

Н.В. Булгакова, А.М. Тальнов, О.П. Мельничук, О.І. Костюков

## Систематичні помилки позиціювання та електроміографічна активність м'язів у односуглобових рухах людини

*У здоровых добровольцев исследовали точность позиционирования при односуставных движениях предплечья. Индивидуальные пробы состояли из последовательности кондиционирующего и тестирующего движений, которые выполнялись в условиях визуального контроля и без него соответственно. Использовали два типа кондиционирующего движения, в которых одинаковое конечное положение достигалось из различных исходных состояний: полного разгибания ( $0^\circ$ , П1) локтевого сустава или его сгибания на  $100^\circ$  (П2). Обследованные должны были запомнить значение целевого угла при кондиционирующем движении, а затем воспроизвести его по памяти при тестирующем движении. Оказалось, что ошибки позиционирования зависели от типа кондиционирующего движения и всегда превышали целевой уровень, в среднем это превышение было большим для тех тестирующих движений, которым предшествовали кондиционирующие движения П2. Такие различия в ошибках позиционирования сопровождалось характерными отличиями в электромиографической активности мышц локтевого сустава при выполнении двух типов кондиционирующих движений. Показано, что амплитуда динамической фазы электромиограммы была статистически значимо большей при П1 по сравнению с П2, а стационарные компоненты не отличались для этих типов кондиционирующего движения. Обсуждаются возможные механизмы, обуславливающие возникновение ошибок позиционирования, их зависимость от предыстории движения. Высказано предположение, что эффекты последствия в активности мышечных веретен могут быть основной причиной формирования ошибок позиционирования при односуставных движениях, выполняемых без зрительного сопровождения.*

### ВСТУП

Відомо, що відчуття руху та фіксованих положень у суглобі пов'язане з аферентними сигналами від веретен його м'язів, хоча для більш дистальних суглобів також мають значення імпульси суглобових і шкірних рецепторів [9, 21, 25]. Показано, що високочастотна вібрація сухожилля відповідних м'язів нерухомої кінцівки викликає потужні ілюзії руху в суглобі [11]. Така вібрація збуджує переважно аференти групи Ia, котрі йдуть від м'язових веретен. Останні як датчики довжини є досить недосконалими, що пов'язано з гістерезисними

властивостями їх імпульсації залежно від довжини м'яза. Зокрема, гістерезис в активності веретен проявляється при протилежно направлених змінах м'язової довжини: частота імпульсації помітно вища при подовженні м'яза і нижча при його скороченні [18]. Установлено, що гістерезис спостерігається в активності основних типів пропріоцепторів [14, 15, 19, 20, 27], і це, в основному, пов'язано з тиксотропією м'язової тканини [17]. Рухозалежна модуляція частоти імпульсації пропріоцепторів спостерігається і при дуже повільних змінах довжини м'яза і, таким чином, суттєва різниця частот відповідає однаковій кінце-

© Н.В. Булгакова, А.М. Тальнов, О.П. Мельничук, О.І. Костюков

вій довжині м'яза [6, 12, 14–16, 27]. Як показали наші попередні дослідження [3, 22], вищезгадані особливості роботи м'язових веретен можуть бути причиною виникнення помилок позиціонування в умовах відсутності зорового контролю. Про це свідчила виявлена залежність величини помилки від напрямку кондиціонуючого руху, що використовувався для запам'ятовування цільової позиції. Штучна активація веретен при вібрації м'язів-згиначів ліктьового суглоба суттєво зменшувала помилки позиціонування. Однак під час формування останніх залишилися недостатньо дослідженими особливості електроміографічної активності (ЕМГ) м'язів ліктьового суглоба. Вивчення цього питання може дати змогу вдосконалити гіпотези про керування довільними рухами та розуміння ролі пропріоцептивних аферентів у цьому процесі.

Мета нашої роботи – вивчення особливостей формування ЕМГ-активності в м'язах ліктьового суглоба при виконанні рухів в умовах тестування помилок позиціонування.

## МЕТОДИКА

У тестуванні брали участь 25 добровольців, чоловіків і жінок, правшів, віком від 19 до 24 років. Усі дослідження затверджені Комітетом з біоетики Інституту фізіології ім. О.О. Богомольця. Обстежувані перебували в положенні сидячи, їх праве передпліччя фіксували на легкій платформі, що оберталася в горизонтальній площині. Вісь обертання платформи проходила через вісь ліктьового суглоба, при цьому плечовий суглоб розташовувався на 10–15 см вище від платформи. М'язи кисті були розслаблені, передпліччя фіксували відносно платформи в ділянці зап'ястка. Шків, розміщений на осі платформи, за допомогою тонкої сталеві стрічки з'єднувався з сервокерованим лінійним двигуном, що створював зовнішні навантаження у нап-

рямку розгинання суглоба. Спеціальний непрозорий екран виключав можливість обстежуваному спостерігати за положенням правої руки. Рухова команда та сигнал від датчика кута повороту платформи відображалися на екрані монітора, що був розміщений на рівні очей на відстані приблизно 1,2 м. ЕМГ-активність м'язів реєстрували від двоголового (довгої та короткої головок), плечепроменевого та триголового м'язів плеча (латеральної головки) за допомогою поверхневих електродів. Після закінчення експерименту здійснювали двонапівперіодне спрямлення ЕМГ-активності і низькочастотну фільтрацію (фільтр Баттерворта з частотою зрізу 5 Гц).

Індивідуальні рухові проби (загальна тривалість 32 с) складались із послідовності кондиціонуючого та тестового рухів (рис. 1, а). Виконання проби починали при появі двох маркерів на екрані монітора. Один з них переміщувався по горизонтальній прямій лінії і відображав значення цільового рівня, інший являв собою траєкторію руху. Обстежувані в довільному режимі з невеликою швидкістю здійснювали вихід на цільовий рівень, сполучаючи обидва маркери, і підтримували це положення до зникнення останніх з екрану, а потім поверталися до позиції повного розгинання суглоба ( $0^{\circ}$ ). Використовували два типи кондиціонуючого руху з однаковим рівнем цільового позиціонування та різними вихідними положеннями передпліччя. Рухи першого типу (П1) починалися від  $0^{\circ}$ , а другого (П2) – від  $100^{\circ}$  (суглоб у стані згинання; див. рис. 1, а). В останньому випадку обстежуваним пропонували рухатися до вихідного положення ( $100^{\circ}$ ) за звуковим сигналом, котрий подавали за 2 с до появи маркерів на моніторі. Цільовий рівень при кондиціонуючому русі утримувався приблизно 10 с. У більшості тестів він становив  $50^{\circ}$ , іноді –  $75^{\circ}$ . Обстежувані повинні були запам'ятати значення цільового кута

під час кондиціонуючого руху, а потім відтворити його в тестовому русі, котрий виконували без наявності маркерів на моніторі, тобто без зорового супроводження. Для синхронізації тестових рухів, виконаних у різних пробах, використовували звукові сигнали. Інтервал між обома рухами становив 4 с. Період між послідовними пробами був 120 с. У період спокою рука обстежуваного знаходилася в стані повного розслаблення. Рухи виконувалися під постійним розгинальним навантаженням (2,1–3,3 Нм), що суттєво знижувало активність екстензорних м'язів. Величину прикладеного навантаження підбирали таким чином, щоб вона не перевищувала 10 % від максимального ізометричного зусилля флексорів.

Реєстрацію результатів здійснювали з використанням пристрою вводу–виводу NI PCI 6024 E, частота опитування становила 1500 с<sup>-1</sup>. Для обробки результатів застосовували програми LabVIEW 6.0, Origin 7.0, SPSS 11.0. За десятьма однаковими тестами здійснювали статистичний аналіз помилок позиціонування, тобто різниці між

рівнем “сліпого” позиціонування в тестовому русі та цільовим значенням суглобового кута, для цього показника обчислювали середні значення та похибку середнього.

## РЕЗУЛЬТАТИ

Було проведено порівняння помилок виходу на цільовий рівень суглобового кута в однакових тестових рухах згинального напрямку, що виконувалися без зорового супроводження після двох типів кондиціонуючих рухів, які обстежувані здійснювали в умовах зорового контролю і в яких вони повинні були запам'ятати значення цільового рівня. На рис. 1, а наведені дві вказані комбінації кондиціонуючого (П1 або П2) і тестового рухів, усереднені за десятьма спробами для кожного типу кондиціонування. Ці два типи кондиціонуючого руху починалися від різних початкових значень суглобового кута: 0° (стан повного розгинання) та після попереднього згинання на 100°. Часовий перебіг і напрямок тестового руху були аналогічні кондиціонуючому руху П1. Для більшості випадків тестові рухи мали тенден-

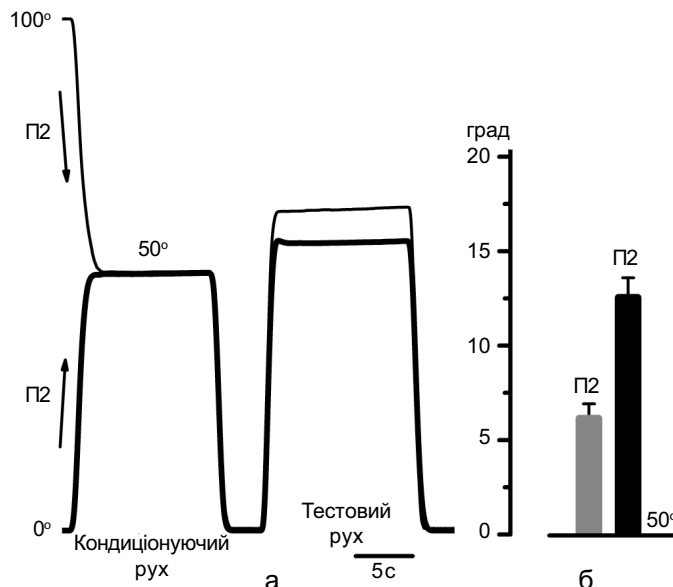


Рис. 1. Залежність помилок позиціонування в тестових рухах від типу кондиціонуючого руху: а – порівняння усереднених траєкторій кондиціонуючих і тестових рухів для двох типів кондиціонування: П1 та П2; б – статистичні показники для тестових рухів

цію перевищувати цільовий рівень, причому таке відхилення було більшим для тих з них, яким передували кондиціонуючі рухи П2. Так, у досліді, наведеному на рис. 1, б помилки позиціонування становили  $6,15 \pm 0,76$  та  $12,55 \pm 1,04^\circ$  відповідно для тестового руху у комбінації з кондиціонуючими рухами П1 і П2, різниці між цими показниками були статистично значимі ( $P < 0,001$ ).

Така різниця помилок позиціонування супроводжувалася характерними відмінностями в ЕМГ-активності м'язів ліктьового суглоба (рис. 2). Виявилось, що у всіх обстежуваних при виконанні тестового руху після кондиціонуючого руху П2 амплітуда

динамічного компонента ЕМГ-активності у період виходу на цільовий рівень позиціонування хоча б у одного зі згиначів була вищою, ніж при виконанні того самого руху, що йшов за кондиціонуючим рухом П1. При цьому таке підвищення у всіх випадках збігалось зі збільшенням відповідної помилки при позиціонуванні. Що стосується стаціонарного компонента ЕМГ-активності під час утримання цільового рівня, то особливих відмінностей у тестових рухах, що здійснювалися після обох кондиціонуючих рухів, не спостерігалось. Для відповіді на питання, чи має це збільшення динамічного компонента ЕМГ-активності

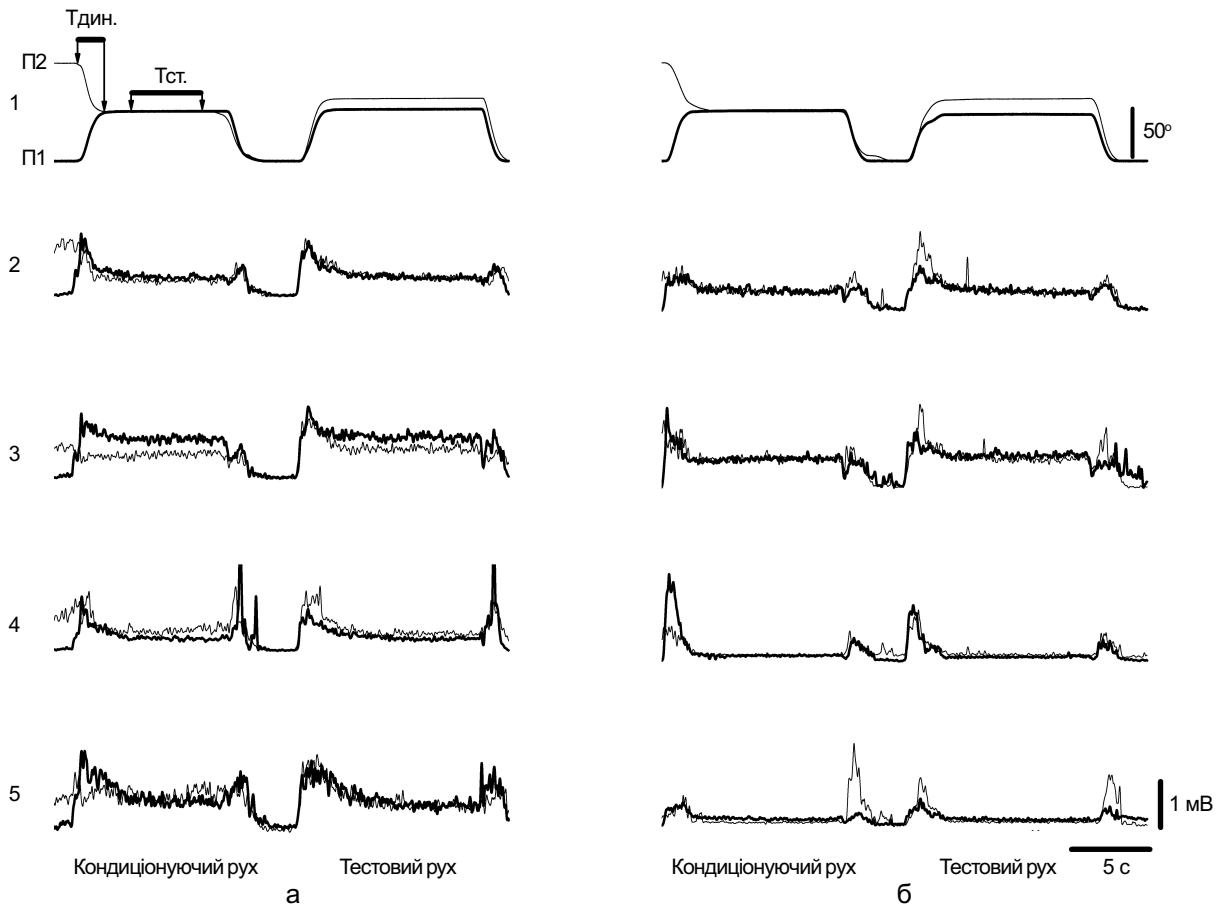


Рис. 2. Електроміографічна активність (ЕМГ) м'язів ліктьового суглоба при виконанні послідовності кондиціонуючих і тестових рухів у двох обстежуваних (а, б): товсті лінії відповідають тестам з використанням типу П1, тонкі – П2; показані записи змін суглобового кута (1) та ЕМГ-активності, що реєстрували від довгої (2) та короткої (3) головок двоголового м'яза плеча, плечепроменевого м'яза (4) та латеральної головки триголового м'яза плеча (5);  $T_{дин.}$  і  $T_{ст.}$  – інтервали часу, на яких вираховували середню амплітуду динамічного та стаціонарного компонентів ЕМГ-активності. Підсилення по каналах 2–5 однакове

згиначів при виконанні тестових рухів після кондиціонуючих рухів П2 який-небудь зв'язок з відмінностями в ЕМГ-активності цих м'язів при здійсненні кондиціонуючих рухів обох типів під зоровим контролем, ми провели порівняльний статистичний аналіз стаціонарних і динамічних компонентів ЕМГ-активності при реалізації кондиціонуючих рухів. У групі, що складалася з 25 обстежуваних, були обчислені середні амплітуди вищезгаданих компонентів ЕМГ-активності, усереднення результатів виконували відповідно на інтервалах  $T_{ст.}$  і  $T_{дин.}$

(див. рис. 2, а). Амплітуда зазначених компонентів ЕМГ-активності, зареєстрована при виконанні рухів П2, була нормована відносно амплітуди відповідних компонентів руху П1. Значення цього співвідношення ( $A_{П2}/A_{П1}$ ) для стаціонарного та динамічного компонентів ЕМГ-активності наведені на рис. 3, а. Середні значення  $A_{П2}/A_{П1}$  для стаціонарних компонентів по групі обстежуваних були близькими до одиниці та становили:  $0,9494 \pm 0,49$  (для довгої) та  $0,9736 \pm 0,052$  (для короткої головок двоголового м'яза плеча) і  $1,0052 \pm 0,069$

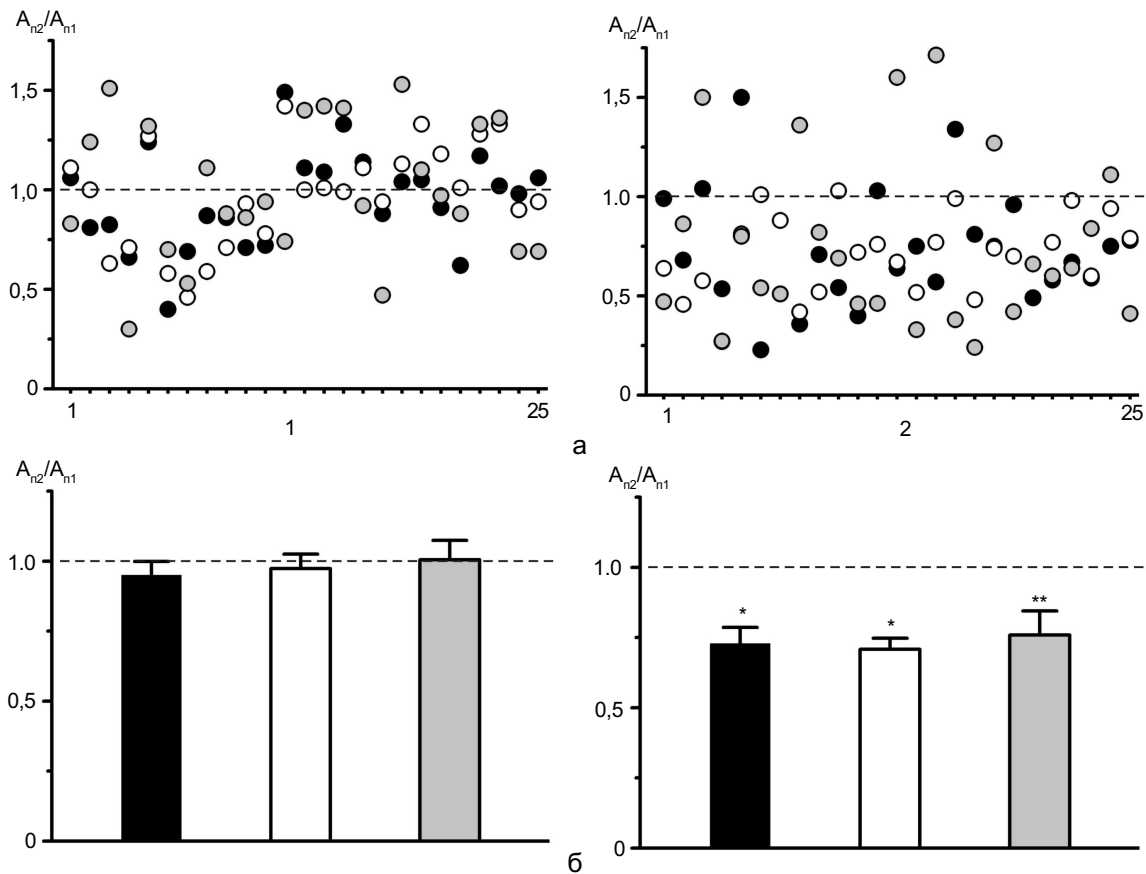


Рис. 3. Співвідношення середніх значень амплітуди стаціонарних (1) і динамічних (2) компонентів електроміографічної активності (ЕМГ), зареєстрованих у флексорних м'язів при виконанні двох типів кондиціонуючих рухів (П1, П2): а – індивідуальні усереднення стаціонарного (1) та динамічного (2) компонентів записів ЕМГ-активності були проведені на часових відрізках, позначених як  $T_{ст.}$  і  $T_{дин.}$  (див. на рис. 2); середні значення амплітуди цих компонентів при виконанні П2 ( $A_{П2}$ ) були нормовані відносно відповідних значень руху П1 ( $A_{П1}$ ); чорними, білими та сірими кружечками позначені показники ЕМГ-активності у довгої та короткої головок двоголового м'яза плеча і плечепроміневого м'яза відповідно; 1–25 – кількість обстежуваних; б – статистична обробка результатів, колір стовпчиків відповідає позначкам на верхніх панелях; \* $P < 0,001$ , \*\* $P < 0,01$ . Горизонтальна пунктирна лінія означає  $A_{П2}/A_{П1} = 1$

(для плечепроменевого м'яза) (див. рис. 3, б, 1). Застосування одностороннього т-тесту (t-test) виявило, що ці значення достовірно не відрізнялися від 1 ( $P > 0,05$ ), що означає однаковий рівень ЕМГ-активності у фазі утримання цільового значення суглобового кута при виконанні кондиціонуючих рухів П1 та П2. Для динамічних фаз цих рухів середні значення співвідношення  $A_{П2}/A_{П1}$  були достовірно меншими від 1 і становили в середньому  $0,7280 \pm 0,058$  та  $0,7079 \pm 0,040$  (для довгої та короткої головок двоголового м'яза плеча відповідно) і  $0,7587 \pm 0,086$  (для плечепроменевого м'яза) (див. рис. 3, б, 2). Це вказує на те, що середній рівень динамічного компонента ЕМГ-активності був більшим у кондиціонуючому русі П1 і меншим у його типі П2.

Приклади можливих змін динамічного компонента ЕМГ-активності у м'язах-згиначах залежно від амплітуди рухів представлені на рис. 4. Перехід до більшого кута згинання супроводжувався підвищенням амплітуди динамічного компонента ЕМГ-активності, а зупинка руху викликала поступовий її спад і перехід до стаціонарного рівня, при цьому припинення згинання відбувалося під час динамічної фази, тобто до встановлення стаціонарного рівня ЕМГ-активності (див. рис. 4, а, б).

Амплітуда руху тісно пов'язана з амплітудою динамічної фази ЕМГ-активності м'язів-агоністів. Проте слід зазначити, що формування динамічних компонентів ЕМГ-активності відрізнялося при застосуванні двох різних способів руху, тобто з повним зоровим супроводженням його траєкторії (див. рис. 4, а) або з відстеженням лише кінцевої позиції (див. рис. 4, б). У першому випадку спостерігався більш різкий перехід від фази руху до фази фіксації суглобового кута, а в другому цей перехід був досить плавним, оскільки обстежуваний бачив необхідне кінцеве положення і заздалегідь починав пригальмовувати рух. Ці відмінності добре помітні на записах прискорення

руху. Досить різні кінематичні характеристики двох типів рухів супроводжувалися помітними відмінностями в співвідношенні динамічних компонентів ЕМГ-активності в рухах різної амплітуди. У разі зорового супроводження траєкторії руху, підвищення амплітуди останнього викликало більш суттєве збільшення динамічного компонента ЕМГ-активності (див. рис. 4, а). Щоб зменшити можливий вплив еферентної команди на активність веретен (через акти-

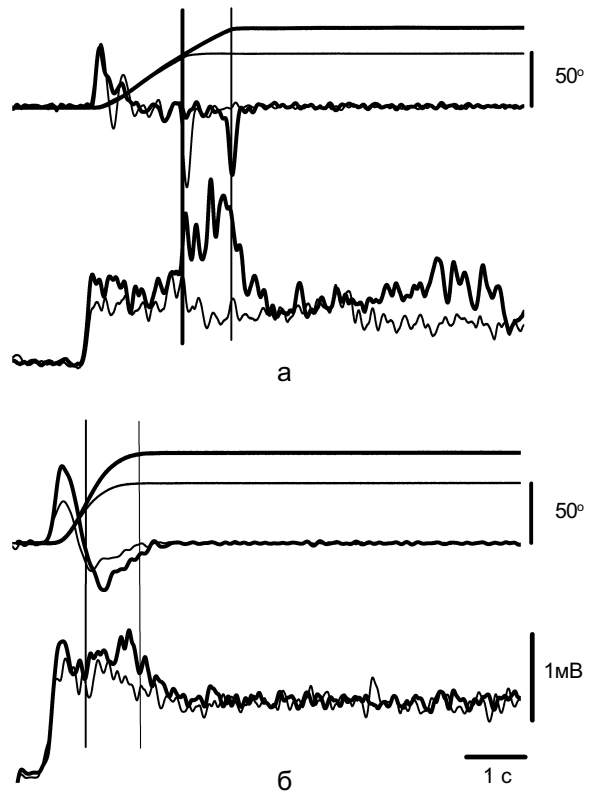


Рис. 4. Приклади зміни електроміографічної активності (ЕМГ) флексорних м'язів при збільшенні амплітуди рухів: а, б – згинальні рухи виходу на цільові рівні суглобового кута  $50^\circ$  (тонкі лінії) та  $75^\circ$  (товсті лінії) в умовах зорового контролю з відстеженням фази руху (а) та кінцевої позиції (б); у верхній частині панелей представлено усереднені записи змін суглобового кута та прискорення; в нижній частині – наведені усереднені записи ЕМГ-активності плечепроменевого м'яза; перша вертикальна лінія на кожній панелі позначає початок розходження траєкторій руху, а друга відповідає приблизному часу виходу на цільове значення суглобового кута

вацію фузімоторних м'язових волокон), в цій серії експериментів ми спеціально використовували зорове відстеження цільового рівня суглобового кута (див. рис. 4, б).

## ОБГОВОРЕННЯ

Використання в нашому дослідженні двох кондиціонуючих рухів передпліччя людини, які виконувалися в умовах візуального контролю та відрізнялися вихідним положенням – зі стану повного розгинання ліктьового суглоба або його згинання, дало змогу порівняти помилки позиціонування, які спостерігалися при виконанні однакових тестових рухів без візуального контролю. Припускалося, що під час кондиціонуючих рухів протилежного напрямку обстежувані запам'ятовували значення цільового кута, а потім відтворювали його в тестовому русі. У результаті проведеної роботи виявлено, що для більшості випадків тестові рухи мали тенденцію перевищувати цільовий рівень, причому таке відхилення було більшим для тих, яким передували кондиціонуючі рухи П2.

Оскільки відомо, що відчуття положення та переміщення кінцівки забезпечується пропріоцепторами, насамперед м'язовими веретенами [9, 21], можна запропонувати таку модель для пояснення наведених вище експериментальних результатів.

У наших досліджах під час виконання двох типів кондиціонуючих рухів, запам'ятовування обстежуваними цільового рівня суглобового кута базується на суттєво різних аферентних сигналах від пропріоцепторів. Веретена в м'язах ліктьового суглоба розглядаються як основне джерело інформації про поточне значення та часові зміни суглобового кута [23, 27]. Як динамічний, так і статичний компоненти розряду веретен тісно пов'язані з напрямком і швидкістю руху, але при цьому обидва показники можуть інтенсивно змінюватися залежно від рівня фузімоторної активності [7, 8]. Найбільш помітна різниця в розрядах

веретен при виконанні двох завдань кондиціонування повинна очікуватися саме під час руху, коли флексори активно скорочуються (кондиціонуючий рух П1) або розслаблюються (кондиціонуючий рух П2). Розгинальне навантаження, використане в наших досліджах, помітно знижувало активність в екстензорних м'язах, що призводило до пасивної зміни їх довжини. Веретена як активних, так і пасивних м'язів можуть проявляти добре виражені ефекти післядії, зумовлені попередніми рухами та/або змінами в рівні активації м'яза [4, 6, 12–15, 26, 27], тому при фіксації цільового значення суглобового кута в рухових програмах обох типів кондиціонуючого руху можна припустити формування різних рівнів активності пропріоцепторів.

Можливу роль ефектів післядії в активності м'язових веретен при виникненні помилок позиціонування пояснимо наступним чином. Спочатку розглянемо випадок, коли напрямок тестового руху збігається з кондиціонуючим. При виконанні тестового руху обстежувані приймають рішення зафіксувати цільове значення суглобового кута, базуючись лише на схожості пропріоцептивних сигналів з попереднім кондиціонуючим рухом, тому в цьому разі помилки позиціонування були невеликі. Цілком імовірно, що при протилежно направлених рухах до цілі, тобто при здійсненні тестового руху після кондиціонуючого типу П2, пропріоцептивні сигнали, мабуть, помітно відрізняються. Можна припустити, що при розгинанні суглоба в кондиціонуючому русі П2 цьому поточному значенню суглобового кута відповідає більший рівень сумарної інтенсивності пропріоцептивної активності, якщо порівнювати зі згинанням у кондиціонуючому русі П1. За цих умов під час наступного тестового руху обстежуваний повинен додатково зігнути суглоб, щоб досягти того самого рівня аферентної активності, що і в кондиціонуючому русі П2. Тому помилки позиціонування в цьому випадку були більшими.

Головна роль первинних закінчень м'язових веретен у кінестезії була підтверджена в дослідях з використанням вібрації [11]. У нашій попередній роботі [22] було виявлено чітке зниження помилок позиціонування при вібрації м'язів ліктьового суглоба. Слід також звернути увагу на те, що в формуванні цих помилок також беруть участь веретена пасивних м'язів-антагоністів. Одним із джерел виникнення вищезгаданих помилок може бути активність м'язових веретен у фазу статичного утримання цільової позиції в кондиціонуючому русі. Можливо припустити, що пропріоцептивна інформація про швидкість і тривалість фази руху перед фазою утримання цільового рівня використовується ЦНС для запам'ятовування останнього, однак це потребує подальшого експериментального аналізу.

Таким чином, м'язові веретена відіграють важливу роль у рефлексорній регуляції положення та переміщення кінцівки. Однак треба відмітити, що провідне значення в організації моторної поведінки людини має зоровий аналізатор. Візуальний зворотний зв'язок забезпечує високу якість відслідковування траєкторії переміщення рухомої цілі, а обмеження або повна відсутність його призводить до збільшення помилок позиціонування [2, 3]. Обмеження зорового зворотного зв'язку впливає на всі стадії виконання рухів, а така невізуальна модальність, як пропріоцепція, досить повільна, щоб компенсувати відсутність зору [28]. Проте мікронейрографічними дослідями встановлено, що фузімоторна активність по суті не відрізняється від наявності або відсутності візуальної інформації при виконанні точнісних рухів [29]. Також існують експериментальні докази того, що м'язові веретена залучаються до більш складних функцій моторного контролю, ніж рефлекс на розтягнення м'яза та кінестезія [5, 10, 24].

Метод реєстрації поверхневої ЕМГ-активності широко використовується для

оцінки рівня центральної активації м'язів при виконанні обстежуваним конкретного рухового завдання. Проведене дослідження ЕМГ-активності м'язів ліктьового суглоба не може бути використане для детального аналізу структури аферентної активності від веретен під час виконання двох типів кондиціонуючих рухів. На рівень імпульсації веретенних закінчень впливає складна взаємодія змін довжини м'яза та фузімоторної активності. Оцінку часового перебігу останньої у більшості випадків можна робити за усередненими записами ЕМГ-активності в рамках відомої гіпотези про коактивацію  $\alpha$ - $\gamma$  [1]. Таким чином, на основі наших результатів можна стверджувати, що, ймовірно, не існує суттєвої різниці в рівнях фузімоторної активації веретен флексорних м'язів на фазі утримання цільової позиції кондиціонуючих рухів П1 та П2. На це може вказувати статистичний аналіз стаціонарних фаз ЕМГ-активності (див. рис. 3, б, 1). Проте такі результати не виключають можливість формування різниці в стаціонарних рівнях імпульсації веретен внаслідок ефектів післядії, що пов'язано з передісторією руху [4, 14, 15, 26]. Що стосується динамічних фаз у розрядах аферентів від м'язових веретен, то тут ситуація ще більш складна. Можливий спад рівня фузімоторної активації веретен флексорів у кондиціонуючому русі П2 на фазі виходу до цільового значення суглобового кута, як про це свідчать результати кількісного аналізу ЕМГ-активності (див. рис. 3, б, 2), може взаємодіяти з підвищенням активності веретен, викликаним подовженням цих м'язів. Отже, на цьому етапі досить складно передбачити характер формування різниці в рівнях активності веретен флексорів у рухах різного напрямлення, треба також враховувати участь веретен екстензорних м'язів, навіть якщо взяти до уваги досить низький рівень їх фузімоторної активації.

Наше дослідження підтверджує гіпотезу



про те, що при виконанні згинальних рухів в умовах однакової швидкості величина кута згинання пропорційна амплітуді (у відповідному проміжку часу) динамічної фази рухової команди, спрямованої до згиначів, а припинення згинання (тобто точний вихід на відповідну позицію) регламентується аферентними сигналами про цю позицію (див. рис. 4) [30]. Таким чином, при реалізації рухів різної амплітуди можливо припустити існування деякого однозначного нелінійного зв'язку між інтенсивністю ЕМГ-активності в м'язах-агоністах та амплітудою руху.

**N.V. Bulgakova, A.N. Tal'nov, A.P. Mel'nichouk, A.I. Kostyukov**

#### **SYSTEMATIC POSITIONING ERRORS AND ELECTROMYOGRAPHIC ACTIVITY OF MUSCLES IN THE HUMAN SINGLE-JOINT MOVEMENTS**

Accuracy of positioning was studied on the elbow joint movements in healthy adult humans. Individual trials consisted of the conditioning and test movements (CM, TM) produced with visual guidance and without it, correspondingly. The two types of CMs included a phase of slow movement (flexion - P1, or extension - P2) to the same target position ( $50^\circ$  in the most experiments). P1 and P2 CMs started, correspondingly, from the full extension position ( $0^\circ$ ), or after preliminary flexion ( $100^\circ$ ). Subjects were asked to remember the target position during CMs and to reproduce it in TM. The experiments have shown that position errors depend on the type of CMs. The subjects overestimated the target position, the errors were more significant in TMs produced after P2 CMs as compared with P1 CMs. Full-wave rectified, averaged EMGs were compared for the two types of CMs. In flexors the dynamic phases of EMG activity were statistically greater in P1 than in P2 CMs (a group of 25 subjects), while the stationary components of EMG did not differ. Possible mechanisms of the position errors are discussed. It is suggested that after-effects in the activity of muscle spindles may be the main source for the position errors.

*O.O. Bogomolets Institute of Physiology National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv*

#### **СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ**

1. Гранит Р. Основы регуляции движений. – М.: Мир, 1973. – 367 с.
2. Мельничук А.П., Булгакова Н.В., Василенко Д.А. Позиционирование предплечья человека при отслеживающих движениях и их воспроизведении с ограничением зрительного контроля // *Нейрофизиология*. – 2003. – **35**, № 2. – С. 134–146.
3. Мельничук А.П., Булгакова Н.В., Василенко Д.А. Воспроизведение отслеживающих движений и целевое позиционирование предплечья человека в отсутствие зрительного контроля // Там же. – 2004. – **36**, № 5–6. – С. 393–405.
4. Черкасский В.Л., Костюков А.И. Эффекты последействия предшествовавшего движения на импульсацию афферентов мышечных веретен кошки // Там же. – 1990. – **22**, № 6. – С. 843–846.
5. Biguer B., Donaldson I.M.L., Hein A., Jeannerod M. Neck muscle vibration modifies the representation of visual motion and direction in man // *Brain*. – 1988. – **111**. – P. 1405–1424.
6. Cherkassky V.L. After-effects of preceding movement on the dynamic responses of spindle primary afferents during passive muscle lengthening in the cat // *Neuroscience*. – 1997. – **76**, № 2. – P. 611–617.
7. Edin B.B., Vallbo A.B. Dynamic response of human muscle spindle afferents to stretch // *J. Neurophysiol.* – 1990. – **63**, № 6. – P. 1297–1306.
8. Edin B.B., Vallbo A.B. Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans // *Ibid.* – P. 1307–1313.
9. Gandevia S.C. Kinesthesia: roles for afferent signals and motor commands. – In: *Handbook of physiology. Exercise: regulation and integration of multiple systems*. – Amer. Physiol. Soc., Bethesda. – 1996. – **12**. – P. 128–172.
10. Gauthier G.M., Nommay D., Vercher J.-L. Ocular muscle proprioception and visual localization of targets in man // *Brain*. – 1990. – **113**. – P. 1857–1871.
11. Goodwin G.M., McCloskey D.I., Matthews P.B.C. The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration-induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents // *Ibid.* – 1972. – **95**, № 4. – P. 705–748.
12. Gregory J.E., Morgan D.L., Proske U. Responses of muscle spindles depend on their history of activation and movement // *Prog. Brain Res.* – 1988a. – **74**. – P. 85–90.
13. Gregory J.E., Morgan D.L., Proske U. After-effects in the responses of cat muscle spindles and errors of limb position sense in man // *J. Neurophysiol.* – 1988b. – **59**, № 4. – P. 1220–1230.
14. Kostyukov A.I., Cherkassky V.L. Movement-dependent after-effects in the firing of the spindle endings from deafferented muscles of the cat hindlimb // *Neuroscience*. – 1992. – **46**, № 4. – P. 989–999.
15. Kostyukov A.I., Cherkassky V.L. Interaction of the movement-dependent, extrafusil and fusimotor after-effects in the firing of the primary spindle endings // *Ibid.* – 1997. – **76**, № 4. – P. 1250–1266.
16. Kostyukov A.I. Muscle hysteresis and movement control: a theoretical study // *Ibid.* – 1998. – **83**, № 1. – P. 303–320.
17. Lakie M., Walsh E.G., Wright G.W. Resonance at the

- wrist demonstrated by the use of a torque motor, an instrumental analysis of muscle tone in man // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. – 1984. – **353**. – P. 265–285.
18. Lennerstrand G., Thoden U. Dynamic analysis of muscle spindle endings in the cat using length changes of different length-time relations // *Acta Physiol. Scand.* – 1968. – **73**, № 2. – P. 234–250.
19. Matthews P.B.C. The dependence of tension upon extension in the stretch reflex of the soleus muscle of the decerebrate cat // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. – 1959a. – **147**, № 3. – P. 521–546.
20. Matthews P.B.C. A study of certain factors influencing the stretch reflex of the decerebrate cat // *Ibid.* – 1959b. – **147**, № 3. – P. 547–564.
21. McCloskey D.I. Kinesthetic sensibility // *Physiol. Rev.* – 1978. – **58**, № 4. – P. 763–820.
22. Mel'nichouk A.P., Bulgakova N.V., Tal'nov A.N., Hellstrom F., Windhorst U., Kostyukov A.I. Movement-dependent positioning errors in human elbow joint movements // *Exp. Brain Res.* – 2007. – **176**, № 2. – P. 237–247.
23. Prochazka A. Proprioception during voluntary movement // *Can. J. Physiol. Pharmacol.* – 1986. – **64**. – P. 499–504.
24. Prochazka A. Sensorimotor gain control: a basic strategy of motor system? // *Prog. Neurobiol.* – 1989. – **33**. – P. 281–307.
25. Proske U., Schaible H.G., Schmidt R.F. Joint receptors and kinaesthesia // *Exp. Brain Res.* – 1988. – **72**, № 2. – P. 219–224.
26. Proske U., Morgan D.L., Gregory J.E. Muscle history dependence of responses to stretch of primary and secondary endings of cat soleus muscle spindles // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. – 1992. – **445**. – P. 81–95.
27. Proske U., Morgan D.L., Gregory J.E. Thixotropy in skeletal muscle and in muscle spindles: a review // *Prog. Neurobiol.* – 1993. – **41**, № 6. – P. 705–721.
28. Sheth B.R., Shimojo S. How the lack of visuomotor feedback affects even the early stages of goal-directed pointing movements // *Exp. Brain Res.* – 2002. – **143**, № 2. – P. 181–190.
29. Wessberg J., Vallbo A.B. Human muscle spindle afferent activity in relation to visual control in precision finger movement // *J. Physiol. (London)*. – 1995. – **482**. – P.225–233.
30. Tal'nov A.N., Serenko S.G., Strafun S.S., Kostyukov A.I. Analysis of the electromyographic activity of human elbow joint muscles during slow linear flexion movements in isotorque conditions // *Neuroscience*. – 1999. – **90**, № 3. – P. 1123–1136.

*Ін-т фізіології ім. О.О. Богомольця НАН України,  
Київ*

*Матеріал надійшов до  
редакції 16.05.2007*