

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

АБРАМОВИЧ ТЕТЯНА ІГОРІВНА

УДК 612. 76 + 612. 885

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

03. 00. 13 – фізіологія людини і тварин

АВТОРЕФЕРАТ

дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Київ 2021

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у відділі фізіології рухів Інституту фізіології імені О.О. Богомольця НАН України.

Науковий керівник:

Костюков Олександр Іванович, доктор біологічних наук, професор Інституту фізіології ім. О.О. Богомольця НАН України, завідувач відділом фізіології рухів Інституту фізіології ім. О.О. Богомольця

Офіційні опоненти:

Ільїн Володимир Миколайович, доктор біологічних наук, професор, член-кор. Української академії наук, професор кафедри медико-біологічних дисциплін Національного Університету фізичного виховання та спорту.

Цимбалюк Ольга Володимирівна, доктор біологічних наук, доцент кафедри молекулярної біотехнології та біоінформатики Інститут високих технологій Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

Захист дисертації відбудеться « 30 » березня 2021 р. о 14⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.198.01 при Інституті фізіології імені О.О. Богомольця НАН України за адресою: 01024, м. Київ-24, вул. Богомольця, 4.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту фізіології імені О.О. Богомольця НАН України та на сайті інституту:
http://biph.kiev.ua/en/Specialized_Scientific_Council

Автореферат розісланий « 26 » лютого _____ 2021 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради
кандидат біологічних наук.



Любанова О. П.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Принципи керування рухами кінцівок людини є предметом багатьох сучасних досліджень організації моторного контролю. Проблема центрального моторного контролю, реалізованого центральною нервовою системою (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 (Feldman, & Levin, 2009; Feldman, 2011). Так, найбільш поширена гіпотеза – гіпотеза рівноважної точки – не враховує таку важливу властивість м'язового скорочення, як гістерезис (Feldman, & Levin, 2009). 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 (Muceli, Boye, d'Avella, & Farina, 2010).

Є підстави вважати, що при виконанні моторних завдань м'язи руки динамічно об'єднуються у відносно невелику кількість моторних модулів, або синергій (Roh, Rymer, & Beer, 2012), що спрощує та оптимізує контроль здійснення моторних актів. При цьому коактивація антагоністів забезпечує модуляцію механічної жорсткості суглобів, що важливо під час реалізації багатосуглобових рухів (Dounskaia, Goble, & Wang, 2011). 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 (Gribble, & Ostry, 1998; Gribble, Mullin, & Mattar, 2003). 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 (Swinnen, Jardin, & Meulenbroek, 1996; Dounskaia, Swinnen, Walter, Spaepen, & Verschueren, 1998; Soteropoulos, & Perez, 2011; Gueugnon, Torre, Mottet, & Bonnetblanc, 2014). Крім того, деякі дослідження було сконцентровано на ситуації, коли людина зазнає труднощів в незалежних рухах двох рук (Johansson et al., 2006). Дослідження, спрямовані на маніпулювання певними об'єктами, в основному намагалися вирішити труднощі, пов'язані з асиметричною взаємодією двох рук (Johansson et al., 2006; Obhi, Haggard, Taylor, & Pascual-Leone, 2002).

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.

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. *Мета дослідження* - 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 активізації 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'єкт дослідження: ЕМГ-активність м'язів плечового поясу і плеча та силові і просторові характеристики моторних феноменів двосуглобових рухів верхньої кінцівки і бімануальних рухів у горизонтальній площині.

Предмет дослідження: 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 всі 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 використаних джерел включає 240 найменувань.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Перший розділ дисертації є оглядом літератури, який складається з чотирьох частин. В першій частині викладені відомості стосовно двох типів м'язових скорочень, концентричного і ексцентричного. Скорочення обох типів використовуються в руховій поведінці, але вони істотно відрізняються один від одного в аспектах механізмів генерації сили, витрати енергії, молекулярних і нервових механізмів, що лежать в їх основі. Друга частина огляду зосереджена на аналізі літератури щодо моно- і бімануальних рухів. Залишається неясним, як ЦНС генерує моторні команди для реалізації бімануальних синхронних рухів і як це відрізняється від команд для виконання рухів однією кінцівкою. Третя частина огляду надає відомості про синергічний принцип контролю м'язової активності. Деякі питання щодо самого існування та інтерпретації синергізму м'язової діяльності суперечливі; так, наприклад, певні автори стверджують, що м'язові синергії полегшують руховий контроль і процес моторного навчання, а також забезпечують ефективну стратегію координації рухів, тоді як інші це заперечують. У четвертій частині огляду увага зосереджена на загальних принципах моторного контролю та основних гіпотезах у цій області (гіпотеза рівноважної точки, гіпотеза неконтрольованого різноманіття та ідея синергії, заснована на принципі моторного достатку).

МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

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

правшами і не мали неврологічних захворювань та порушень функцій скелетно-м'язового апарату.

Механічний пристрій, для відповідних досліджень, розроблений у нашому відділі, представляє собою круглу платформу з можливістю обертання навколо вертикальної осі у горизонтальній площині. Випробуваний брав правою кистю руків'я, яке встановлено на каретці, яка в свою чергу була прикріплена до консолі, по якій ця каретка переміщувалася в радіальному напрямку. 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. Рука на рівні ліктьового суглоба підвішувалася за допомогою троса і лямки до стелі. Висота положення плечового суглоба підлаштовувалася за допомогою зміни положення тіла на спеціальному стільці. Зовнішнє навантаження створювалося за допомогою еластичної стрічки і забезпечувало обертальний момент, який міг бути скерований за рухом годинникової стрілки (M_{cw}) або проти нього (M_{ccw}). Були використані два потенціометричні датчики для вимірювання кута обертання фіксованого руків'я та його радіального переміщення відносно центра платформи. Сигнали від датчиків використовувалися для *off-line* розрахунку суглобових кутів і моменту сили. В експерименті застосовували два комп'ютери. На екрані першого одночасно відображалися еталонна траєкторія руху у вигляді кола і траєкторія реального руху, який реалізувала людина. Другий комп'ютер використовувався для реєстрації сигналів механограми і ЕМГ, відведених від досліджуваних м'язів.

ЕМГ відводили за допомогою парних поверхневих електродів («Biorac System EL 503», США). Реєстрували активність восьми м'язів руки: *m. brachioradialis* (*Br*, флексор ліктьового суглоба), *m. biceps brachii caput breve* (*BBcb*, двосуглобовий флексор), *m. biceps brachii caput longum* (*BBcl*, флексор ліктьового суглоба), *m. triceps brachii caput laterale* (*TBclat*, екстензор ліктьового суглоба), *m. triceps brachii caput longum* (*TBcl*, двосуглобовий екстензор), *m. pectoralis major* (*Pm*, флексор плечового суглоба), *m. deltoideus pars clavicularis* (*Dpc*, флексор плечового суглоба) та *m. deltoideus pars scapularis* (*Dps*, екстензор плечового суглоба).

В експериментах використовували пакет програм LabVIEW 6 і 7. У режимі *off-line* сигнали ЕМГ піддавали двонапівперіодному випрямленню і низькочастотній фільтрації (цифровий фільтр Баттерворта четвертого порядку з частотою зрізу 5 Гц). Після попередньої обробки сигнали усереднювали по десяти реалізаціях одного й того ж самого тесту. Далі сигнали ЕМГ нормували (%) щодо рівня ЕМГ-сигналів зареєстрованих при створенні тестованим максимального довільного зусилля (МДЗ). Патерни випрямлених та інтегрованих ЕМГ розглядалися як кореляти ЦМК, що надходять до відповідних м'язів.

Перша група експериментів складалася з двох серій (1, 2). Тест-рухи 1 являли собою повільні обертання руків'я по колу проти руху годинникової стрілки

(L_{ccw} , прямиий хід). Після закінчення прямого ходу тестований із затримкою 5 с виконував ідентичний рух у зворотному напрямку (L_{cw} , зворотний хід). Зовнішнє навантаження прикладалося за годинниковою стрілкою (M_{cw}). Тест-рухи 2 починалися за рухом годинникової стрілки (L_{cw}), 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.

Дослідження бімануальних рухів людини, що імітують парне веслування, проводилося на дев'яти спортсменах-веслувальниках академічної греблі (вік 19–29 років). Основною частиною механічної установки в таких тестах був стіл, на якому змонтовані два важелі. Вони імітували руків'я весел; ці важелі оберталися навколо вертикальних осей. Кожна з осей була обладнана потенціометром, що дозволяло вимірювати кути обертання важелів. Зовнішнє навантаження, розгинальнє (спрямоване вперед) та згинальнє (спрямоване назад) відносно фронтальної площини тіла тестованого, створювалося за допомогою еластичних стрічок. Збільшення навантаження відбувалося за рахунок приєднання додаткових пасів. До складу установки входив спеціальний регульований за висотою стілець, на якому сидів тестований.

У дослідженнях бімануальних рухів генеровану ЕМГ-активність посилювали за допомогою багатоканального підсилювача і піддавали фільтрації (смуга пропускання 10–5000 Гц). ЕМГ-активність та сигнали від датчиків оцифровували за допомогою АЦП (Power 1401) з використанням програми Spike2; частота дискретизації складала 104 та $2 \times 10^3 \text{ с}^{-1}$ відповідно. Сигнали від датчиків кутів важелів та антропометричні характеристики тестованого використовувалися для обчислення значення суглобових кутів. Оцифровані записи ЕМГ піддавали двонапівперіодному випрямленню та фільтрації з використанням цифрового фільтра Баттерворта (смуга пропускання 0–10 Гц). Для *off-line* аналізу даних використовували програмні засоби Origin 8.0. Відводили ЕМГ-активність від 12 м'язів, по 6 для кожної кінцівки; *Br*, *BBcb*, *BBcl*, *TBcl*, *Pm* та *Dps*.

Друга група експериментів складалася з трьох блоків. В першому блоці тестований здійснював бімануальні «веслувальні» рухи в горизонтальній площині. Перший блок складався з двох серій, відповідно до рівня зовнішнього навантаження – меншого (одна еластична стрічка) або більшого (дві стрічки). Еластичні стрічки були спрямовані вперед (розгинальнє зовнішнє навантаження) відносно фронтальної площини тіла тестованого. 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 маркера, які відображали положення лівого важеля та положення командного трапецієвидного сигналу. Другий блок складався теж із двох серій відповідно спрямуванню зовнішнього навантаження – розгинальнє (спрямованого вперед) або згинальнє (спрямованого назад) відносно фронтальної площини

тіла тестованого. Використовували одну еластичну стрічку. Інші умови були аналогічні умовам першого блоку. У третьому блоці тестували виконання циклічних бімануальних рухів із трьома моторними завданнями: рухи в зручному для тестованого темпі (ЗТ), рухи з максимальним темпом (МТ) та рухи зі зворотнім зв'язком (ЗЗ), коли тестований мав можливість відслідковувати темп рухів і кути обертання одного з важелів установки. До важелів прикладали розгинальне зовнішнє навантаження двох рівнів (меншого та більшого).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Активація м'язів плечового поясу та плеча під час реалізації кругових рухів верхньої кінцівки з різними комбінаціями напрямків руху та зовнішнього навантаження. Базуючись на розподілі векторів сили при під'єднанні еластичної стрічки послідовно в обох напрямках її дії (за рухом годинникової стрілки - CW, та проти руху - CCW), вираховували зміни моментів сили (M_s , M_e) у ліктьовому та плечовому суглобах для двох напрямків кругового руху (рис. 1, фрагменти 3, 4).

Для подальшого аналізу на записах моментів сили в суглобах вираховували точки перетину нульової лінії, тобто перехід дії навантаження від згиначів до розгиначів, та навпаки ($M_s^{(1,2)}$, $M_e^{(1,2)}$). 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. 1, фрагменти 1, 2). В останньому випадку використовували записи похідних змін суглобових кутів ($d\alpha/d\theta$).

Напрямок зміни довжини м'язів $L_s^{(1,2)}$, $L_e^{(1,2)}$ та знаку 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 із розміщенням цих точок в залежності від кута повороту. 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. Відповідно цій схемі можливо розрізнити два незалежних модуля навантаження, що прикладається до кожного суглоба. Через нерівну тривалість хвиль навантаження щодо повної тривалості циклу руху (рис. 1, В) реверс зовнішнього навантаження змінює співвідношення між тривалостями циклів навантаження, прикладених до м'язів-антагоністів.

Під час дії навантаження проти руху годинникової стрілки (M_{ccw}), (рис. 1, В) м'язи-згиначі ліктьового (Br , $BBcb$, $BBcl$) і плечового (Pm , Dpc) суглобів навантажуються в секторах I і IV (позначені жирними лініями), у той час як м'язи-розгиначі ($TBclat$, $TBcl$) ліктьового і плечового (Dps) суглобів залишаються без навантаження. Навпаки, в секторах II + III і V + VI навантажуються відповідні м'язи-розгиначі.

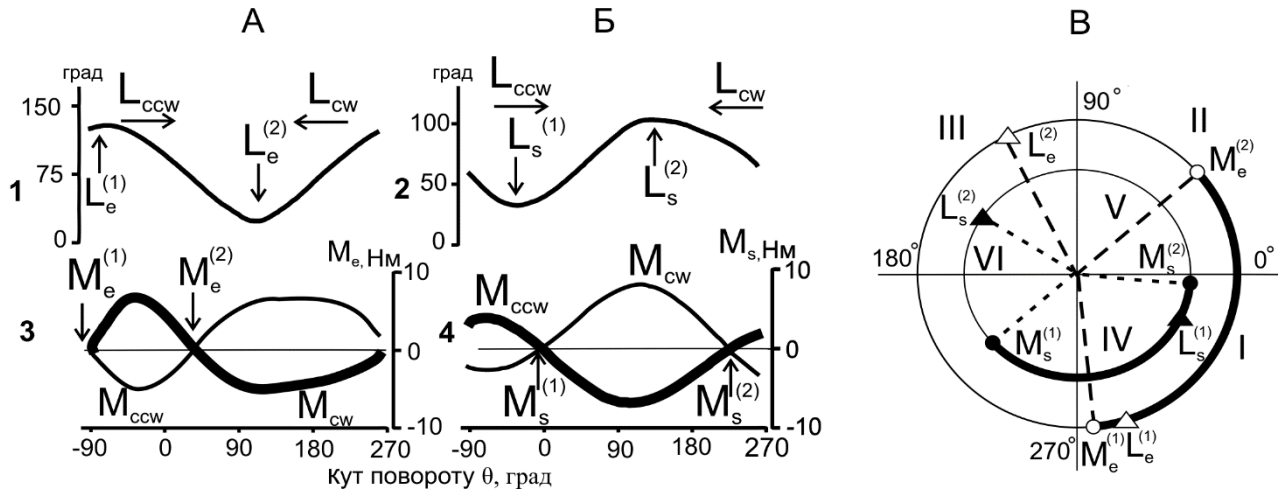


Рис. 1. Механічні компоненти тест-руху.

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 (θ), 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 згиначів 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).

Сектори I і IV, де навантаження прикладається до згиначів обох суглобів під час M_{ccw} , займають досить маленьку частину всього кола ($\Delta\alpha_I < 180^\circ$; $\Delta\alpha_{IV} < 180^\circ$), тоді як їх взаємодоповнюючі частини, де зовнішнє навантаження діє на розгиначі, займають більшу ($\Delta\alpha_{II+III} > 180^\circ$; $\Delta\alpha_{V+VI} > 180^\circ$). Завдяки приблизно постійним місцям розташування точок ($M_e^{(1,2)}$, $M_s^{(1,2)}$) вздовж траєкторії руху всі сектори є фіксованими.

На рис.2 показано порівняння записів усередненої ЕМГ-активності м'язів, що зареєстрована у одного тестованого під час реалізації тест-рухів з різними комбінаціями зовнішнього навантаження та напрямків руху.

Зареєстровані хвилі ЕМГ-активності добре корелюють із розташуванням хвиль навантаження тих чи інших груп м'язів. Згиначі і розгиначі як ліктьового, так і плечового суглобів генерують довготривалішу, а часто і більш інтенсивну активність на довготривалих хвилях моментів зовнішньої сили у відповідних суглобах, тобто в межах фаз II-III у ліктьовому суглобі і фаз V-VI – у плечовому. При цьому ЕМГ-активність згиначів (*BBcb*, *BBcl*, *Br*, *Pm*, *Dpc*) на цих фазах руху в обох суглобах спостерігається в основному тільки при навантаженні, що діє у напрямку за рухом годинникової стрілки (M_{cw} , тонкі

лінії ЕМГ-записів). У той же час розгиначі *TBclat*, *TBcl*, *Dps* активуються в основному при дії навантаження у напрямку проти руху годинникової стрілки (товсті лінії ЕМГ). Слід відмітити досить частий вихід усереднених записів ЕМГ за межі хвиль моментів сили, що діють на відповідні суглоби.

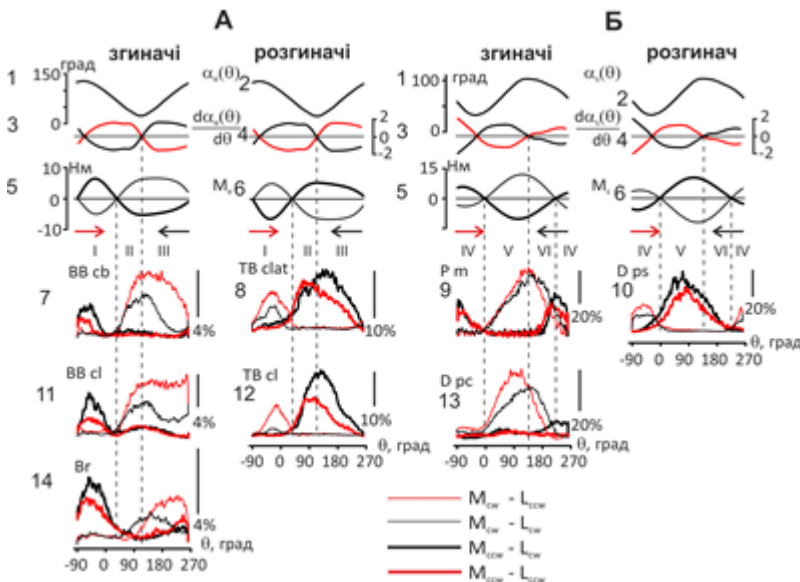


Рис. 2. Усереднені записи ЕМГ-активності м'язів, що діють на плечовий та ліктьовий суглоби руки під час реалізації тест-рухів з різними комбінаціями зовнішнього навантаження та напрямків руху.

Тонкими червоними та чорними лініями позначені записи прямого та зворотного ходу (L_{cw} та L_{ccw}) 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 щодо такої при максимальному довільному зусиллі, %. Позначення м'язів див. Методику. Інші позначення такі ж як на рис. 1.

Виходи усереднених ЕМГ за межі зон, що визначаються точками зміни напрямку дії зовнішньої сили на відповідні м'язи, пов'язані, ймовірно, з одночасною активацією м'язів-антагоністів і/або зі складнішою геометрією суглобів та складнішим розташуванням м'язів у порівнянні зі спрощеною моделлю, що використовується нами для розрахування суглобових кутів і моментів сили. Слід відмітити істотну залежність амплітудних параметрів ЕМГ-активності на різних фазах руху. На відрізках, коли активні м'язи подовжуються, вони потребують меншого притоку еферентної активності для урівноваження зовнішнього навантаження. Навпаки, активне вкорочення м'язів потребує підвищених рівнів їх активації. У той же час слід брати до уваги, що в межах достатньо коротких інтервалів переходу від вкорочення до подовження і навпаки можливий істотний вплив передісторії руху.

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. Результати такого аналізу представлені на рис. 3. Результати post-hoc Bonfferoni-аналізу статистично підтверджують, існування достовірної різниці

між реакціями *Br* та голівками біцепсів (*BBcb* і *BBcl*), тоді як активність останніх, навпаки, була подібною. Більший рівень ЕМГ-реакції зворотного ходу, що залежить від напрямку руху, у м'язах-згиначах ліктьового суглобу, спостерігалась в *Br* (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 *TBclat* (в II зоні) і воно було відсутнім у *TBcl*.

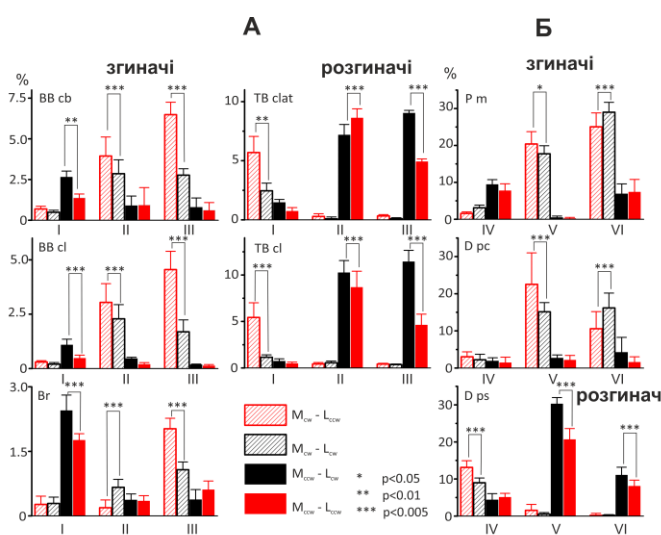


Рис. 3. Результати статистичного аналізу інтенсивності ЕМГ в межах різних зон кругового руху.

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 (M_{ccw}). 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, що діють на ліктьовий і плечовий суглоби відповідно). Зірочками вказані випадки статистично вірогідних відмінностей між значеннями інтенсивностей ЕМГ в межах тих же зон: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.005$

У м'язах плечового суглоба підвищення інтенсивність ЕМГ-реакцій на зворотному ході, спостерігалось тільки у флексорів (*Pm* та *Dps*, зона VI).

На рис. 4 показані усереднені записи ЕМГ-активності для групи із 6 тестованих. У всій групі тестованих були зареєстровані ЕМГ-реакції, дуже подібні до тих, що описані вище для одного тестованого (рис. 2). Ми узагальнили відповідні результати за спеціальною процедурою групового усереднення параметрів. Для порівняння ЕМГ, зареєстрованих у різних випробуваних, була використана попередня нормалізація. Після цієї процедури нормовані записи ЕМГ виявилися правильно згрупованими відносно напрямків навантаження і руху.

При порівнянні результатів тестів при однакових напрямках навантаження можна відзначити чіткі відмінності між ЕМГ-записами, зареєстрованими при протилежних напрямках руху.

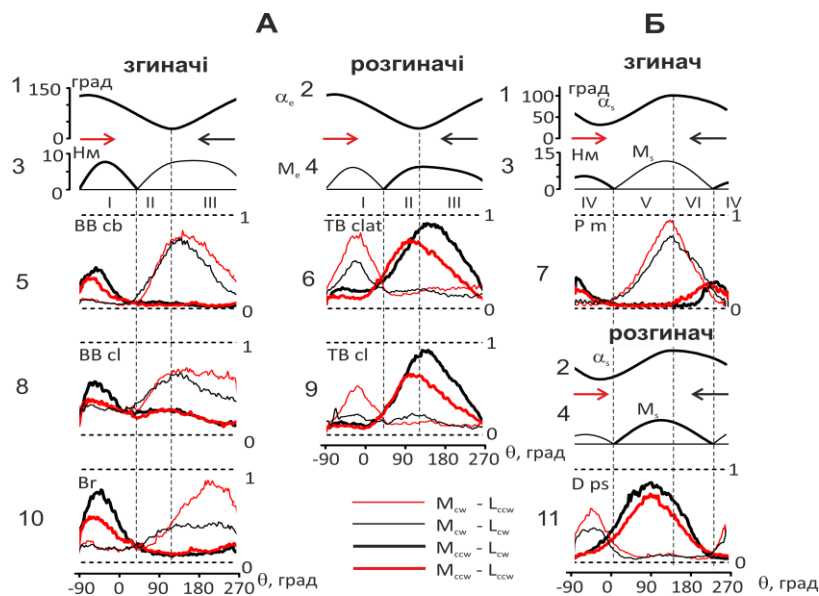


Рис. 4. Усереднені записи ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча під час реалізації тест-рухів із різною комбінацією зовнішнього навантаження та напрямку руху в групі із 6 тестованих.

Інтенсивність ЕМГ, нормована щодо такої при максимальному довільному зусиллі, яка прийнята за одиницю (горизонтальні

пунктирні лінії). Суглобові кути і моменти сил були усереднені без нормалізації; наведені тільки позитивні частини записів моментів. Інші позначення такі ж як на рис. 2.

Більше того, виявилися більш очевидні відмінності між «ексцентричним» та «концентричним» реакціями ЕМГ у зонах II (ліктьовий суглоб) та VI (плечовий суглоб), хоча така тенденція була відмічена не у всіх випадках. У той же час для напрямку навантаження проти руху годинникової стрілки відхилення записів ЕМГ, які залежить від руху, були очевидними в зонах III (ліктьовий) і V (плечовий) суглоби. Патерни коактивації м'язів-антагоністів під час виконання кругових двосуглобових рухів в основному збігалися і по окремим тестованим, і в записах, отриманих при груповому усередненні (рис. 2 і 4). Коактивація переважно проявлялася у вигляді «виходів» активності того чи іншого м'яза з його зони навантаження. Наприклад, такий модус активності був помічений в ЕМГ *TBclat* і *TBcl* у зоні I (рис. 4, тонка червона і чорна лінії), *Pm* у зоні VI і *Dps* у зоні IV (рис. 4, товста червона і чорна лінії, M_{ccw} -навантаження). Цікаво, що патерни коактивації були досить стабільними і практично не залежали від напрямку руху.

Активация м'язів рук людини в перебігу бімануальних двосуглобових рухів в залежності від рівня зовнішнього навантаження та швидкості активних фаз руху. На рис. 5 показано приклад координації активності м'язів-флексорів та екстензорів плечових та ліктьових суглобів під час реалізації «веслувальних» рухів із різною швидкістю динамічних фаз (0.4, 1.0, 2.0 с) та з більшим рівнем розгинального зовнішнього навантаження. Одночасна активация двох комбінацій м'язів: 1) згиначів ліктьового суглоба (*BBcb*, *BBcl*, і *Br*) із розгиначами плечового суглоба (*Dps*) та 2) розгиначів ліктьового (*TBcl*) зі згиначами плечового (*Pm*) суглобів 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 (*Br*, *BBcb*, *BBcl*) і екстензори плеча (*Dps*) 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.

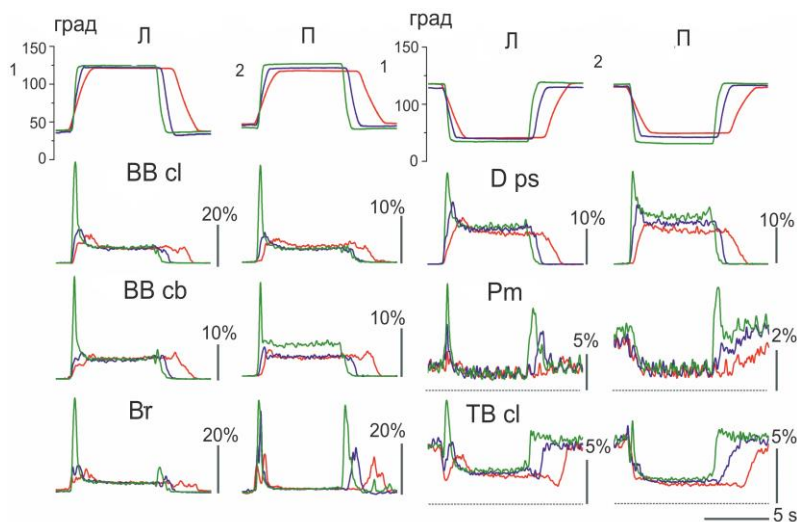


Рис. 5. Усереднені записи ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів з тривалістю фаз руху 0.4, 1.0 та 2.0 с. та з більшим рівнем зовнішнього навантаження.

Зеленими, фіолетовими та червоними лініями позначені записи тест-

рухів із тривалістю переміщення важелів 0.4, 1.0 і 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.

М'язи другої групи, а саме розгиначі ліктьового суглоба (*TBcl*) і згиначі плечового суглоба (*Pm*), як правило, демонстрували слабку фонову активність у вихідному положенні. Рухи важелів «на себе» були пов'язані зі складними коливаннями активності цих м'язів, які залежали від швидкості (із 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. У разі збільшення швидкості руху з'являлися чіткі динамічні коливання ЕМГ-активності.

На рис. 6. представлені інтегральні динамічні компоненти *D1* і *D2* для групи з дев'яти тестованих. На високій швидкості руху (0.4 с), у першій групі м'язів (*BBcb*, *BBcl*, *Br*, *Dps*) амплітуди компонентів *D1* були більшими в порівнянні з *D2*; однак, при менших швидкостях (1.0, 2.0 с), ці відмінності були менш виражені (рис. 6). Важливо підкреслити, що у *Dps* 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 *TBcl* та *Pm*, навпаки, амплітуда компонентів *D2* у більшості випадків була більшою у порівнянні з *D1*.

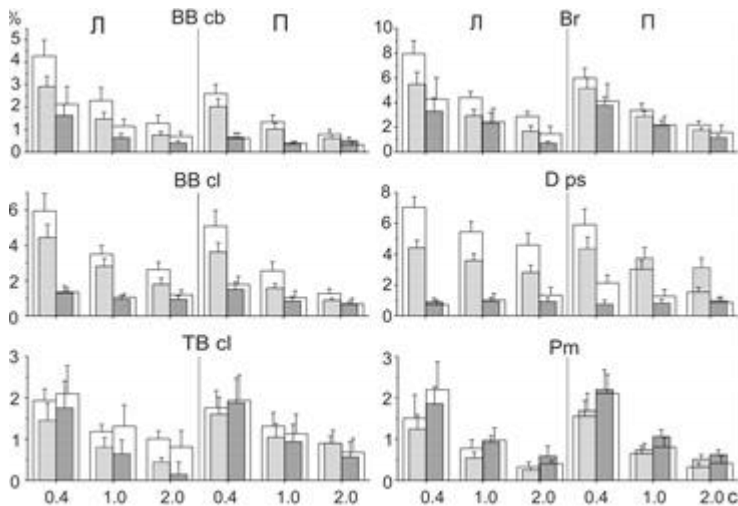


Рис. 6. Співвідношення динамічних компонентів ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів з двома рівнями зовнішнього навантаження та різною тривалістю активних фаз рухів (*D1* та *D2*).

Сірі та білі стовпчики – усередненні значення амплітуд

динамічних компонентів при меншому та більшому навантаженні, відповідно. Світло-сірі, білі стовпчики та темно-сірі, білі стовпчики – усередненні 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).

Зворотна картина спостерігалась тільки під час низьких швидкостей руху у м'яза *TBcl*. Слід зазначити, що в м'язі *Pm* правої руки, компоненти *D1* були меншої амплітуди при дії більшого навантаження у порівнянні з меншим.

Залежність характеристик моторних команд від напрямку зовнішнього навантаження (згинального, розгинального) та швидкості активних фаз рухів. На рис. 7 та 8 представлені результати порівняння змін амплітуди динамічних компонентів ЕМГ *D1* та *D2* залежно від напрямку зовнішнього навантаження та тривалості наростання активних фаз руху.

Щодо впливу фактору швидкості на динамічні компоненти ЕМГ, відмінності між амплітудами *D1* та *D2* були статистично значущими в усіх досліджуваних м'язів. При згинанні ліктьового суглоба достатньо потужні динамічні компоненти ЕМГ-активності спостерігались у м'язах-згиначах (*Br*, *BBcb*, *BBcl*) в умовах дії розгинального зовнішнього навантаження та тривалості активної фази руху 0.4 с (рис. 7). Вихід суглоба із рівноважного стану та його повернення в початкове положення контролювалися тими ж самими м'язами, але з менш вираженим компонентом *D2*.

Така ж сама картина змін амплітуд *D1* та *D2* спостерігалась у розгиначів плечового суглоба (*Dps*). При цьому подібна динаміка зберігалась у разі дії на дані суглоби як розгинального, так і згинального зовнішнього навантаження, на що вказують статистично вірогідні різниці між значеннями амплітуд *D1* та *D2* у м'язів обох кінцівок. Амплітуди компонентів *D1* та *D2* ЕМГ-активності *TBcl* та *Pm* в умовах дії розгинального зовнішнього навантаження були практично однаковими.

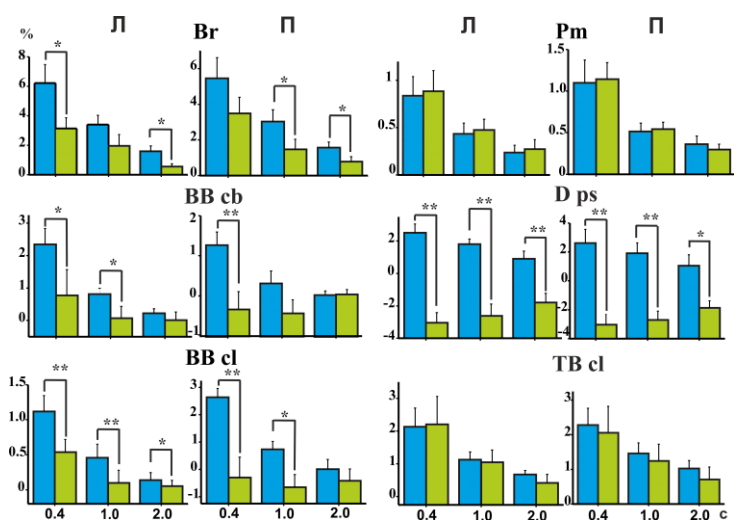


Рис. 7. Співвідношення динамічних компонентів активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів в умовах дії розгинального зовнішнього навантаження та різної тривалості активних фаз рухів ($D1$ та $D2$).

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.

Коли напрямок зовнішньої сили змінювався під час руху 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 (рис.7, 8).

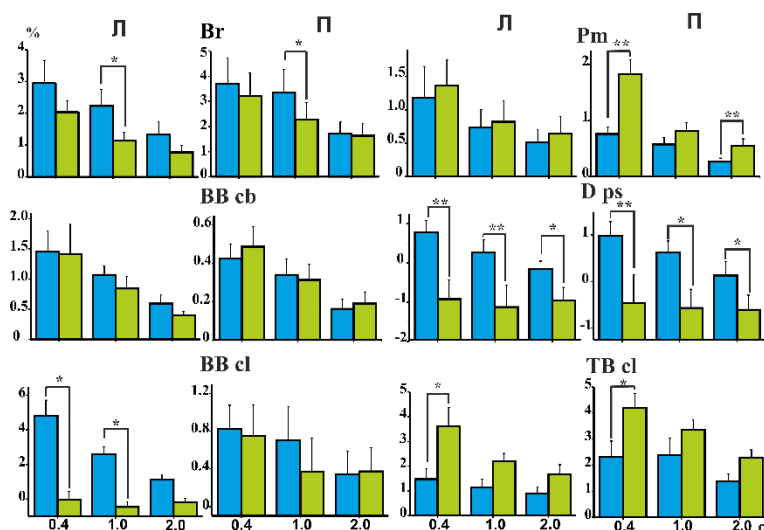


Рис. 8. Співвідношення динамічних компонентів ($D1$ та $D2$) ЕМГ-активності лівих (Л) та правих (П) м'язів плечового поясу та плечей під час реалізації тест-рухів в умовах дії згинального зовнішнього навантаження та різної тривалості згаданих активних фаз руху.

Решта позначень такі ж, як і на рис. 7.

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

Активация м'язів плечового поясу та верхніх кінцівок в залежності від режиму виконання циклічного бімануального руху та рівня розгинального зовнішнього навантаження. Результати оцінки синхронності роботи однойменних лівих та правих м'язів при виконанні тестів наведені на рис. 9.

При виконанні тесту ЗЗ (за наявності зворотного зв'язку) з'являлися тенденції до певної десинхронізації роботи м'язів. Середній рівень ступеня синхронізації був найбільшим у м'язів *Dps*, найнижчим – у *Br*, а синхронізація активності *BBcl* і *BBcb* характеризувалася проміжними значеннями.

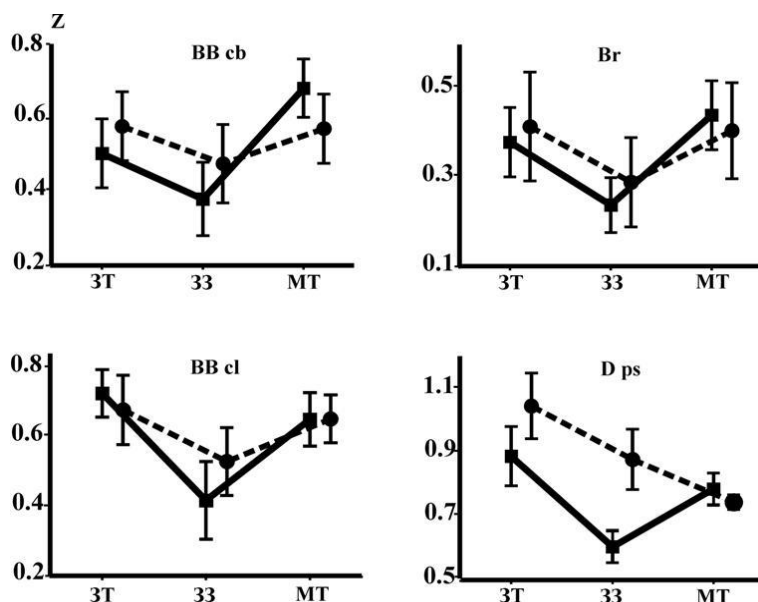


Рис. 9. Залежність рівня синхронізації ЕМГ-активності м'язів від зовнішнього навантаження та типу рухового завдання.

По горизонталі – тип рухового завдання (ЗТ – зручний темп, ЗЗ – рухи з наявністю візуального зворотного зв'язку, МТ – максимальний темп); по вертикалі – значення відповідних z -перетворень Фішера. Вказані також значення похибок середнього. На всіх графіках суцільною лінією позначені дані при менших величинах зовнішнього навантаження, пунктирною – при більших.

Результати двофакторного дисперсійного аналізу рівня синхронізації ЕМГ-активності м'язів показали, що десинхронізація активності *BBcb* не досягала статистично значущого рівня. Залежність рівня синхронізації ЕМГ-активності м'яза *Dps* істотно розрізнялася в умовах прикладання зовнішніх навантажень різного рівня. Рівень синхронізації під час виконання тесту ЗЗ був нижчим за такий у тестах ЗТ і МТ. У разі ж прикладання більшого зовнішнього навантаження рівень синхронізації ЕМГ-активності *Dps* в умовах виконання тесту МТ був значуще нижчим, ніж такий у тесті ЗЗ. Рівень навантаження істотно не впливав на рівень синхронізації ЕМГ-активності м'язів *BBcl*, *BBcb* та *Br*.

ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

При використанні нашої експериментальної моделі ми спробували знайти спрощену схему синергічних ефектів у кругових рухах руки, які можуть бути представлені як формальний результат взаємодії між навантаженням і патерном активації м'язів, що оперують різними суглобами. Синергії сили в значній мірі визначаються набором з чотирьох точок $M_s^{(1)}$, $M_s^{(2)}$, $M_e^{(1)}$ та $M_e^{(2)}$. Ці точки ділять траєкторію руху на два нерівних сегменти, де протилежно спрямовані моменти сили діють на м'язи-антагоністи. 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 – ліктювий суглоб).

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, у значній мірі відповідають змодельованим хвилям моментів сили. Патерни реальної синергії активації досить схожі з теоретично визначеною синергією сили. При цьому можна відзначити 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, у всіх досліджених м'язах вищеописані відмінності інтенсивності ЕМГ були статистично достовірними тільки у найбільш широких частинах зон функціонування відповідних м'язів – III (передпліччя) і V (плечова ланка) (рис. 2, 3).

Криволінійні траєкторії тест-рухів здійснюються під візуальним відстеженням; очевидно, що ЦНС може використовувати різні види пропріоцептивної інформації, щоб регулювати дію низхідних моторних команд. Результати нашого дослідження дозволяють виділити два найбільш важливі елементи в цій інформації. 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 можуть являти собою основне джерело таких інформаційних сигналів щодо сили, хоча є можливість залучення також і інших аферентних рецепторів (Proske, & Gandevia, 2012). 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» (Kostyukov, 1998). Коли м'язи включені в функційні системи спинного мозку, наприклад, систему стреч–рефлексу, то петлі гістерезису стають ширшими (Kostyukov, 1989), і підсилення гістерезисних ефектів в основному пов'язане з асиметрією активності аферентних датчиків (м'язових веретен), яка залежить від напрямку руху (Kostyukov, & Cherkassky, 1997). 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.

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. 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 (Kostyukov, & Korchak, 1998). Було висунуте припущення, що ефекти гістерезису зменшують інтенсивність центральної еферентної активності для фіксації довжини м'яза після скорочення (Kostyukov, 1998). 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 (Kostyukov, 1998; Gorkovenko et al., 2012). Результати досліджень контролю поступальних рухів свідчать про використання коактиваційних патернів активації як стратегії стабілізації положення ланок кінцівок при наявності впливів зовнішніх сил (De Serres, & Milner, 1991; Milner, & Cloutier, 1998). Під час реалізації розглянутих рухів тестовані також здатні створювати певний баланс коактивації м'язів для забезпечення жорсткості кінцівки в різних просторових напрямках (Gomi, & Osu, 1998) та в різних суглобах (Gribble, & Ostry, 1998). Існує думка, що ЦНС може досить широко використовувати коактивацію як стратегію для забезпечення точності виконання цілеспрямованих рухів кінцівок (Gribble, Mullin, & Mattar, 2003).

Виявлено тенденцію до зменшення ступеня «міжручного» спряження ЕМГ-активності однойменних м'язів при виконанні тесту 33 (рис. 9). У виконаних раніше роботах зазначалося, що дзеркально симетричний режим виконання бімануальних циклічних рухів забезпечується синхронністю активації однойменних м'язів (Li, Levin, Forner-Cordero, Ronsse, & Swinnen, 2009). Тим не менш, у наших тестах в режимі 33 спостерігалася помітна десинхронізація

ЕМГ-активності флексорів ліктьових і екстензорів плечових суглобів. Цей факт може бути пов'язаний із тим, що при виконанні циклічних рухів кінцівок в умовах зорового зв'язку (33) зростає відносна роль когнітивних механізмів у керуванні рухами. Це, можливо, наближає такий тип контролю циклічних моторних феноменів до контролю дискретних рухів (Biess, Nagurka, & Flash, 2006). У роботі з моделюванням циклічних та дискретних рухів (Ronsse, Sternad, & Lefevre, 2009) зазначалося, що згадані рухи двох типів можуть виконуватися в рамках однієї моделі, але з різними граничними умовами. Була запропонована модель, у рамках якої була можливою синхронізація не тільки дискретних і циклічних рухів однієї руки, а й рухів, що виконувалися двома руками (Ronsse, Sternad, & Lefevre, 2009). Думка про те, що десинхронізація ЕМГ-активності однойменних м'язів лівої та правої рук пов'язана з підвищенням відносної значимості активності когнітивних механізмів, підтримується результатами, отриманими з використанням магнітно-резонансної томографії (Schaal, Sternad, Osu, & Kawato, 2004). У дослідженні з виконанням дискретних та циклічних згинань і розгинань зап'ясткового суглоба автори цитованої роботи дійшли висновку, що ритмічний циклічний 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 циклічних рухів.

Бімануальні циклічні рухи, очевидно, у значній мірі керуються ЦМК, продукованими церебральною нейронною мережею, подібною за своєю організацією та властивостями іншим центральним генераторам складних циклічних моторних феноменів (central pattern generators, CPG). Це забезпечує, поряд з можливістю довільної регуляції частоти і силових характеристик таких рухів, високий ступінь синхронізації рухів правої та лівої кінцівок. Можливість використовувати при таких рухах візуомоторний зворотний зв'язок, поряд з підвищенням якості відстежування еталонної траєкторії рухів, призводить до деяких порушень синхронності рухів двох кінцівок і наближення принципа керування циклічними рухами до принципа керування дискретними моторними феноменами (з вірогідністю конкуренції відповідних нейронних мереж).

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 у 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 багатofакторного 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 ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ 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. (Публікація тез).

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. (Публікація тез).

3. Абрамович, Т. І. (2016). *Активація 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. (Публікація тез).

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. (Публікація тез).

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. (Публікація тез).

6. Абрамович, Т. І. (2019). *Координація активації м'язів плечового пояса та плеча людини під час виконання двосуглобових рухів*. Матеріали ХХ-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. (Публікація тез, участь у постерній сесії).

АНОТАЦІЯ

Абрамович Т. І. Активація м'язів рук людини у перебігу повільних двосуглобових рухів. - Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.13 – фізіологія людини та тварин. – Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України, Київ, 2020.

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 розглядалися поточні амплітуди випрямлених та усереднених ЕМГ, що відводилися від м'язів плечового поясу та плечей. Порівнювали усереднені поверхневі ЕМГ м'язів ліктювого та плечового суглобів для чотирьох можливих комбінацій напрямків навантаження та руху. Інтенсивності ЕМГ значною мірою корелювали з хвилями моменту сили, розрахованим для відповідного суглоба. Моторні команди кругових двосуглобових рухів руки переважно пов'язані зі змінами моментів сили плечового та ліктювого суглобів і модулюються відповідно до ексцентричного або концентричного характеру м'язових скорочень на різних ділянках траєкторії руху.

Досліджені особливості функціональної взаємодії (синергій) м'язів при скоординованих переміщеннях плечових ланок та передпліч в умовах реалізації тест-рухів. Виявлено вплив фактора швидкості на динамічні компоненти ЦМК, адресованих дослідженим м'язам. Статистично значущі відмінності між амплітудами ЕМГ при рухах «на себе» та «від себе» були зареєстровані в кожного з м'язів; відмінності динамічних та статичних компонентів ЕМГ в умовах дії зовнішніх навантажень різних напрямків також були значущими. Як виявилось, протягом здійснення рухів ЦМК, що надходять до згиначів

ліктьових 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.

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

АННОТАЦІЯ

Абрамович Т. И. Активация мышц рук человека в ходе медленных двухсуставных движений. - Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.13 - физиология человека и животных. - Институт физиологии им. А. А. Богомольца НАН Украины, Киев, 2020.

Работа посвящена изучению процессов координации центральных моторных команд (ЦМК), поступающих к мышцам рук человека при реализации двухсуставных циклических движений руки с постоянной внешней нагрузкой и синхронных бимануальных движений руки человека. Как корреляты интенсивности ЦМК рассматривались текущие амплитуды выпрямленных и усредненных ЭМГ, отведенных от мышц плечевого пояса и плеч. Сравнивали усредненные поверхностные ЭМГ мышц локтевого и плечевого суставов для четырех возможных комбинаций направлений нагрузки и движения. Интенсивности ЭМГ в значительной степени коррелировали с волнами момента силы, рассчитанным для соответствующего сустава. Моторные команды круговых двухсуставных движений руки преимущественно связаны с изменениями моментов силы плечевого и локтевого суставов и модулируются в соответствии с эксцентричным или концентричным характером мышечных сокращений на разных участках траектории движения.

Исследованы особенности функционального взаимодействия (синергий) мышц при скоординированных перемещениях плечевых звеньев и предплечий в условиях реализации тест-движений. Выявлено влияние фактора скорости на динамические компоненты ЦМК, адресованных исследованным мышцам. Статистически значимые различия между амплитудами ЭМГ при движениях «на себя» и «от себя» были зарегистрированы в каждой из мышц; различия динамических и статических компонентов ЭМГ в условиях действия внешних нагрузок различных направлений также были значимыми. Как оказалось, в

течение осуществления движений ЦМК, поступающих к сгибателям локтевых суставов, были более переменными («гибкими») по сравнению с ЦМК разгибателей плеч. С увеличением продолжительности активных фаз движения, амплитуда динамических компонентов $D1$ и $D2$ ЭМГ всех исследуемых мышц уменьшалась при обоих направлениях внешней нагрузки.

Уровень синхронизации ЭМГ-активности «в движениях по типу гребли» одноименных мышц левой и правой рук имел тенденцию к снижению в условиях наличия зрительной обратной связи. Следует предположить, что обратная зрительная связь может усиливать когнитивные влияния в системе двигательного контроля, и, таким образом, снижает автоматизм движений и приближает их выполнение до уровня визуально контролируемых бимануальных движений.

Ключевые слова: бимануальные движения, двухсуставные движения, электромиография, центральные моторные команды (ЦМК), синергии, синхронизация активности мышц и их групп, динамические и статические компоненты движений.

SUMMARY

Abramovych T. I. Activation of the muscles of the human arms during slow two-joint movements. - Manuscript.

Thesis for a candidate's degree on the specialty 03.00.13.- physiology of humans and animals. - Bogomoletz Institute of Physiology of the National Academy of the Sciences of Ukraine, Kyiv, 2020.

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.

The features of the functional interaction (synergies) of muscles during coordinated movements of the shoulder links and forearms during the test movements are described. The influence of the velocity factor on the dynamic components of the CMCs was revealed. 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.

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

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ЦНС – центральна нервова система

ЦМК – центральні моторні команди

ЕМГ – електроміограма

МДЗ – максимальне довільне зусилля

ЗТ – зручний темп

ЗЗ – зворотний зв'язок

МТ – максимальний темп