schnitzler, A. (2002). The neural basis of intermittent motor control in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *99*(4), 2299-2302. doi: 10.1073/pnas.032682099.
104. Hardwick, R. M., Rottschy, C., Miall, R. C., & Eickhoff, S. B. (2013). A quantitative metaanalysis and review of motor learning in the human brain. *Neuroimage*, *67*, 283-297. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.11.020.
105. Swinnen, S. P. (2002). Intermanual coordination: from behavioral principles to neural-network interactions. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(5), 348-359. doi: 10.1038/nrn807.



106. Wenderoth, N., Debaere, F., Sunaert, S., & Swinnen, S. P. (2005). The role of anterior cingulate cortex and precuneus in the coordination of motor behavior. *European Journal of Neuroscience*, 22(1), 235-246. doi: 10.1111 / j.1460-9568.2005.04176.x.
107. Blinch, J., Cameron, B. D., Cressman, E. K., Franks, I. M., Carpenter, M. G., & Chua, R. (2015). Comparing movement preparation of unimanual, bimanual symmetric, and bimanual asymmetric movements. *Experimental Brain Research*, 232(3), 947-955. doi: 10.1007/s00221-013-3807-7.
108. Blinch, J., Franks, I. M., Carpenter, M. G., & Chua, R. (2015). Unified nature of bimanual movements revealed by separating the preparation of each arm. *Experimental Brain Research*, 233(6), 1931-1944. doi: 10.1007/s00221-015-4266-0.
109. Blinch, J., Franks, I. M., Carpenter, M. G., & Chua, R. (2017). Response selection contributes to the preparation cost for bimanual asymmetric movements. *Journal of Motor Behavior*, 50(4), 392-397. doi: 10.1080/00222895.2017.1363699.
110. Peng, J., & Charron, F. (2013). Lateralization of motor control in the human nervous system: genetics of mirror movements. *Current Opinion in Neurobiology*, 23(1), 109-118.
111. Welniarz, Q., Dusart, I., Gallea, C., & Roze, E. (2015). One hand clapping: lateralization of motor control. *Frontiers in Neuroanatomy*, 9, 75. doi: 10.3389/fnana.2015.00075.
112. Shetty, A. K., Shankar, M. S. V., & Annamalai, N. (2014). Bimanual coordination: influence of age and gender. *Journal of Clinical and Diagnostic Research*, 8(2), 15-16. doi: 10.7860/JCDR/2014/7333.3994.
113. Lin, C. H., Chou, L. W., Wei, S. H., Lieu, F. K., Chiang, S. L., & Sung, W. H. (2014). Influence of aging on bimanual coordination control. *Experimental Gerontology*, 53, 40-47. doi: 10.1016/j.exger.2014.02.005.
114. de Vries, I. E., Daffertshofer, A., Stegeman, D. F., & Boonstra, T. W. (2016). Functional connectivity in the neuromuscular system underlying bimanual

coordination. *Journal of Neurophysiology*, 116(6), 2576-2585. doi: 10.1152/jn.00460.2016.

115. Oda, S. (1997). Motor control for bilateral muscular contractions in humans. *The Japanese Journal of Physiology*, 47(6), 487-498. doi: 10.2170/jjphysiol.47.487.

116. Jakobi, J. M., & Chilibeck, P. D. (2001). Bilateral and unilateral contractions: possible differences in maximal voluntary force. *Canadian Journal of Applied Physiology*, 26(1), 12-33. doi: 10.1139/h01-002.

117. Post, M., van Duinen, H., Steens, A., Renken, R., Kuipers, B., Maurits, N., & Zijdwind, I. (2007). Reduced cortical activity during maximal bilateral contractions of the index finger. *Neuroimage*, 35(1), 16-27. doi: 10.1016/j.neuroimage.2006.11.050.

118. Shea, C. H., Buchanan, J. J., & Kennedy, D. M. (2016). Perception and action influences on discrete and reciprocal bimanual coordination. *Psychonomic Bulletin & Review*, 23(2), 361-386. doi: 10.3758/s13423-015-0915-3.

119. Bernstein, N. A. (1967). *The coordination and regulation of movements*. Oxford: Pergamon.

120. Wakeling, J. M., & Horn, T. (2009). Neuromechanics of muscle synergies during cycling. *Journal of Neurophysiology*, 101(2), 843-854. doi: 10.1152/jn.90679.2008.

121. d'Avella, A., Saltiel, P., & Bizzi, E. (2003). Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nature Neuroscience*, 6(3), 300-308. doi: 10.1038/nn1010.

122. Aoi, S., & Funato, T. (2016). Neuromusculoskeletal models based on the muscle synergy hypothesis for the investigation of adaptive motor control in locomotion via sensory-motor coordination. *Neuroscience Research*, 104, 88-95. doi: 10.1016/j.neures.2015.11.005.

123. Togo, S., & Imamizu, H. (2017). Empirical evaluation of voluntarily activatable muscle synergies. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 11(82). doi: 10.3389/fncom.2017.00082.

124. Lacquaniti, F., Ivanenko, Y. P., & Zago, M. (2012). Patterned control of human locomotion. *The Journal of Physiology*, 590(10), 2189–2199. doi: 10.1113/jphysiol.2011.215137.
125. Bejarano, C. N., Pedrocchi, A., Nardone, A., Schieppati, M., Baccinelli, W., Monticone, M. ... Ferrante, S. (2017). Tuning of muscle synergies during walking along rectilinear and curvilinear trajectories in humans. *Annals of Biomedical Engineering*, 45(5), 1204–1218. doi: 10.1007/s10439-017-1802-z.
126. Ivanenko, Y. P., Cappellini, G., Dominici, N., Poppele, R. E., & Lacquaniti, F. (2005). Coordination of locomotion with voluntary movements in humans. *The Journal of Neuroscience*, 25(31), 7238-7253. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1327-05.2005.
127. Tang, L., Li, F., Cao, S., Zhang, X., & Chen, X. (2014). Muscle synergy analysis for similar upper limb motion tasks. *Conference proceedings - IEEE engineering in medicine and biology society*, 2014, 3590-3593. doi: 10.1109/EMBC.2014.6944399.
128. d'Avella, A., Portone, A., Fernandez, L., & Lacquaniti, F. J. (2006). Control of fast-reaching movements by muscle synergy combinations. *Journal of Neuroscience*, 26(30), 7791-810.
129. d'Avella, A., & Lacquaniti, F. (2013). Control of reaching movements by muscle synergy combinations. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 7, 42. doi: 10.3389/fncom.2013.00042.
130. Sabzevari, V. R., Jafari, A. H., & Boostani, R. (2017). Muscle synergy extraction during arm reaching movements at different speeds. *Technology and Health Care*, 25(1), 123-136. doi: 10.3233/THC-161256.
131. Israely, S., Leisman, G., Machluf, C. C., & Carmeli, E. (2018). Muscle Synergies Control during Hand-Reaching Tasks in Multiple Directions Post-stroke. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 12, 10.
132. Zeng, H., Wei, N., Yue, S., Tian, X., & Li, K. (2018). Muscle Synergy for Hand Motions Based on Electromyography Analysis. *Annual International Conference*

of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. Honolulu, Hawaii: Institute of Electrical and Electronics Engineers, 2052-2055. doi: 10.1109/EMBC.2018.8512694.

133. Ivanenko, Y. P., Poppele, R. E., & Lacquaniti, F. (2004). Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *The Journal of Physiology*, 556(Pt 1), 267-282. doi: 10.1113/jphysiol.2003.057174.

134. Ivanenko, Y. P., Poppele, R. E., & Lacquaniti, F. (2006). Motor control programs and walking. *Neuroscientist*, 12(4), 339-348. doi: 10.1177/1073858406287987.

135. Haghpanah, S. A., Farahmand, F., & Zohoor, H. (2017). Modular neuromuscular control of human locomotion by central pattern generator. *Journal of Biomechanics*, 53, 154-162. doi: 10.1016/j.jbiomech.2017.01.020.

136. Kutch, J., & Valero-Cuevas, F. (2012). Challenges and new approaches to proving the existence of muscle synergies of neural origin. *PLOS Computational Biology*, 8(5):e1002434. doi: 10.1371/journal.pcbi.1002434.

137. Bizzi, E., & Cheung, V. C. (2013). The neural origin of muscle synergies. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 7(51). doi: 10.3389/fncom.2013.00051.

138. Inouye, J. M., & Valero-Cuevas, F. J. (2016). Muscle synergies heavily influence the neural control of arm endpoint stiffness and energy consumption. *PLOS Computational Biology*, 12(2):e1004737. doi: 10.1371/journal.pcbi.1004737.

139. Hirai, H., Miyazaki, F., Naritomi, H., Koba, K., Oku, T., Uno, K. ... Krebs, H. I. (2015). On the origin of muscle synergies: invariant balance in the co-activation of agonist and antagonist muscle pairs. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 3(192). doi: 10.3389/fbioe.2015.00192.

140. Berger, D. J., & d'Avella, A. (2014). Effective force control by muscle synergies. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 8(46). doi: 10.3389/fncom.2014.00046.

141. Kutch, J. J., Kuo, A. D., Bloch, A. M., & Rymer, W. Z. (2008). Endpoint force fluctuations reveal flexible rather than synergistic patterns of muscle cooperation. *Journal of Neurophysiology*, 100(5), 2455-2471. doi: 10.1152/jn.90274.2008.

142. Valero-Cuevas, F. J., Venkadesan, M., & Todorov, E. (2009). Structured variability of muscle activations supports the minimal intervention principle of motor control. *Journal of Neurophysiology*, *102*(1), 59-68. doi: 10.1152/jn.90324.2008.
143. Tresch, M. C., & Jarc, A. (2009). The case for and against muscle synergies. *Current Opinion in Neurobiology*, *19*(6), 601-607. doi: 10.1016/j.conb.2009.09.002.
144. Ting L. H., & McKay, J. L. (2007). Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Current Opinion in Neurobiology*, *17*(6), 622-628. doi: 10.1016/j.conb.2008.01.002.
145. Lockhart, D. B., & Ting, L. H. (2007). Optimal sensorimotor transformations for balance. *Nature Neuroscience*, *10*(10), 1329-1336. doi: 10.1038/nn1986.
146. Giszter, S., Patil, V., & Hart, C. (2007). Primitives, premotor drives, and pattern generation: a combined computational and neuroethological perspective. *Progress in Brain Research*, *165*, 323-346. doi: 10.1016/S0079-6123(06)65020-6.
147. Dipietro, L., Krebs, H. I., Fasoli, S. E., Volpe, B. T., Stein, J., & Bever, C., Hogan, N. (2007). Changing motor synergies in chronic stroke. *Journal of Neurophysiology*, *98*(2), 757-768. doi: 10.1152/jn.01295.2006.
148. Drew, T., Kalaska, J., & Krouchev, N. (2008). Muscle synergies during locomotion in the cat: a model for motor cortex control. *The Journal of Physiology*, *586*(5), 1239-1245. doi: 10.1113/jphysiol.2007.146605.
149. Kubo, A., Hagio, S., Kibushi, B., Moritani, T., & Kouzaki, M. (2017). Action direction of muscle synergies in voluntary multi-directional postural control. *Frontiers in Human Neuroscience*, *11*(434). doi: 10.3389/fnhum.2017.00434.
150. Kibushi, B., Hagio, S., Moritani, T., & Kouzaki, M. (2018). Speed-dependent modulation of muscle activity based on muscle synergies during treadmill walking. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*(4). doi: 10.3389/fnhum.2018.00004.
151. Matsunaga, N., Imai, A., & Kaneoka, K. (2017). Comparison of muscle synergies before and after 10 minutes of running. *The Journal of Physical Therapy Science*, *29*(7), 1242-1246. doi: 10.1589/jpts.29.1242.

152. Nishida, K., Hagio, S., Kibushi, B., Moritani, T., & Kouzaki, M. (2017). Comparison of muscle synergies for running between different foot strike patterns. *PLoS One*, *12*(2):e0171535. doi: 10.1371/journal.pone.0171535.
153. Barroso, F. O., Torricelli, D., Moreno, J. C., Taylor, J., Gomez-Soriano, J., Bravo-Esteban, E. ... Pons, J. L. (2014). Shared muscle synergies in human walking and cycling. *Journal of Neurophysiology*, *112*(8), 1984-1998. doi: 10.1152/jn.00220.2014.
154. Prevede, R., Donnarumma, F., d'Avella, A., & Pezzulo, G. (2018). Evidence for sparse synergies in grasping actions. *Scientific Reports*, *8*(1), 616. doi: 10.1038/s41598-017-18776-y.
155. Turvey, M. T. (2007). Action and perception at the level of synergies. *Human Movement Science*, *26*(4), 657-697. doi: 10.1016/j.humov.2007.04.002.
156. Latash, M. L. (2010). Motor synergies and the equilibrium-point hypothesis. *Motor Control*, *14*(3), 294-322. doi: 10.1123/mcj.14.3.294.
157. Bicchi, A., Gabbicini, M., & Santello, M. (2011). Modelling natural and artificial hands with synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *366*(1581), 3153-3161. doi: 10.1098/rstb.2011.0152.
158. Rueda-Delgado, L. M., Solesio-Jofre, E., Serrien, D. J., Mantini, D., Daffertshofer, A., & Swinnen, S. P. (2018). Neuromuscular synergies in motor control in normal and poststroke individuals. *Reviews in the Neurosciences*, *29*(6), 593-612. doi: 10.1515/revneuro-2017-0058.
159. Santello, M., Baud-Bovy, G., & Jörntell, H. (2013). Neural bases of hand synergies. *Frontiers in Computational Neuroscience*, *7*(23). doi: 10.3389/fncom.2013.00023.
160. Thakur, P. H., Bastian, A. J., & Hsiao, S. S. (2008). Multidigit movement synergies of the human hand in an unconstrained haptic exploration task. *Journal of Neuroscience*, *28*(6), 1271-1281. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4512-07.2008.

161. Soechting, J. F., & Flanders, M. (1997). Flexibility and repeatability of finger movements during typing: analysis of multiple degrees of freedom. *Journal of Computational Neuroscience*, 4(1), 29-46. doi: 10.1023/a:1008812426305.
162. Santello, M., & Soechting, J. F. (2000). Force synergies for multifingered grasping. *Experimental Brain Research*, 133(4), 457-467. doi: 10.1007/s002210000420.
163. Grinyagin, I. V., Biryukova, E. V., & Maier, M. A. (2005). Kinematic and dynamic synergies of human precision-grip movements. *Journal of Neurophysiology*, 94(4), 2284-2294. doi: 10.1152/jn.01310.2004.
164. Weiss, E. J., & Flanders, M. (2004). Muscular and postural synergies of the human hand. *Journal of Neurophysiology*, 92(1), 523-535. doi: 10.1152/jn.01265.2003.
165. Castellini, C., & van der Smagt, P. (2013). Evidence of muscle synergies during human grasping. *Biological Cybernetics*, 107(2), 233-245. doi: 10.1007/s00422-013-0548-4.
166. Valero-Cuevas, F. J. (2000). Predictive modulation of muscle coordination pattern magnitude scales fingertip force magnitude over the voluntary range. *Journal of Neurophysiology*, 83(3), 1469-1479. doi: 10.1152/jn.2000.83.3.1469.
167. Torres-Oviedo, G., & Ting, L. M. (2007). Muscles synergies characterizing human postural responses. *Journal of Neurophysiology*, 98(4), 2144-2156. doi: 10.1152/jn.01360.2006.
168. Rana, M., Yani, M. S., Asavasopon, S., Fisher, B. E., & Kutch. J. J. (2015). Brain connectivity associated with muscle synergies in humans. *The Journal of Neuroscience*, 35(44), 14708-14716. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1971-15.2015.
169. Overduin, S. A., d'Avella, A., Roh, J., Carmena, J. M, & Bizzi, E. (2015). Representation of muscle synergies in the primate brain. *The Journal of Neuroscience*, 35(37), 12615-12624. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4302-14.2015.
170. Leo, A., Handjaras, G., Bianchi, M., Marino, H., Gabiccini, M., Guidi, A. ... Ricciardi, E. (2016). A synergy-based hand control is encoded in human motor cortical areas. *ELife*, 5:e13420. doi: 10.7554/eLife.13420.

171. Yoshimura, N., Tsuda, H., Kawase, T., Kambara, H., & Koike, Y. (2017). Decoding finger movement in humans using synergy of EEG cortical current. *Scientific Reports*, 7(1), 11382. doi: 10.1038/s41598-017-09770-5.
172. Capaday, C., Ethier, C., Van Vreeswijk, C., & Darling, W. G. (2013). Darling on the functional organization and operational principles of the motor cortex. *Frontiers in Neural Circuits*, 7:66. doi: 10.3389/fncir.2013.00066.
173. Latash, M. L. (2012). The bliss of motor abundance. *Experimental Brain Research*, 217(1), 1-5. doi: 10.1007/s00221-012-3000-4.
174. Latash, M. L., Levin, M. F., Scholz, J. P., & Schöner, G. (2010). Motor control theories and their applications. *Medicina (Kaunas)*, 46(6), 382-392.
175. Latash, M. L. (2010). Motor synergies and the equilibrium-point hypothesis. *Motor Control*, 14(3), 294-322. doi: 10.1123/mcj.14.3.294.
176. Latash, M. L., Gorniak, S., & Zatsiorsky, V. M. (2008). Hierarchies of synergies in human movements. *Kinesiology (Zagreb)*, 40(1), 29-38.
177. Konrad, P. (2006). *The ABC of EMG: a practical introduction to kinesiological electromyography*. Scottsdale, Az: Noraxon Inc.USA.
178. Tal'nov, A. N., Tomiak, T., Maznychenko, A. V., Dovgalets, G. V., & Kostyukov, A. I. (2014). Firing patterns of human biceps brachii motor units during isotorque ramp-and-hold movements in the elbow joint. *Journal of Neurophysiology*, 46(3), 212-220.
179. Tomiak, T., Abramovych, T. I., Gorkovenko, A. V., Vereshchaka, I. V., Mishchenko, V. S., Dornowski, M., & Kostyukov, A. I. (2016). The movement-and load-dependent differences in the EMG patterns of the human arm muscles during two-joint movements (a preliminary study). *Frontiers in Physiology*, 7(218). doi:10.3389/fphys.2016.00218.
180. Tomiak, T., Gorkovenko, A. V., Tal'nov, A. N., Abramovych, T. I., Mishchenko, V. S., Vereshchaka, I. V., & Kostyukov, A. I. (2015). The averaged EMGs recorded from the arm muscles during bimanual "rowing" movements. *Frontiers in Physiology*, 6(349). doi: 10.3389/fphys.2015.00349.



181. Абрамович, Т. І., Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Горковенко, А. В., Дорновський, М., & Костюков, О. І. (2015). Координація активності м'язів плечового пояса та плеча людини в перебігу бімануальних синхронних двосуглобових рухів. *Нейрофізіологія*, 47(4), 364-374.

182. Mudholkar, G. S. (2004). *Z-Transformation*. John Wiley & Sons. doi: 10.1002/9781118445112.stat01534

183. Абрамович, Т. І., Горковенко, А. В., Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Міщенко, В. С., & Костюков, О. І. (2016). Особливості активності м'язів людини при виконанні циклічних бімануальних рухів з різною організацією циклів. *Нейрофізіологія*, 48(1), 35-46.

184. Абрамович, Т. І. (2017). Особливості активації м'язів руки людини під час виконання двосуглобових рухів. *Нейрофізіологія*, 49(2), 176-180.

185. Абрамович, Т. І. (2014). *Особливості ЕМГ-активності м'язів руки людини при виконанні довільних рухів по колу проти дії зовнішнього навантаження*. Міжнародна наукова конференція «Механізми функціонування фізіологічних систем». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка., 15.

186. Абрамович, Т. І. (2015). *Координація активації м'язів руки людини під час зміни напрямку руху та зовнішнього навантаження*. XI Міжнародна наукова конференція «Молодь і поступ біології». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка.

187. Абрамович, Т. І. (2019). Координація активації м'язів плечового пояса та плеча людини під час виконання двосуглобових рухів. *Матеріали XX-го з'їзду Українського фізіологічного товариства ім. П. Г. Костюка з міжнародною участю, присвяченого 95 - річчю від дня народження академіка П. Г. Костюка*. Київ: Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця., 137.

188. Абрамович, Т. І. (2016). *Активация м'язів рук людини в умовах відтворення бімануального руху з різним рівнем зовнішнього навантаження*. XII

Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка., 283

189. Абрамович, Т. І. (2016). *Активация м'язів плечового поясу та плеча людини під час бімануальних рухів типу «ramp-and-hold»*. IX Міжнародний симпозіум «Актуальні проблеми біофізичної медицини». Київ: Інформаційно-аналітичне агенство., 3.

190. Абрамович, Т. І. (2016). *Особливості ЕМГ-активності м'язів рук людини в перебігу циклічних бімануальних рухів з різним типом рухової задачі*. VII Всеукраїнська науково-практична конференція «Біологічні дослідження-2016». Житомир:Рута., 18.

191. Hill, A. M., Bull, A. M., Wallace, A. L., & Johnson, G. R. (2008). Qualitative and quantitative descriptions of glenohumeral motion. *Gait Posture*, 27(2), 177-188. doi: 10.1016/j.gaitpost.2007.04.008.

192. Bryce, C. D., & Armstrong, A. D. (2008). Anatomy and biomechanics of the elbow. *Orthopedic Clinics of North America*, 39(2), 141-154, v. doi: 10.1016/j.ocl.2007.12.001.

193. Bolhuis, B. M., Gielen, C. C., & van Ingen Schenau, G. J. (1998). Activation patterns of mono-and bi-articular arm muscles as a function of force and movement direction of the wrist in humans. *The Journal of Physiology*, 508(Pt 1), 313-324. doi: 10.1111/j.1469-7793.1998.313br.x.

194. Chhabra, M., & Jacobs, R. A. (2006). Properties of synergies arising from a theory of optimal motor behavior. *Neural Computation*, 18(10), 2320-2342. doi: 10.1162/neco.2006.18.10.2320.

195. Proske, U., & Gandevia, S. C. (2012). The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiological Reviews*, 92(4), 1651-1697. doi: 10.1152/physrev.00048.2011.

196. Kostyukov, A. I. (1998). Muscle hysteresis and movement control: a theoretical study. *Neuroscience*, 83(1), 303-320. doi: 10.1016/s0306-4522(97)00379-5.

197. Kostyukov, A. I. (1989). Dynamic properties of stretch reflex. *Neurophysiology*, *21*(5), 589-597.
198. Kostyukov, A. I., & Cherkassky, V. L. (1997). Interaction of the movement-dependent, extrafusal and fusimotor after-effects in the firing of the primary spindle endings. *Neuroscience*, *76*(4), 1257-1266. doi: 10.1016/s0306-4522(96)00431-9.
199. Gorkovenko, A. V., Sawczyn, S., Bulgakova, N. V., Jaszur-Nowicki J., Mishchenko, V. S., & Kostyukov, A. I. (2012). Muscle agonist-antagonist interactions in an experimental joint model. *Experimental Brain Research*, *222*(4), 399-414. doi: 10.1007/s00221-012-3227-0.
200. Kearney, R. E., & Hunter, I.W. (1990). System identification of human joint dynamics. *Critical Reviews in Biomedical Engineering*, *18*(1), 55-87.
201. Milner, T. E., & Cloutier, C. (1998). Damping of the wrist joint during voluntary movement. *Experimental Brain Research*, *122*(3), 309-317. doi: 10.1007/s002210050519.
202. De Serres, S. J., & Milner, T. E. (1991). Wrist muscle activation patterns and stiffness associated with stable and unstable mechanical loads. *Experimental Brain Research*, *86*(2), 451-458. doi: 10.1007/BF00228972.
203. Burdet, E., Osu, R., Franklin, D. W., Milner, T. E., & Kawato, M. (2001). The central nervous system stabilizes unstable dynamics by learning optimal impedance. *Nature*, *414*(6862), 446-449. doi: 10.1038/35106566.
204. De Luca, C. J., & Contessa, P. (2012). Hierarchical control of motor units in voluntary contractions. *Journal of Neurophysiology*, *107*(1), 178-195. doi: 10.1152/jn.00961.2010.
205. Rainoldi, A., Melchiorri, G., & Caruso, I. (2004). A method for positioning electrodes during surface EMG recordings in lower limb muscles. *Journal of Neuroscience Methods*, *134*(1), 37-43. doi: 10.1016/j.jneumeth.2003.10.014.
206. Latash, M. L., Scholz, J. P., & Schoner, G. (2007). Toward a new theory of motor synergies. *Motor Control*, *11*(3), 276-308. doi: 10.1123/mcj.11.3.276.

207. d'Avella, A., & Bizzi, E. (2005). Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(8), 3076-3081. doi: 10.1073/pnas.0500199102.

208. Tresch, M. C., Cheung, V. C., & d'Avella, A. (2006). Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *Journal of Neurophysiology*, *95*(4), 2199-2212. doi: 10.1152/jn.00222.2005.

209. Kostyukov, A. I., & Tal'nov, A. N. (1991). Effects of torque disturbances on elbow joint movements evoked in unanesthetized cats by microstimulation of the motor cortex. *Experimental Brain Research*, *84*(2), 374-382. doi: 10.1007/BF00231459.

210. Kostyukov, A. I., & Korchak, O. E. (1998). Length changes of the cat soleus muscle under frequency-modulated distributed stimulation of efferents in isotony. *Neuroscience*, *82*(3), 943-955. doi: 10.1016/s0306-4522(97)00105-x.

211. Kostyukov, A. I. (1986). Muscle dynamic: dependence of muscle length on changes in external load. *Biological Cybernetics*, *56*(5-6), 375-387. doi: 10.1007/BF00319517.

212. Gomi, H., & Osu, R. (1998). Task dependent viscoelasticity of human multijoint arm and spatial characteristic for interaction with environment. *The Journal of Neuroscience*, *18*(21), 8965-8978. doi: 10.1523/JNEUROSCI.18-21-08965.1998.

213. Madeleine, P., Lundager, B., Voigt, M., & Arendt-Nielsen, L. (2003). Standardized low-load repetitive work: evidence of different motor control strategies between experienced workers and a reference group. *Applied Ergonomics*, *34*(6), 533-542. doi: 10.1016/S0003-6870(03)00083-8.

214. Lacquaniti, F. (1992). Automatic control of limb movement and posture. *Current Opinion in Neurobiology*, *2*(6), 807-814. doi: 10.1016/0959-4388(92)90138-b.

215. Haruno, M. & Wolpert, D. M. (2005). Optimal control of redundant muscles in step tracing wrist movements. *Journal of Neurophysiology*, *94*(6), 4244-4255. doi: 10.1152/jn.00404.2005.

216. Huffenus, A. F., Amarantini, D., & Forestier, N. (2006). Effects of distal and proximal arm muscles fatigue on multijoint movement organization. *Experimental Brain Research*, 170(4), 438-447. doi: 10.1007/s00221-005-0227-3.

217. Prilutsky, B. I., Klishko, A. N., Farrell, B., Harley, L., Philips, G., & Bottasso, C. L. (2009). *Movement coordination in skilled tasks: Insights from optimization*. In: *Advances in Neuromuscular Physiology of Motor Skills and Muscle Fatigue*. Kerala, India: Research Signpost.

218. Lampropoulou, S. I., & Nowicky, A. V. (2014). Perception of effort changes following an isometric fatiguing exercise of elbow flexors. *Motor Control*, 18(2), 146-64. doi: 10.1123/mc.2013-0010.

219. Fuller, J. R., Fung, J., & Côté, J. N. (2013). Posture-movement responses to stance perturbations and upper limb fatigue during a repetitive pointing task. *Human Movement Science*, 32(4), 618-632. doi: 10.1016/j.humov.2013.03.002.

220. Rampichini, S., Cè, E., Limonta, E., & Esposito, F. (2014). Effects of fatigue on the electromechanical delay components in gastrocnemius medialis muscle. *European Journal of Applied Physiology*, 114(3), 639-651. doi: 10.1007/s00421-013-2790-9.

221. Akazawa, K., Okuno, R. (2000). *Firing behaviors of single motor units in m. biceps brachii during isovelocity elbow flexion*. Proceedings of the 10th International conference on biomedical engineering. Singapore, 249–250.

222. Pilyavskii, A. I., Moska, W., Kochanowicz, K., Bulgakova, N. V., Maznychenko, A. V., Vereshchaka, I. V., & Kostyukov, A. I. (2013). Dynorphin B induces lateral asymmetric changes in feline spinal cord reflexes. *Frontiers in Neuroscience*, 7:244. doi: 10.3389 / fnins.2013.00244.

223. Boyles, J., Panzer, S., & Shea, C. H. (2012). Increasingly complex bimanual multi-frequency coordination patterns are equally easy to perform with on-line relative velocity feedback. *Experimental Brain Research*, 216(4), 515-525. doi: 10.1007/s00221-011-2955-x.

224. Wong, J. D., Wilson, E. T., Kistemaker, D. A., & Gribble, P. L. (2014). Bimanual proprioception: are two hands better than one? *Journal of Neurophysiology*, *111*(6), 1362-1368. doi: 10.1152/jn.00537.2013.
225. Hu, X., Loncharich, M., & Newell, K. M. (2011). Visual information interacts with neuromuscular factors in the coordination of bimanual isometric force. *Experimental Brain Research*, *209*(1), 129-138. doi: 10.1007/s00221-010-2528-4.
226. Levy-Tzedek, S., Tov, M. B., & Karniel, A. (2011). Rhythmic movements are larger and faster but with the same frequency on removal of visual feedback. *Journal of Neurophysiology*, *106*(5), 2120-2126. doi: 10.1152/jn.00266.2011.
227. Tseng, Ya-W., Scholz, J. P., & Valere, M. (2006). Effects of movement frequency and joint kinetics on the joint coordination underlying bimanual circle drawing. *Journal of Motor Behavior*, *38*(5), 383-404. doi: 10.3200/JMBR.38.5.383-404.
228. Li, Y., Levin, O., Forner-Cordero, A., & Swinnen, S. P. (2005). Effects of interlimb and intralimb constraints on bimanual shoulder-elbow and shoulder-wrist coordination patterns. *Journal of Neurophysiology*, *94*(3), 2139-2149. doi: 10.1152/jn.00312.2005.
229. Li, Y., Levin, O., Forner-Cordero, A., & Swinnen, S. P. (2005). Interactions between interlimb and intralimb coordination during the performance of bimanual multijoint movement. *Experimental Brain Research*, *163*(4), 515-526. doi: 10.1007/s00221-004-2206-5.
230. Biess, A., Nagurka, M., & Flash, T. (2006). Simulating discrete and rhythmic multi-joint human arm movements by optimization of nonlinear performance indices. *Biological Cybernetics*, *95*(1), 31-53. doi: 10.1007/s00422-006-0067.
231. Ronsse, R., Sternad, D., & Lefevre, P. (2009). A computational model for rhythmic and discrete movements in uni- and bimanual coordination. *Neural Computation*, *21*(5), 1335-1370. doi: 10.1162/neco.2008.03-08-720.
232. de Ruyg, A., & Sternad, D. (2003). Interaction between discrete and rhythmic movements: reaction time and phase of discrete movement initiation during

oscillatory movements. *Brain Research*, 994(2), 160-174. doi: 10.1016/j.brainres.2003.09.031.

233. Sternad, D., Marino, H., Charles, S. K., Duarte, M., Dipietro, L., & Hogan, N. (2013). Transitions between discrete and rhythmic primitives in a unimanual task. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 7, 90. doi: 10.3389/fncom.2013.00090.

234. Sainburg, R. L., & Schaefer, S. Y. (2004). Interlimb differences in control of movement extent. *Journal of Neurophysiology*, 92(3), 1374-1383. doi: 10.1152/jn.00181.2004.

235. Buckingham, G., Main, J. C., & Carey, D. P. (2011). Asymmetries in motor attention during a cued bimanual reaching task: left and right handers compared. *Cortex*, 47(4), 432-440. doi: 10.1016/j.cortex.2009.11.003.

236. Bagesteiro, L. B., & Sainburg, R. L. (2002) Handedness: dominant arm advantages in control of limb dynamics. *Journal of Neurophysiology*, 88(5), 2408-2421. doi: 10.1152/jn.00901.2001.

237. Hinder, M. R. (2012) Interhemispheric connectivity between distinct motor regions as a window into bimanual coordination. *Journal of Neurophysiology*, 107(7), 1791-1794. doi: 10.1152/jn.00822.2011.

238. Grefkes, C., Eickhoff, S. B., Nowak, D. A., Dafotakis, M., & Fink, G. R. (2008). Dynamic intra- and interhemispheric interactions during unilateral and bilateral hand movements assessed with fMRI and DCM. *Neuroimage*, 41(4), 1382-1394. doi: 10.1016/j.neuroimage.2008.03.048.

239. de Oliveira, S. C. (2002). The neuronal basis of bimanual coordination: recent neurophysiological evidence and functional models. *Acta Psychologica (Amst)*, 110(2-3), 139-159. doi: 10.1016/s0001-6918(02)00031-8.

240. Buchanan, J. J., & Ryu, Y. U. (2012). Scaling movement amplitude: adaptation of timing and amplitude control in a bimanual task. *Journal of Motor Behavior*, 44(3), 135-147. doi: 10.1080/00222895.2012.656158.

## ДОДАТКИ

## ПЕРЕЛІК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

## в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

1. **Абрамович, Т. І.**, Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Горковенко, А. В., Дорновський, М., & Костюков, О. І. (2015). Координація активності м'язів плечового пояса та плеча людини в перебігу бімануальних синхронних двосуглобових рухів. *Нейрофізіологія*, 47(4), 50-60. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
2. **Абрамович, Т. І.**, Горковенко, А. В., Верещака, І. В., Тальнов, А. М., Міщенко, В. С., & Костюков, О. І. (2016). Особливості активності м'язів людини при виконанні циклічних бімануальних рухів з різною організацією циклів. *Нейрофізіологія*, 48(1), 35-46. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
3. **Абрамович, Т. І.** (2017). Особливості активації м'язів руки людини під час виконання двосуглобових рухів. *Нейрофізіологія*, 49(2), 176-180. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
4. Tomiak, T., Gorkovenko, A. V., Tal'nov, A. N., **Abramovych, T. I.**, Mishchenko, V. S., Vereshchaka, I. V., & Kostyukov, A. I. (2015). The averaged EMGs recorded from the arm muscles during bimanual "rowing" movements. *Frontiers in Physiology*, 6(349). doi: 10.3389/fphys.2015.00349. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
5. Tomiak, T., **Abramovych, T. I.**, Gorkovenko, A. V., Vereshchaka, I. V., Mishchenko, V. S., Dornowski, M., & Kostyukov, A. I. (2016). The movement-and load-dependent differences in the EMG patterns of the human arm muscles during two-



joint movements (a preliminary study). *Frontiers in Physiology*, 7(218). doi:10.3389/fphys.2016.00218. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).

## **НАУКОВІ ПРАЦІ, ЯКІ ЗАСВІДЧУЮТЬ АПРОБАЦІЮ МАТЕРІАЛІВ ДИСЕРТАЦІЇ**

1. Абрамович, Т. І. (2014). *Особливості ЕМГ-активності м'язів руки людини при виконанні довільних рухів по колу проти дії зовнішнього навантаження*. Міжнародна наукова конференція «Механізми функціонування фізіологічних систем». Львів:Львівський національний університет ім. І. Франка., 15.
2. Абрамович, Т. І. (2015). *Координація активації м'язів руки людини під час зміни напрямку руху та зовнішнього навантаження*. XI Міжнародна наукова конференція «Молодь і поступ біології». Львів:Львівський національний університет ім. І. Франка.
3. Абрамович, Т. І. (2016). *Активація м'язів плечового поясу та плеча людини під час бімануальних рухів типу «ramp-and-hold»*. IX Міжнародний симпозиум «Актуальні проблеми біофізичної медицини». Київ:Інформаційно-аналітичне агентство., 3.
4. Абрамович, Т. І. (2016). *Активація м'язів рук людини в умовах відтворення бімануального руху з різним рівнем зовнішнього навантаження*. XII Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології». Львів:Львівський національний університет ім. І. Франка., 283
5. Абрамович, Т. І. (2016). *Особливості ЕМГ-активності м'язів рук людини в перебігу циклічних бімануальних рухів з різним типом рухової задачі*. VII Всеукраїнська науково- практична конференція «Біологічні дослідження-2016». Житомир:Рута., 18.
6. Абрамович, Т. І. (2019). *Координація активації м'язів плечового поясу та плеча людини під час виконання двосуглобових рухів*. *Матеріали XX-го з'їзду*

*Українського фізіологічного товариства ім. П. Г. Костюка з міжнародною участю, присвяченого 95 - річчю від дня народження академіка П. Г. Костюка.*  
Київ: Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця., 137.