

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

ЛЕГЕДЗА ОЛЕКСІЙ ВІТАЛІЙОВИЧ

УДК 612. 76 + 612. 885

**АКТИВАЦІЯ М'ЯЗІВ РУКИ ЛЮДИНИ В УМОВАХ ЗОРОВОГО
ВІДСТЕЖЕННЯ БАЗОВИХ ПАРАМЕТРІВ 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:

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

Ноздренко Дмитро Миколайович, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, старший науковий співробітник НДС “Біофізики”, відділення експериментальної біології, ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

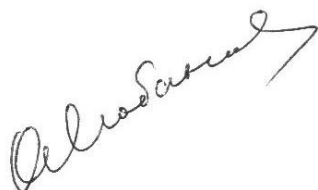
Захист дисертації відбудеться « 21 » вересня 2021 р. о 14⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.198.01 при Інституті фізіології імені О.О. Богомольця НАН України за адресою: 01024, м. Київ-24, вул. Богомольця, 4.

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 «__» серпня 2021 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради
кандидат біологічних наук



Любанова О. П.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Проблема організації моторного контролю є однією із фундаментальних у сучасній нейрофізіології (Bernstein, 1990). Її основним аспектом фактично є центральна координація рухової активності руки людини (Cheung et al., 2012). Рухи руки являють собою найважливіший компонент моторної поведінки людини. З одного боку, спектр можливостей та різноманіття таких рухів є тим принциповим елементом, котрий вирізняє людину з тваринного світу і робить її розумною істотою. З іншого боку, результати моторної активності руки становлять базис матеріальної культури людини, що лежить в фундаменті людської цивілізації. Цілеспрямовані рухи руки можна, правда доволі умовно, розділити на дистальні маніпуляційні рухи кисті та пальців та більш ‘глобальні’ рухи плеча та передпліччя, однією із задач яких є позиціонування кисті в просторі.

У двосуглобовій біомеханічній системі плече – передпліччя плечовий суглоб є сполученням з найбільшою кількістю ступенів свободи (Culham, & Peat, 1993), тоді як рухи у ліктьовому суглобі є в певній мірі обмеженими (Sinelnikov, 1963). При здійсненні рухів активація м'язів плеча та плечового поясу відбувається у вигляді відносно невеликої кількості моторних модулів, або синергій (Muceli et al., 2010). Більшість виконаних дотепер робіт були спрямовані на дослідження м'язової активності в синергетичних м'язах в одно- чи двосуглобових рухах верхньої кінцівки в обмеженій кількості напрямків (Boland et al., 2008; Buchanan et al., 1989; Gribble et al., 2003; Vereshchaka, & Gorkovenko, 2011). Було становлено, що м'язові скорочення в таких рухах демонструють чітко виражені гістерезисні властивості; втім, детальному вивченню останніх були присвячені лише поодинокі роботи (Tal'nov, & Kostyukov, 1994; Tal'nov et al., 1997; Politti et al., 2003). До останнього часу гістерезисні ефекти рухового контролю вивчались здебільшого на односуглобових (в основному згинальних) рухах у над'яtkово-гомiлковому (Tal'nov, & Kostyukov, 1994; Feldman, & Levin, 2009) та ліктьовому суглобах (Tal'nov et al., 1997, 1999). В такого роду дослідженнях принципово важливим є контроль амплітуди і напрямку силового компонента рухів, а також точна реєстрація положення кінцівки в операційному просторі при їх виконанні. Сучасна методика зорового відстеження вектору зусилля дозволяє поєднати дослідження систем рухового контролю в ізометрії та в умовах реальних рухів (Kostyukov et al., 2021). В даній роботі ми зосередились на порівняльному аналізі характеристик та механізмів цілеспрямованих двосуглобових рухів в залежності від зміни напрямку вектору зусилля руки. В першій частині роботи досліджувались рухи в ізометричних умовах та повному круговому діапазоні змін напрямку вектору сили, а в другій вивчались реальні лінійні переміщення руки в операційному просторі в умовах змін напрямку дії тангенційного навантаження на кисть руки. Обидва рухові завдання, що лежали в основі наших експериментів, реалізувались в умовах зорового відстеження цільової задачі в так званому biofeedback-режимі (Zasada et al., 2020; Kostyukov et al., 2021); запропоновані в роботі експериментальні підходи є моделями реальної моторної активності людини.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота «Активация м'язів руки людини в умовах зорового відстеження базових

параметрів двосуглобових рухів» відповідає плану науково-дослідницької тематики відділу фізіології рухів Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України. Номер державної реєстрації 0107U005321.

Мета і завдання дослідження. В нашій роботі ставилася мета визначити особливості ЕМГ-активності та скорочення м'язів плечового поясу та плеча людини в умовах зорового відстеження зусиль руки та її положення в операційному просторі.

Для її досягнення було поставлено наступні завдання:

1. Визначити розподіл ЕМГ-активності м'язів в умовах повільних поворотів вектору сили постійної амплітуди, що розвиває рука при постійному розташуванні в горизонтальній площині, та встановити залежність такого розподілу від зміни напрямку руху (за/проти обертів годинникової стрілки).
2. Визначити особливості ЕМГ-активності, що супроводжують циклічні повороти вектору ізометричної сили, в залежності від зміни кутів у плечовому та ліктьовому суглобах.
3. Провести аналіз розподілу інтенсивності ЕМГ-активності м'язів в умовах поступальних змін ізометричного зусилля вздовж лінійних напрямків в режимі зорового відстеження силового компоненту.
4. Дослідити залежність характеристик ЕМГ у перебігу повільних зворотно-поступальних парафронтальних переміщень кисті руки від напрямку прикладеного зовнішнього навантаження.
5. Проаналізувати зміни ЕМГ-активності м'язів в залежності від відстані парафронтальних траєкторій руху відносно осі плечового суглоба випробуваного.

Об'єкт дослідження: ЕМГ-активність м'язів плеча та плечового поясу; просторові та силові характеристики довільних двосуглобових зусиль та рухів, що при цьому розвиваються, в умовах ізометричного та ізотонічного режимів скорочення м'язів.

Предмет дослідження: процеси та механізми центральної координації моторних команд, які надходять до м'язів плеча та плечового поясу під час двосуглобових зусиль та рухів в умовах ізометричного та ізотонічного режимів скорочення м'язів.

Методи дослідження. Дослідження були проведені на двадцяти восьми здорових добровольцях-чоловіках (вік від 19 до 45 років) із використанням методу поверхневої електроміографії та процедури біологічного зворотного зв'язку (режим візуального відстеження параметрів руху). Для статистичної оцінки результатів застосовували параметричні (двовибірковий t-критерій для залежних вибірок, ANOVA з повторними вимірами) та непараметричні (критерій знакових різниць Вілкоксона) методи аналізу. Математичне та комп'ютерне опрацювання результатів досліджень.

Наукова новизна одержаних результатів. Описані патерни ЕМГ-активності та центральної координації м'язів плечового поясу та плеча людини в умовах реалізації рукою людини повільних ізометричних зусиль в горизонтальній площині, та зворотно-поступальних парафронтальних переміщень в умовах постійного зовнішнього навантаження. Показано, що м'язи синергісти у перебігу

циклічних обертань вектору ізометричного зусилля переважно активуються у відповідних секторах операційного простору в межах яких виступають агоністами по відношенню до даного рухового завдання. При виконанні розгинальних ізометричних зусиль згиначі демонструють відносно більшу ступінь коактивації з розгиначами на фоні переважаючої активності останніх; в той же час, коактивація розгиначів на фоні переважної активації згиначів є менш помітною. Встановлено, що на відміну від реальних рухів зі значними змінами довжини м'язів, гістерезисні ефекти неоднозначності стаціонарного рівня ЕМГ-активності є менш передбачуваними, тобто не становлять сталий зв'язок з передісторією розвитку зусилля. Запропоновано новий метод кількісної оцінки прояву синергетичної взаємодії різних м'язових груп – мультиплікативний індекс синергії (MIS). Використання MIS відтворює у графічному вигляді характер змін синергетичної взаємодії різних м'язових груп при зміні рухових траєкторій. Встановлено, що ступінь прояву синергії м'язів залежить від відстані парафронтальних траєкторій до випробуваного. Для більш дистальних положень показано, що ефекти синергії змінюються в різних напрямках, збільшуючись в згиначах та зменшуючись в розгиначах.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані в роботі дані можуть сприяти адекватнішому розумінню процесів центральної координації м'язової активності верхньої кінцівки людини під час виконання довільних рухів в різних режимах роботи м'язів. Відповідно, напрацьовані методологічні підходи та результати експериментальних тестів можуть забезпечити відчутний практичний внесок у подальшу розробку та вибір реабілітаційних засобів в клініці захворювань опорно-рухового апарату; це може вдосконалити або доповнити програму відновлення рухової функції верхніх кінцівок і тим самим забезпечить підвищення ефективності лікування відповідного контингенту хворих.

Розробка методологічних підходів до вивчення ЕМГ-активності м'язів руки людини та напрацьовані підходи математичного моделювання та обробки відповідних моторних команд можуть бути використані в різних задачах ортопедичної і спортивної біоінженерії, моделювання структури і функції опорно-рухового апарату і проектування штучних протезів, а також дослідження біомеханіки в спорті для покращення спортивних результатів.

Особистий внесок здобувача. Дисертант самостійно виконав аналіз наукової літератури, провів експериментальне дослідження, обробив та проаналізував отримані результати, виклавши їх та провівши зіставлення з літературними даними. Здобувач приймав активну участь у розробці концепції розділів роботи, обговоренні та формулюванні висновків, що було проведено за участю наукового керівника.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертаційної роботи були представлені для обговорення на II Міжнародному симпозіумі «Molecular mechanisms of synaptic transmission regulation» (Київ, 6-9 жовтня 2012 р.), Міжнародній науковій конференції «Механізми функціонування фізіологічних систем» (Львів, 15-17 жовтня 2014 р.), XIX з'їзді Українського фізіологічного товариства ім. П.Г.Костюка з міжнародною участю (Львів, 24-26 травня 2015 р.),

XX з'їзді Українського фізіологічного товариства ім. П.Г.Костюка з міжнародною участю (Київ, 27-30 травня 2019).

Публікації. Матеріали дисертації викладені у 12 наукових публікаціях, з них 7 статей у наукових спеціалізованих виданнях, що затверджені МОН України, та 5 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 156 сторінках. Загальний обсяг роботи становить 199 сторінки. Робота містить 6 таблиць та 30 рисунків. Перелік використаної літератури включає 371 найменування.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

В першому розділі дисертації представлений детальний огляд наукової літератури стосовно механізмів коактивації м'язів, синергії м'язового скорочення, найбільш розповсюджених теорій моторного контролю та феномену гістерезису. Розділ поділяється на три головні частини. В першій частині розглядаються функції та механізми коактивації м'язів. Явище коактивації м'язів-антагоністів обговорюється з огляду на його наслідки для механіки рухів (наприклад, збільшення видимої жорсткості суглобів, сприяння швидким рухам та вплив на стабільність руху), наслідки для оптимізації рухів та залучення різних нейрофізіологічних структур. Ефекти коактивації на стабільність руху неоднозначні і залежать від ефектора, що представляє собою кінематичний ланцюг із фіксованим або вільним початком. Крім того, коактивація обговорюється в рамках гіпотези рівноважної точки та ідеї ієрархічного контролю з просторовими опорними координатами. Друга частина описує таке явище, як синергія м'язового скорочення. Синергію м'язів можна охарактеризувати як синхронну активацію певної групи м'язів (не обов'язково синергістів у вузькому сенсі терміну), що в кінцевому рахунку сприяє реалізації конкретного руху. Синергія може розглядатися як зменшення розмірності з умовного виходу (електрична відповідь моторних одиниць) на умовний вхід (сигналізація вищих нервових центрів) для відслідковування ступенів свободи в межах моторного контролю. Також у другій частині представлений огляд основних теорій моторного контролю. Увага сфокусована на таких моментах як гіпотеза рівноважної точки, гіпотеза неконтрольованого різноманіття та їх зв'язок з концепцією синергії. Розглянуті два погляди на етапи моторного навчання: схема ієрархічного контролю Бернштейна та принцип моторної надмірності. Третя частина присвячена деяким аспектам нелінійних властивостей системи рухового контролю. Тут розглядається модуляція фузімоторного контролю м'язів-антагоністів та її вплив в кінцевому підсумку на жорсткість кінцівок під час руху. Описується явище тиксотропії інтрафузальних волокон – властивості останніх змінювати пасивну жорсткість під час повернення до середньої довжини. Феномен гістерезису розглядається як

приклад нелінійних властивостей не тільки м'язового скорочення, а і функціонування всієї системи рухового контролю.

МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ

ЕМГ відводили за допомогою поверхневих біполярних клейких електродів («Viorac System EL 503», США та «Skintact F-301», Австрія) із застосуванням стандартних деталей методики (Konrad, 2006). Відстань між електродами складала 2,0 см. Реєстрували активність восьми м'язів плеча та плечового поясу: *m. brachioradialis* (*Br*, згинач ліктьового суглоба), *m. biceps brachii caput breve* (*BBcb*, двосуглобовий згинач плечового та ліктьового суглобів), *m. biceps brachii caput longum* (*BB cl*, згинач ліктьового суглоба), *m. triceps brachii caput laterale* (*TBclat*, розгинач ліктьового суглоба), *m. triceps brachii caput longum* (*TBcl*, двосуглобовий розгинач плечового та ліктьового суглобів), *m. pectoralis major* (*Pm*, згинач плечового суглоба), *m. deltoideus pars clavicularis* (*Dpc*, згинач плечового суглоба), *m. deltoideus pars scapularis* (*Dps*, розгинач плечового суглоба). Сигнали реєстрували з використанням аналого-цифрових перетворювачів PCI 6071E і 6023E («National Instruments», США) з частотою дискретизації $2 \cdot 10^3 \text{ c}^{-1}$. Частотний діапазон підсилювачів відповідав 0,1–1000 Гц. Аналіз сигналів базувався на програмному забезпеченні LabVIEW 6 та 7 (National Instruments, США). Сигнали ЕМГ піддавались фільтрації високих частот (фільтр Баттерворта четвертого порядку з частотою відсікання 20 Гц), повнохвильовому випрямленню та фільтрації низьких частот (фільтр Баттерворта четвертого порядку з частотою відсікання 5 Гц). Сигнали механограми також піддавалися фільтрації зі згаданими вище параметрами. Після попередньої обробки сигнали ЕМГ усереднювали по десяти реалізаціях однакового завдання та нормували (%) щодо їхніх усереднених значень, зафіксованих під час максимального довільного зусилля (MVC) відповідних м'язів та прийнятих за 100 %. Щоб отримати максимальну амплітуду ЕМГ, випробуваному пропонували з максимальною силою реалізувати спочатку згинальне ізометричне зусилля «до себе», а потім розгинальне «від себе». Це дозволило отримати максимальну ЕМГ-активність для м'язів-згиначів та розгиначів, відповідно. Дану процедуру проводили після виконання основних моторних завдань. Перед виконанням основних завдань реєстрували фонову ЕМГ у стані спокою; для цього випробуваному пропонували протягом 10 с не рухатися і повністю розслабити м'язи плеча та плечового поясу. Всі off-line обчислення та статистичний аналіз експериментальних даних проводили із використанням відповідних програмних засобів Origin 8.5 (OriginLab Corporation, США) та SPSS 17.0 («IBM Business Analytics», США). Зміни оброблених ЕМГ-сигналів розглядалися як корелят інтенсивності ЦМК, що надходять до м'язів плечового поясу та плеча у конкретному силовому тесті.

У дослідженні циклічних ізометричних зусиль руки людини у горизонтальній площині брало участь вісімнадцять добровольців чоловічої статі віком від 19 до 45 років. Всі вони були правшами без яких-небудь порушень функцій скелетно-м'язового апарату та неврологічних захворювань; перед проведенням

експериментів вони мали змогу ознайомитись із установкою і потренуватись у виконанні типових завдань. Амплітуду і напрямок зусилля реєстрували за допомогою спеціально сконструйованого двомірного динамометра. Механічна частина останнього складалася з вертикальної металевої консолі, фіксованої на нерухомій платформі (рис. 1, В). До верхнього зрізу консолі кріпилося згадане вище руків'я. Консоль була виготовлена зі сталюого циліндричного стрижня діаметром 20 мм. Поблизу місця фіксації консолі до платформи на двох сусідніх відрізках стрижня довжиною 20 мм кожний та проміжком між ними 5 мм за допомогою фрезування з обох боків були зроблені симетричні вибірки у взаємно перпендикулярних напрямках. На площинах виборок з обох боків були наклеєні напівпровідникові тензорезистори. Це дозволяло вимірювати два взаємно перпендикулярних вектори сили, що прикладалися до руків'я на кінці консолі (рис. 1, Б). Було забезпечено можливість такої регуляції положення тіла і руки випробуваного щодо верхнього торця динамометричної консолі, щоб рука знаходилась у горизонтальній площині (використовувалося спеціальне крісло зі змінною висотою сидіння).

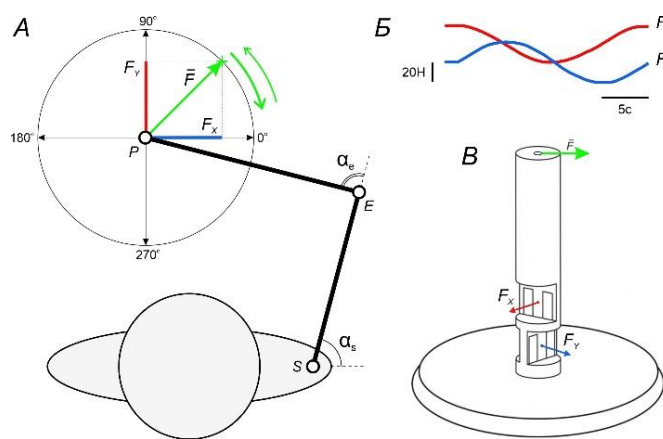


Рис. 1. Візуальне відстеження руху вектору зусилля та схема двомірного динамометра.

А - схематичне зображення цільової траєкторії з проєкціями вектору зусилля \vec{F} на координатні осі (F_x , F_y) та конфігурація руки випробуваного під час експерименту з відповідними зовнішніми кутами α_s і α_e у плечовому (S) та ліктьовому (E) суглобах; P – точка прикладення зусилля кистю руки. Б – приклад часового перебігу зусилля за один повний оберт його вектору по колу. В - схема двомірного динамометра. 20 Н – цільовий рівень зусилля (позначено зеленим хрестиком на А).

зусилля кистю руки. Б – приклад часового перебігу зусилля за один повний оберт його вектору по колу. В - схема двомірного динамометра. 20 Н – цільовий рівень зусилля (позначено зеленим хрестиком на А).

Напрямки деформації динамометричної консолі розташовувалися щодо випробуваного у парасагітальній та парафронтальній площинах. Просторові переміщення руків'я при реалізації використаних тест-зусиль не перевищували 2.0 мм. Рука випробуваного вище ліктьового суглоба підвішувалася за допомогою тросу та лямки до стелі, що мало нівелювати дію сили тяжіння на кінцівку. Спеціальна лонгета м'яко фіксувала та знерухомлювала зап'ястковий суглоб. Сигнали датчиків вводилися в один з двох персональних комп'ютерів, який реєстрував рівень зусилля та сигнали ЕМГ досліджуваних м'язів. З використанням другого комп'ютера візуально відображалися амплітуда та напрямок цільового зусилля (у вигляді світлової точки на моніторі), яке був повинен генерувати випробуваний. При цьому останньому необхідно було намагатися максимально точно відслідковувати положення маркера цільової траєкторії шляхом переміщення другого маркера, положення якого визначалося створюваним

зусиллям (див. рис. 1, А; позначено зеленим хрестиком); останнє вимірювалося тензометричним пристроєм (рис. 1, В). Дана група експериментів складалась з п'яти блоків. У перших трьох конфігурація кінцівки не змінювалась: кут у плечовому суглобі (зовнішній відносно фронтальної площини) становив 75°, а кут у ліктьовому (між осями плеча та передпліччя) – 90° (α_s і α_e на рис. 1, А відповідно). Заданий рівень цільового зусилля у 1, 2, 4 та 5 блоках був однаковим і складав 20 Н. Еталонною траєкторією, по якій рухався маркер-курсор, було коло (блоки 1, 2, 4, 5).

У першому блоці випробуваний повинен був відслідковувати траєкторію тестового сигналу переміщенням маркера, який рівномірно рухався на екрані монітора по колу в одному напрямку – за ходом годинниковою стрілкою (рис. 1, А).

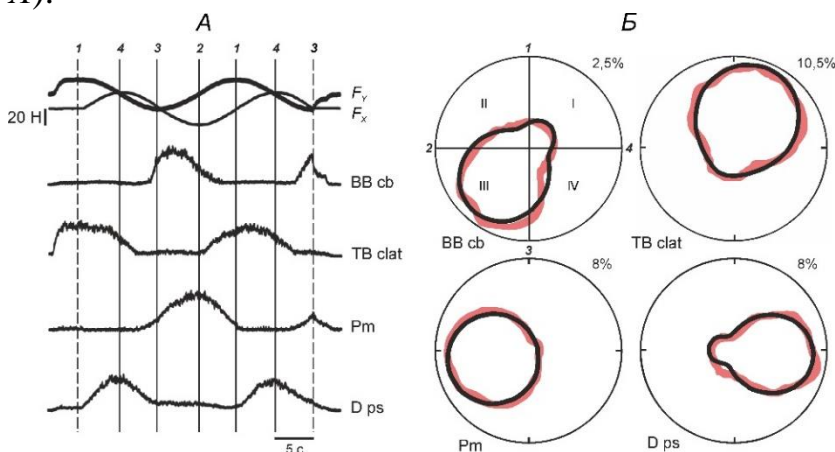


Рис. 2. Кількісна оцінка зміни ЕМГ-активності м'язів в полярних координатах.

А - усереднені записи часового перебігу зусилля та відповідні ЕМГ, що відводилися від чотирьох м'язів. Вертикальними лініями (1–4) позначені проєкції вектору зусилля на

координатні осі при відтворенні цільової траєкторії. Б – представлення усереднених та згладжених електроміограм двох м'язів-згиначів (BB cb, Pm) і двох розгиначів (TB clat, D ps) в полярних координатах до застосування методу випрямлення (криві червоного кольору) та після цього (криві чорного кольору). Праворуч над графіками вказано, яку частку у % займає амплітуда ЕМГ м'язів порівняно з амплітудою ЕМГ при максимальних зусиллях, що розвиває випробуваний в ізометричних умовах. Римськими цифрами (I–IV) позначені сектори полярного кола.

Другий блок складався з двох завдань – обходу вектора зусилля вздовж кола годографа у протилежних напрямках – за ходом годинникової стрілки та проти нього. В перших двох блоках для коректнішого представлення результатів в полярних координатах і подальших кількісних оцінок площі ЕМГ-сигналів застосовували процедуру нелінійної регресії: $y = R + A \cos\left(\frac{(x-x_0)\pi}{180}\right) + B \cos\left(\frac{2(x-x_0)\pi}{180}\right)$, де R – середнє значення ЕМГ у відсотках; x_0 – початковий кут повороту кривої у градусах; A і B – параметри рівняння регресії у відсотках; x – кут розвитку зусилля у градусах; y – апроксимована амплітуда ЕМГ у відсотках. (рис. 2, Б). Для точнішого визначення ділянки найбільшої активності для кожного м'яза розраховували відношення його загальної ЕМГ-активності до такої у кожному з чотирьох секторів кола як операційного простору (рис. 2, Б, I–IV).

У третьому блоці тестовані реалізовували чотири моторні завдання. В кожному з них випробуваний повинен був почергово створювати зусилля в двох

протилежних напрямках (рис. 3), відслідковуючи при цьому рух маркера-курсора вздовж лінійної траєкторії. Еталонний силовий сигнал складався з двох подвійних трапецій (рис. 3, Б, 1). Верхній рівень цих трапецій дорівнював 30 Н, а проміжний – 15 Н. Використовували такі напрямки ізометричних тест-зусиль щодо прийнятої координатної системи: 75–255, 130–310, 165–345 та 210–30 град (рис. 3, А). Вірогідні явища гістерезису кількісно оцінювали порівнянням середніх рівнів ЕМГ у перебігу стаціонарних проміжних фаз розвитку зусилля (рис. 3, Б, 2, чорні стрілки)

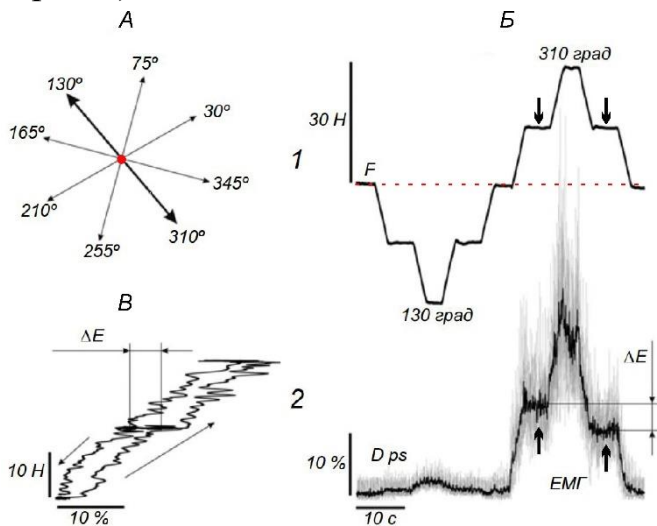


Рис. 3. Оцінка ЕМГ-активності м'яза у перебігу розвитку зусилля в двох протилежних напрямках.

А - набір напрямків генерації зусиль у різних тестах. Тест-зусилля розвивалися послідовно в двох протилежних напрямках. Б - силова траєкторія розвитку зусилля (1) і ЕМГ (2), відведена від *m. deltoideus pars scapularis* (*D ps*) при послідовних розвиненнях зусиль у напрямках 130 та 310 град (виділено товстими стрілками на А). Сірі лінії – накладання

поодиноких ЕМГ в окремих десяти спробах, чорна лінія – результат усереднення цих ЕМГ. Чорними стрілками позначена відповідність рівнів ЕМГ щодо проміжних стаціонарних рівнів зусилля; червоним кольором позначений нульовий рівень зусилля. В – графічне зображення петлі гістерезису (рівень ЕМГ – амплітуда зусилля) для м'яза *D ps* за даними прикладу Б, 2; стрілками вказані напрямки розвитку зусилля. ΔE – різниця між середніми рівнями ЕМГ у перебігу стаціонарних проміжних фаз розвитку зусилля.

Четвертий блок включав в себе реалізації п'яťох однакових моторних завдань. Кожному завданню відповідала певна конфігурація руки випробуваного з такими значеннями зовнішніх кутів у плечовому та ліктьовому суглобах: 70 і 75, 70 і 55, 70 і 95, 50 і 75 та 90 і 75 град. Одна спроба складалась із двох послідовних моторних завдань, які розрізнялися лише за напрямком руху маркера-курсора – за ходом годинникової стрілки та проти нього. У п'яťому блоці була використана конфігурація верхньої кінцівки випробуваного з наступними значеннями зовнішніх кутів у плечових та ліктьових суглобах: 35 і 48, 37 і 100, 38 і 70, 43 і 88, 50 і 76, 58 і 60, 68 і 70, 69 і 40 та 95 і 48 град.

Дослідження рухів правої руки людини вздовж парафронтальних траєкторій проводили на десяти добровольцях чоловічої статі віком від 23 до 29 років. В рамках даної експериментальної групи випробуваний сидів перед столом на стільці з регульованою висотою сидіння і стискав руків'я правою кистю, яка розміщувалась на рухомій каретці; відстань між плечовим суглобом і поверхнею столу було відрегульовано в оптимальному положенні для горизонтального

розміщення всієї руки. Остання додатково підтримувалася в області ліктя спеціальним ременем, обмотаним навколо руки і підвішеним до стелі кімнати за допомогою троса. Рухома каретка включала в себе систему кулькових підшипників; траєкторія руху була обмежена з обох боків паралельними металевими стрижнями (рис. 4, А). Потенціометричний датчик був призначений для точного позиціонування руки випробуваного на рухомій каретці; позиційний сигнал також використовувався для візуального відстеження команди, що відтворює цільову траєкторію руху на екрані монітора. Дві вільні ваги, що рухаються вертикально, відтворювали протилежно спрямовані рівні горизонтальні сили F_r або F_l за допомогою відповідних систем тросів та шківів; сили прикладалися до каретки послідовно з правого (F_r) і лівого (F_l) боків, забезпечуючи тим самим постійне зовнішнє навантаження, що діє на руку під час реалізації руху (рис. 4, А). У цій групі експериментів було використано два комп'ютери – один для візуального відстеження, а інший – для запису даних. Фактичний рух руки відображався у реальному часі світлим маркером-курсором на екрані монітора; експериментальне завдання полягало в забезпеченні співпадіння цього маркера з другим, переміщення якого відповідало необхідній траєкторії руху.

Друга група експериментів складалась з двох блоків. У першому блоці тестові рухи здійснювались вздовж парафронтальної лінії, розташованої на відстані 0,37 м від фронтальної площини, що проходить через плечовий суглоб. Лівий та правий кінці лінії (А і В) розміщувались на відстанях 0,4 та 0,44 м відповідно від проекції осі плечового суглоба на траєкторію руху. Стандартний тест відповідав повільному рівномірному переміщенню з А до В, 3-секундному перебуванню на В та аналогічному зворотному руху від В до А; швидкість руху становила 4 см/с. Випробування повторювали 10 разів із навантаженням F_r , що діяло в напрямку А-В. Потім напрямок навантаження змінювався на протилежний (F_l), і тест знову повторювали 10 разів. У другому блоці три траєкторії руху були визначені парафронтальними лініями (рис. 4, А) із приблизними відстанями 0,27 (I), 0,47 (II) та 0,57 м (III) від фронтальної площини, що проходить через обидва плечові суглоби випробуваного. На траєкторіях межі руху (X_1 та X_2) розміщувались зліва та праворуч від точки 0, що збігалось з проекцією осі плечового суглоба на траєкторію руху. Траєкторії $X_I(t)$, $X_{II}(t)$ і $X_{III}(t)$ (рис. 4, Б) складалися з повільних рівномірних рухів від точки X_1 до точки X_2 зі швидкістю 4 см/с та зупинки на 3 с у положенні X_2 , з подальшим поверненням до X_1 з такою ж швидкістю, як і в першій фазі руху. Тестові рухи починалися під дією навантаження F_r праворуч і повторювалися 10 разів з інтервалами у 2 хвилини між тестами; потім напрямок навантаження змінювався на протилежний, F_l , і ті самі рухи повторювалися знову 10 разів. Згодом та ж експериментальна програма була застосована до траєкторій II та III; періоди відпочинку між трьома групами спроб складали біля 5 хв. Середні рівні ЕМГ визначали за допомогою стандартної процедури інтеграції за формулою: $\bar{E}_i = \frac{1}{T} \int_0^T E_i(t) dt$, де $E_i(t)$ - поточна інтенсивність ЕМГ в i -му м'язі, а T - тривалість тесту.

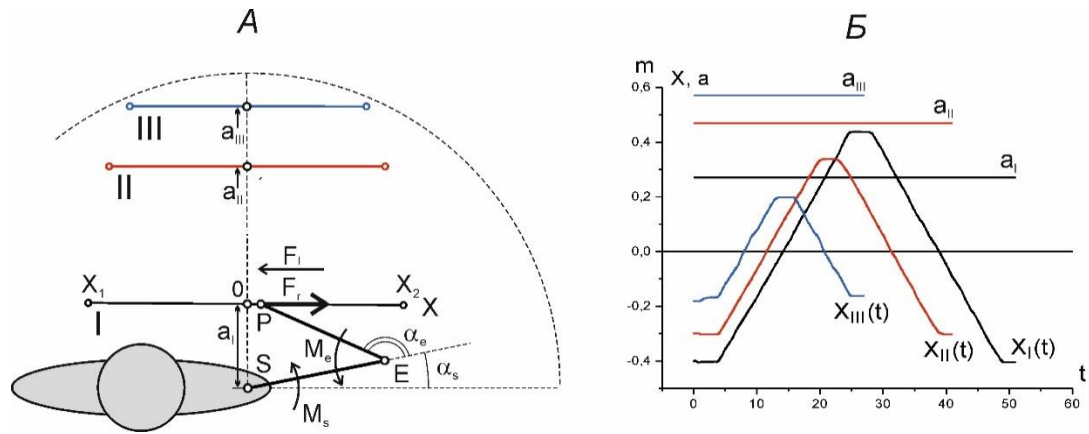


Рис. 4. Положення траєкторій руху в робочому просторі.

А - загальна схема тестових рухів. Б - записи поодиноких рухових тестів у реальному експерименті. Позначення: I, II, III - проксимальні, проміжні та дистальні траєкторії; X_1 та X_2 - точки, що обмежують тестові рухи; S і E - осі плечового і ліктьового суглобів; P - кінцева точка, тобто точка прикладання сили до кисті; F_r і F_l - зовнішні сили, прикладені до руки відповідно в напрямку вправо/вліво; α_s і α_e - кути у плечовому і ліктьовому суглобах; M_s і M_e - моменти сили щодо відповідних суглобів. Нульові координати рухових траєкторій збігаються з відповідними проекціями осі плечового суглоба на ці траєкторії.

Нормалізацію петель ЕМГ проводили щодо наступних середніх значень: $\bar{E}_i^{(\Sigma)} = \frac{1}{3} \sum_j \bar{E}_i^{(j)}$, де ($j = I, II, III$) визначається попереднім рівнянням для визначення середнього рівня ЕМГ для i -го м'яза в кожному з тестових рухів (I – III). Ступінь синергетичної взаємодії м'язів кількісно визначали за допомогою мультиплікаційного індексу синергії або MIS: $MIS_{i,k}(t) = E_i \times E_k = \frac{E_i(t) \cdot E_k(t)}{\bar{E}_i^{(\Sigma)} \cdot \bar{E}_k^{(\Sigma)}}$, що являє собою добуток відповідних нормованих усереднених записів ЕМГ в i - і k -му м'язах.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Патерни ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча при створенні кистю руки ізометричного зусилля з циклічною зміною його напрямку. Виконання тестових завдань призводило до ізометричного скорочення всіх м'язів верхньої кінцівки кожного випробуваного. При цьому ЕМГ восьми м'язів розрізнялася, чому відповідає розташовування цих ЕМГ у різних секторах полярних координат. Відповідно переважному розташуванню апроксимованих ЕМГ в одному із секторів операційного простору оцінювали домінування активності м'язів у одному з напрямків (рис. 2, Б). Спрямування секторів переважної активності для згиначів ліктьового суглоба, двосуглобових згиначів і згиначів плеча збігалось з орієнтацією генерованого зусилля у бік згинання передпліччя. Така сама тенденція спостерігалась і у групі розгиначів. Створення зусиль, які забезпечувалися спробами згинання в обох суглобах, в основному було пов'язано з активацією згиначів (Br, VB cb, VB cl, Pm), тоді як активність розгиначів (TB cl, TB clat, D ps) за таких умов була малопомітною. Для точнішого

визначення ділянки переважної активності для кожного м'яза розраховували відношення його загальної ЕМГ-активності до такої у кожному з чотирьох секторів операційного простору. Як виявилось, активація досліджуваних м'язів у різних випробуваних у цих експериментальних умовах була дещо відмінною, але загалом її патерн був відносно стереотипним. Наприклад, для перших двох випробуваних згиначі проявляли свою активність переважно у секторі III операційного простору (напрямок вектору зусилля $180-270^\circ$). Виняток становила активність ВВ с1 у одного з випробуваних. Суттєвий внесок у генерацію як згинальних, так і розгинальних ізометричних зусиль забезпечувався згиначем ліктьового суглоба Вr, на що вказує досить широкий сектор його активності у двох випробуваних. Таким чином, можна стверджувати, що згаданий м'яз проявляв високий рівень коактивації в умовах створення зусиль у напрямку розгинання ліктьового суглоба. Дещо складніше здійснювалася реалізація розгинальних зусиль. Слід відзначити, що сектори активності розгиначів мали більш вибіркового характеру, ніж такі для згиначів. У останньому разі зусилля створювалося за рахунок підвищення активності розгиначів ліктьового суглоба (ТВ с1а, ТВ с1) у секторі I ($0-90^\circ$) та плеча (D рс, D ps) – у секторі IV ($270-0^\circ$). Така генерація, проте, супроводжувалася досить помітною коактивацією згиначів (Вr, ВВ с1). Були також наявні індивідуальні відмінності; у одного випробуваного основна активність D рс спостерігалася у секторі I, а у іншого – у секторі II ($90-180^\circ$). Також помітною була різниця в активації D ps; якщо для одного з випробуваних максимум її активності приходився на I сектор, то для другого вона збільшувалася у IV. З використанням методу One-Way ANOVA порівнювали амплітуди ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча у різних секторах для всіх випробуваних. Статистичний аналіз показав наявність вірогідної різниці між амплітудами ЕМГ-активності згиначів (ВВ сb, ВВ с1, Pm) у секторах II та III. Досягнувши максимуму своєї амплітуди у секторі III, ЕМГ-активність цих м'язів суттєво зменшувалася у IV секторі.

Як відмічалось раніше, досить вираженою була ЕМГ згинача ліктьового суглоба Вr, на що вказує відсутність вірогідних змін у його активності в умовах створення як згинальних, так і розгинальних зусиль ($p > 0,05$). Незначна амплітуда ЕМГ згиначів у секторах I та IV (ділянки переважної активності розгиначів) вказує на ознаки коактивації обох груп м'язів. При створенні розгинальних зусиль розгиначі плечового поясу та плеча для всіх випробуваних генерували ЕМГ-активність переважно у секторі I. Незважаючи на те, що переважними напрямками активності розгиначів є I та IV сектори, спостерігалася істотна різниця між амплітудами ЕМГ у межах окремих секторів. З переходом у сектори II та III реалізації зусиль амплітуда ЕМГ-сигналів розгиначів суттєво зменшувалася, про що свідчить наявність статистично вірогідної різниці при порівнянні ЕМГ останніх в I та IV секторах. Варто зауважити, що при створенні згинальних зусиль рівень коактивації розгиначів був значно меншим порівняно із таким у згиначів.

Порівняльний аналіз патернів ЕМГ-активності м'язів руки людини в умовах циклічних поворотів вектору зусилля у протилежних напрямках.

Графіки в полярних координатах на рис. 5 ілюструють нормовані ЕМГ у одного з випробуваних для двох протилежних напрямків генерації зусилля – за ходом годинниковою стрілки та проти нього.

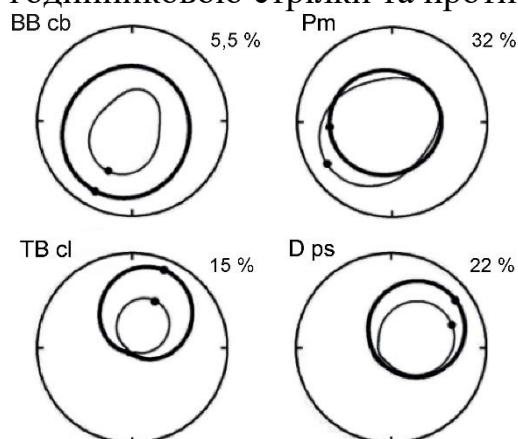


Рис. 5. Порівняння ЕМГ-активності для двох протилежних напрямків обертання вектору зусилля на прикладі одного з випробуваних.

У полярних координатах представлено величини усередненої нормованої ЕМГ. Напрямок обертання вектору зусилля: тонка лінія – за годинниковою стрілкою; товста лінія – проти годинникової стрілки.

Порівняння носить описово-демонстративний характер та відображає типове для більшості випробуваних співвідношення площ ЕМГ для протилежних напрямків обертання вектору зусилля. Для семи м'язів (Br, BB cb, BB cl, TB clat, TB cl, D ps та D ps) ЕМГ при обертанні проти годинникової стрілки більша за амплітудою (а, отже, і за площею) за таку при протилежному напрямку. Кардинально інший результат спостерігався у згинача Pm, площа ЕМГ якого при обертанні проти годинникової стрілки була меншою. Для згиначів BB cb, BB cl та Pm була чітко вираженою максимальна амплітуда ЕМГ обох напрямків в секторі III кола, а для розгиначів TB clat, TB cl, D ps, D ps – переважно в секторі I, окрім ЕМГ D ps при обертанні за годинниковою стрілкою, максимальне значення амплітуди якої спостерігалось в II секторі. Кожна окрема ділянка ЕМГ, яка окреслена одним з 4-х секторів операційного кола, була пронормована щодо загальної площі цієї ЕМГ. Нормування проводили для всіх м'язів двох протилежних напрямків обертання вектору зусилля. Всі значення площ ЕМГ в кожному з 4-х секторів були усереднені для 11 випробуваних і для кожного м'яза та порівняні зі змінами при різних напрямках обертання вектору зусилля. Максимальна площа ЕМГ Br відповідала сектору IV операційного кола. BB cb і BB cl мали максимальну площу у секторі III. Pm виявляв свою максимальну активність також у III секторі. Максимальна площа секторальних ЕМГ для двох напрямків вектору зусилля у TB clat і TB cl спостерігалась у першому секторі. Ситуація для D ps виявилась неоднозначною: максимальна площа ЕМГ при обертанні за годинниковою стрілкою відповідала першому сектору, а при такому проти годинникової стрілки – другому.

Результати застосування статистичного критерію Вілкоксона показали наявність вірогідної різниці між площами ЕМГ різного напрямку вектору зусилля, а саме для трьох м'язів-згиначів (Br, BB cb, BB cl) та одного розгинача (D ps). У цьому разі ЕМГ при ротації проти годинникової стрілки значно переважала за амплітудою ЕМГ при протилежному напрямку обертання вектору зусилля. Для інших чотирьох м'язів, а саме одного згинача (Pm) та трьох розгиначів (TB clat, TB cl, D ps), різниця між площами ЕМГ при протилежних напрямках ротації вектору зусилля не була статистично вірогідною, хоча площа ЕМГ у майже всіх

досліджуваних м'язів при обертанні проти годинникової стрілки переважала у більшості випробуваних (за виключенням односуглобового згинача плеча – Pm). Середнє значення різниці становило 2,2 %, що вказує на тенденції зменшення площі ЕМГ при ротації проти годинникової стрілки відносно такої при протилежному напрямку.

ЕМГ при ротації напрямку вектору зусилля проти годинникової стрілки у переважній більшості випадків мали незначні відхилення від таких при обертанні за годинниковою стрілкою. Для кількісного аналізу рівня відхилення значень кутів максимальних амплітуд ЕМГ при двох протилежних напрямках було використано парний t-критерій Стьюдента. Статистичний аналіз показав вірогідність різниці між середніми значеннями кутів для двох згиначів (Pm та BB cb). ЕМГ-активність досліджуваних м'язів у різних випробуваних була дещо відмінною, але в цілому її патерн був відносно стереотипним.

Слід відзначити, що сектори активності розгиначів мали більш вибірковий характер, ніж такі у згиначів. Відповідні зусилля створювалися внаслідок підвищення активності розгиначів ліктьового та плечового суглобів (TB clat, TB cl, D ps) у секторі I ($0^\circ - 90^\circ$) та плеча (D ps) – у секторах I та II ($0^\circ - 180^\circ$). Подібна активність, проте, супроводжувалася досить помітною коактивацією згиначів (Br, BB cl, BB cb), зокрема у секторі I. Найбільшу варіабельність значень кутів для протилежних напрямків обертання вектору зусилля була характерна для двосуглобового згинача BB cb та згинача плеча Pm. Найменшу різницю у зміщенні значень кутів продемонстрував двосуглобовий розгинач TB cl.

Гістерезисні властивості ЕМГ-активності м'язів плечового поясу і плеча при розвитку ізометричних зусиль різного напрямку. Найбільша активність згиначів під час розвитку ізометричного зусилля в напрямку лівої половини операційного простору була цілком прогнозованою. Розгиначі демонстрували значно більшу активність, коли випробувані створювали зусилля, орієнтовані в праву половину. Активність згиначів Br, BB cb, BB cl та Pm при розвитку зусилля в напрямку 255 град (тобто саме в напрямку правої половини) була значно більшою, ніж та, що спостерігалася при протилежному напрямку (75 град). У той же час патерн активності розгиначів TB clat, TB cl, D ps та D ps демонстрував протилежні закономірності. У тих випадках, коли досліджувані м'язи мали виступати у ролі антагоністів (наприклад, Br і BB cl при розвитку зусилля в напрямку 75 град), могла спостерігатися деяка коактивація антагоністів. Прояви гістерезисних властивостей ЕМГ-активності м'язів за реалізації різних завдань були неідентичними. Характер гістерезисних властивостей ЕМГ-активності залежав від режиму функціонування м'яза (від того, працював він у даному тесті як агоніст або антагоніст) (рис. 6). Так, на фрагменті А рис. 6 наведено приклад ЕМГ-активності TB clat. Дана активність не демонструвала вираженого гістерезису в жодному з режимів роботи. При цьому спостерігалася помітна коактивація зазначеного м'яза, коли він був задіяний як антагоніст (напрямок генерації зусилля 210 град). Треба зауважити, що такий тип активації м'яза під час розвитку зусилля послідовно в протилежних напрямках був найбільш поширеним.

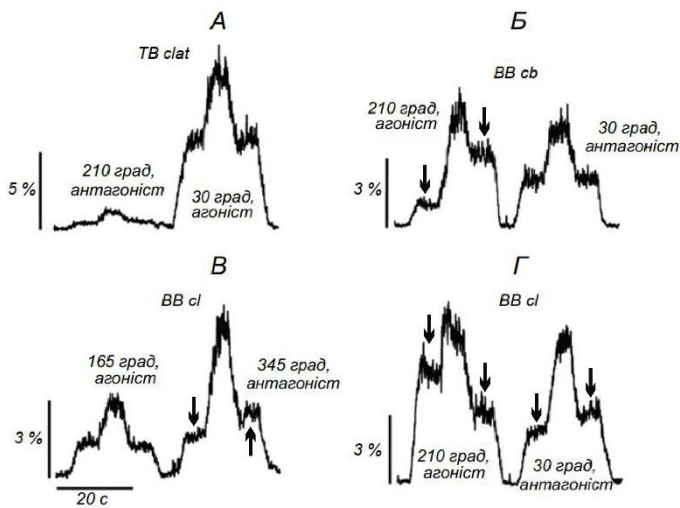


Рис. 6. Приклади різних типів гістерезисних властивостей ЕМГ-активності м'язів (А–Г) при протилежних змінах напрямку зусилля.

Біля кожного запису вказані напрямки, в якому розвивалися зусилля, і функція м'яза як агоніста або антагоніста щодо даного напрямку. Чорними стрілками вказані вірогідні прояви гістерезису.

Частими були й випадки, коли ЕМГ-активність м'яза демонструвала яскраво виражений гістерезис лише у разі функціонування м'яза в режимі агоніста, тобто при його безпосередньої участі у створенні зусилля заданого напрямку. Такий приклад наведено на рис. 6, Б. Тут активність ВВ сb демонструвала потужний гістерезис лише тоді, коли цей м'яз працював у режимі агоніста, при напрямку зусилля 210 град. Рівень ЕМГ даного м'яза в разі його коактивації в режимі антагоніста (напрямок зусилля 30 град) був цілком співставним з таким, коли м'яз діяв у режимі агоніста. Варто відзначити, що звичайно рівень ЕМГ у режимі антагоністичної коактивації був не дуже високим, і це не давало можливості з достатньою вірогідністю розрізнити можливі прояви гістерезису на тлі звичайних досить значних флуктуацій рівня ЕМГ. Також досить часто активність м'яза демонструвала феномен гістерезису в обох випадках, коли цей м'яз працював і як агоніст, і як антагоніст. Такий приклад наведено на рис. 6, Г. Тут рівні ЕМГ ВВ сl були цілком співставними у разі обох протилежних режимів роботи (напрямки 210 та 30 град), причому вірогідні прояви гістерезису спостерігалися також в обох режимах. При наявності вірогідних проявів гістерезису рівень активації м'яза був більшим саме на низхідній ділянці траєкторії (рис. 6, Б). Дані особливості визначали спрямованість петель гістерезису залежності величина зусилля–амплітуда ЕМГ. М'яз Вr найбільш потужні прояви гістерезису демонстрував під час розвитку зусилля в напрямку 310 град ; у даному разі в усіх учасників тестів виявлялася статистично значуща різниця рівнів ЕМГ на проміжних стаціонарних рівнях трапецієподібних силових траєкторій. М'яз ВВ сb демонстрував вірогідні прояви гістерезису в усіх тестованих в умовах генерації зусилля в напрямку 255 град , коли м'яз функціонував як агоніст. Досить часто гістерезис реєструвався при протилежних напрямках розвитку зусилля (30 і 75 град, по три тестованих). У м'яза ВВ сl найбільш чіткий прояв гістерезису було зареєстровано у випадку створення зусилля в напрямках 345 град (усі тестовані; рис. 6, В) та 210 і 30 град (по три учасники; рис. 6, В). ЕМГ-активність Рm під час тестів практично не виявляла гістерезисних властивостей. Аналіз отриманих результатів засвідчив, що розгиначі ліктя ТВ clat і ТВ cl демонстрували найбільш помітні гістерезисні властивості своєї

активності.

Орієнтація петлі гістерезису є однією з найважливіших характеристик цього явища. Випадками орієнтації за ходом годинникової стрілки вважалися такі, коли рівень активності ЕМГ на першому проміжному рівні трапецієподібної траєкторії був меншим за такий на другому; орієнтацією проти ходу годинникової стрілки вважалася така, коли різниці між рівнями ЕМГ-активності на другому і першому проміжних рівнях траєкторії були від'ємними.

Загалом в експериментах у чотирьох людей було оцінено 256 ЕМГ-реєстрацій, відведених від восьми м'язів при розвитку зусиль у восьми напрямках. У даній загальній вибірці вірогідні прояви гістерезису були виявлені в 118 випадках (46 %). При цьому в переважній більшості випадків спостерігався гістерезис, петля якого була орієнтована за ходом годинникової стрілки (107 випадків, або 91 %). Лише в 11 випадках (9 %) відмічалася петля гістерезису, орієнтована проти ходу годинникової стрілки. Найбільш часто (шість разів) остання спостерігалась у першого випробуваного, в трьох випадках – у третього учасника і лише в одному – у другого і четвертого. Найбільш часто (три випадки) така властивість реєструвалася в активності м'яза *TB clat* (ЕМГ тільки цього м'яза демонструвала істотну петлю гістерезису з перебігом проти ходу годинникової стрілки).

Синергія та гістерезис центральних команд, адресованих до м'язів, що забезпечують рухи верхньої кінцівки у парафронтальній площині. Гістерезис ЕМГ-активності був добре помітним як у плечових, так і в ліктьових м'язах; водночас параметри форми та амплітуди відповідних петель гістерезису помітно змінювалися під час зсувів траєкторій руху: I → II → III вздовж сагітального напрямку (рис. 7). У тестах з рухами із застосуванням сили правого спрямування (F_r) відбувалася переважна активація згиначів як ліктя так і плеча, тоді як розгиначі або були повністю пасивними або демонстрували слабку коактивацію (з меншими амплітудами ЕМГ). На відміну від цього, при застосуванні сили лівого спрямування (F_l) активувались переважно розгиначі, тоді як згиначі залишалися пасивними. Під дією сил F_l спостерігалася досить сильна коактивація *B_r* та *B_l* при тестових рухах, що проходять найбільш близько до тулуба (траєкторія I). Однак коактивація майже зникла при переходах до більш дистальних траєкторій II і III. Подібне добре виражене відхилення можна було виявити у реакціях плечового м'яза *D pc*; більш того, у дистальних траєкторіях II та III ЕМГ-сигналів цього м'яза під час дії сил F_l навіть перевищували такі, зареєстровані при застосуванні навантажень F_r . Як добре видно при проксимальних рухах (I), значно помітніша активність цих м'язів пов'язана з правою половиною треків (рис. 7, А, Б, С), тоді як плечові згиначі демонстрували більш високий рівень активації в лівих частинах треків (рис. 7, В). Всі записані ЕМГ демонстрували добре виражений гістерезис. Для навантажень F_r та F_l , що викликають переважні ЕМГ-сигнали згиначів і розгиначів, відповідні петлі гістерезису були спрямовані протилежно. У згиначах (навантаження F_r) та розгиначах (навантаження F_l) петлі завжди мали напрямок проти ходу годинникової стрілки та за ним відповідно (рис. 7). Всі усереднені записи ЕМГ, відведені від м'язів обох суглобів, демонстрували

очевидний гістерезис при чергуванні тестових рухів. Петлі в координатах положення ланок кінцівки – інтенсивність ЕМГ, які реєструються в м'язах під час дії сил, що викликали їх максимальну активацію (F_r у згиначах та F_l у розгиначах), мали напрямки, які однозначно залежали від їх функційної належності: проти ходу годинникової стрілки в згиначах та за годинниковою стрілкою в розгиначах.

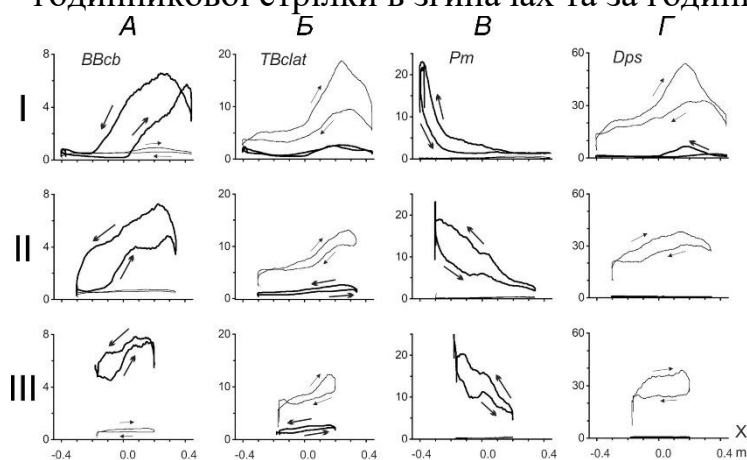


Рис. 7. Усереднені ЕМГ, відведені від м'язів ліктя (А, Б) та плеча (В, Г) із зовнішнім навантаженням, скерованим вправо та вліво (F_r та F_l).

Записи, що відповідають силам F_r та F_l , показано товстими та тонкими лініями відповідно. Абсциси на всіх ділянках (X) визначають позиціонування вздовж траєкторії руху. Стрілки на записаних петлях ЕМГ позначають їх напрямки обходу в стандартній послідовності чергування тестових рухів $X_1 \rightarrow X_2 \rightarrow X_1$. Інтенсивність ЕМГ представлена у % від MVC, визначеного для кожного з м'язів під час їх максимальних ізометричних скорочень перед основною процедурою тесту.

Отже, напрямок петель гістерезису ЕМГ залежить від напрямку сили. М'язи плечей, як згиначі, так і розгиначі, скорочуються у випадку зміщення діючих сил для більш дистальних траєкторій в ізотонічних умовах. Всі тестові рухи (I – III) починаються з протиставлення згиначів плеча зовнішньому навантаженню; ці м'язи повинні розвивати деякі початкові зусилля, створюючи таким чином помітну ЕМГ активність (рис. 7, В). Подальші рухи в тестах I – III супроводжуються ізотонічним подовженням цих м'язів; оскільки подовжені м'язи створюють більші зусилля, інтенсивність ЕМГ цих м'язів швидко зменшується. Більше того, завдяки зменшенню швидкості подовження у послідовних тестах I – III, ми можемо спостерігати зниження швидкості зменшення інтенсивності ЕМГ у траєкторіях II та III на початку рухових тестів (рис. 7, В). Навпаки, зворотні фази руху реалізуються шляхом укорочення цих м'язів, вимагаючи додаткового припливу збудження; тому зворотні гілки динаміки ЕМГ перевищують прямі. Отже, у координатах положення – інтенсивність ЕМГ петлі гістерезису мають напрямок проти ходу годинникової стрілки. Розгиначі плеча змінюють свою довжину протилежно змінам довжини згиначів. Ці м'язи скорочуються під час фази прямого руху і подовжуються у зворотній фазі, що призводить до зміни напрямку гістерезису порівняно із таким у згиначів (рис. 7, Г). М'яз «змішаного» типу D ps демонструє наявність двох петель гістерезису, кожна з яких відповідає дії відповідного напрямку сили. Напрямки петель визначаються функційністю відповідних груп м'язових волокон; тобто вони спрямовані проти ходу годинникової стрілки для тих функційних частин м'яза, що відповідають за згинання і за ходом годинникової стрілки для частин, що відповідають за

Отже, напрямок петель гістерезису ЕМГ залежить від напрямку сили. М'язи плечей, як згиначі, так і розгиначі, скорочуються у випадку зміщення діючих сил для більш дистальних траєкторій в ізотонічних умовах. Всі тестові рухи (I – III) починаються з протиставлення згиначів плеча зовнішньому навантаженню; ці м'язи повинні розвивати деякі початкові зусилля, створюючи таким чином помітну ЕМГ активність (рис. 7, В). Подальші рухи в тестах I – III супроводжуються ізотонічним подовженням цих м'язів; оскільки подовжені м'язи створюють більші зусилля, інтенсивність ЕМГ цих м'язів швидко зменшується. Більше того, завдяки зменшенню швидкості подовження у послідовних тестах I – III, ми можемо спостерігати зниження швидкості зменшення інтенсивності ЕМГ у траєкторіях II та III на початку рухових тестів (рис. 7, В). Навпаки, зворотні фази руху реалізуються шляхом укорочення цих м'язів, вимагаючи додаткового припливу збудження; тому зворотні гілки динаміки ЕМГ перевищують прямі. Отже, у координатах положення – інтенсивність ЕМГ петлі гістерезису мають напрямок проти ходу годинникової стрілки. Розгиначі плеча змінюють свою довжину протилежно змінам довжини згиначів. Ці м'язи скорочуються під час фази прямого руху і подовжуються у зворотній фазі, що призводить до зміни напрямку гістерезису порівняно із таким у згиначів (рис. 7, Г). М'яз «змішаного» типу D ps демонструє наявність двох петель гістерезису, кожна з яких відповідає дії відповідного напрямку сили. Напрямки петель визначаються функційністю відповідних груп м'язових волокон; тобто вони спрямовані проти ходу годинникової стрілки для тих функційних частин м'яза, що відповідають за згинання і за ходом годинникової стрілки для частин, що відповідають за

розгинальні рухи. Криві навантаження, реконструйовані за допомогою моделювання функціонування як згиначів ліктя, так і розгиначів, вказують на наявність негативних значень на початку самого проксимального тестового руху (I). Це може означати відсутність навантаження для цих м'язів на початку руху, і, в свою чергу, пояснює загальмованість ЕМГ-реакцій у цих м'язах (рис. 7, А, Б).

У ліктьових згиначах підйом активності в середній частині траєкторії може супроводжуватися подовженням м'язів. Зупинка на правому кінці траєкторії пов'язана зі зменшенням інтенсивності ЕМГ у згиначах ліктя, тоді як наступний зворотний рух, що супроводжується активним укороченням м'язів, викликає швидке зростання амплітуди ЕМГ.

Розгиначі ліктя, як правило, піддаються дії переважно сил F_1 ; в умовах чергування тестових рухів обидві головки трицепса демонструють досить подібні петлі гістерезису, що мають протилежний напрямок у порівнянні з петлями згиначів, виявленими при дії сил F_r . Навпаки, при переході до дистальніших траєкторій реакції ЕМГ зменшуються, і відповідні петлі гістерезису зменшуються; це суттєво відрізняється від ЕМГ-активності у згиначах.

Розряди ЕМГ краще виражені в згиначах обох суглобів тоді коли зовнішня сила спрямована вправо; розгиначі демонструють помітнішу активність при протилежних навантаженнях. Статистично значуща різниця між ЕМГ при різних навантаженнях не спостерігалася не лише у плечовому м'язі D pc (тести I та II), а й у згиначі ліктя BB cl (тест I). Відсутність різниці для м'яза BB cl спостерігалася лише в тесті I; це може бути пов'язано з індивідуальною мінливістю активації цього м'яза у різних випробуваних. Ефекти гістерезису краще виражені у первинних «реалізаторах» і менше у «помічниках», що коактивуються, і ці відмінності прямо пов'язані з відповідними розворотами петель гістерезису.

Описані вище характеристики ЕМГ-активності демонструють переважання співпадаючої синергії у діяльності м'язів, що належать до різних суглобів. Коли зовнішня сила направлена вправо, згиначі активніші; навпаки, сили лівого спрямування викликають переважну активацію розгиначів. Однак такий опис, швидше за все, є надто спрощеним. Ми не враховуємо можливих варіацій залежно від положення у відношеннях між інтенсивністю ЕМГ м'язів, що належать до різних суглобів; більше того, відповідні петлі ЕМГ по-різному змінюють свою форму при переході між траєкторіями руху I–III. Нижче ми пропонуємо можливий підхід для кількісної оцінки синергетичної взаємодії між двома різними м'язами (рис. 8). Його суть продемонстрована на рис. 8, А–В. На фрагментах А та Б представлені суперпозиції нормованих ЕМГ-активностей згиначів ліктя та плеча (BB cb та Pm), зареєстрованих у тестах руху I – III (дані експерименту наведені на рис. 7).

Ступінь синергетичної взаємодії м'язів, виражений через мультиплікаційний індекс синергії MIS(t), за умов стійкого лінійного руху може бути представлений у вигляді координатної залежності MIS(X) (рис. 8, В). Як і у оригінальних записів E(X), траєкторії MIS(X) відповідають петлям гістерезису, що демонструють значну різницю для послідовних тестів руху.

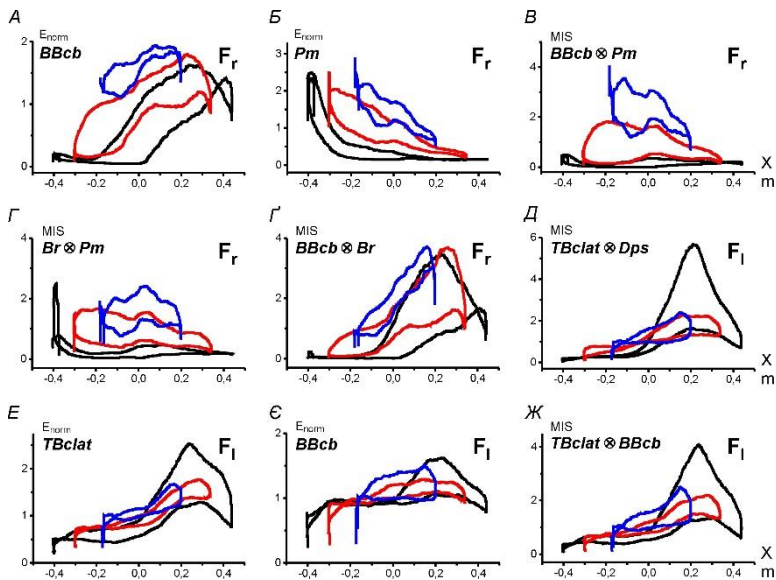


Рис. 8. Оцінка синергетичної взаємодії м'язів, що належать до тих самих або різних суглобів, під час виконання парафронтальних тестових рухів.

Графіки, відповідні різним тестам руху I – III, виділяються на графіках (A – Ж) таким чином: I - чорні; II - червоні; III - сині. Символи F_r , F_l у правому куті кожної ділянки означають напрямок (праворуч або ліворуч) зовнішньої сили, що діє на руку

випробуваного. Дані були отримані від того самого випробуваного, що і на рисунку 7.

Ці петлі мають мінімальні розміри в більшості проксимальних рухів (I); їх площі збільшуються на дистальніших траєкторіях II і III, зсуваючись вгору в останньому випадку. Патерн MIS(X) петель, ймовірно задовільно відображає особливості синергетичної взаємодії згиначів ліктя та плеча.

Досить сильні ефекти синергії можна спостерігати і при порівнянні активності «близьких» агоністів (що належать до одного і того ж суглоба), зокрема у випадку BB cb та Br (рис. 8, Г). Можна також зазначити, що синергія по-різному проявляється в розгиначах, що належать до ліктя та плеча (рис. 8, Д), порівняно з описаними вище парами згиначів (рис. 8, В, Г). У поєднанні м'язів TB clat і D ps найсильніші ефекти синергії спостерігаються для проксимальних рухів (I), і ці ефекти аналогічним чином зменшуються в дистальних траєкторіях, як в II, так і в III (рис. 8, Д). Цей характер синергії, ймовірно, пов'язаний з тісною подібністю реакцій ЕМГ у розгиначах, що належать до різних суглобів.

Запропонований підхід також може бути застосований для оцінки синергії між переважною активацією розгиначів та слабо вираженими коактиваціями згиначів ліктя, які супроводжують цю діяльність (рис. 8, Е – Ж). Петлі MIS, зареєстровані в цьому випадку (рис. 8, Ж), демонструють загальну схожість із початковими петлями ЕМГ у розгиначах (рис. 8, Е).

ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Наведені вище результати свідчать, що при створенні кистю постійних за амплітудою циклічних зусиль у напрямку згинання відбувається значна активація згиначів та значно менша – розгиначів. При спрямуванні зусилля у бік розгинання домінує активність розгиначів при одночасній відносно невеликій активації згиначів. Цей факт вказує на те, що основні м'язи верхньої кінцівки коактивуються при формуванні в горизонтальній площині статичних зусиль, однакових за амплітудою та спрямованих в усіх напрямках операційного простору. Відомо, що

випробувані використовують коактивацію антагоністів для стабілізації суглобів під час дії зовнішніх навантажень, що забезпечує необхідну жорсткість руки. Остання є меншою в умовах повторення рухів, тобто під час навчання (Debicki, Gribble, 2005; Gribble et al., 2003). Окремо слід зазначити, що ЕМГ Вг мала стабільну амплітуду в усіх чотирьох секторах операційного простору в порівнянні з ЕМГ інших м'язів, що вказує на приблизно однакову активацію цього м'яза в усіх напрямках реалізації зусилля. Наші результати узгоджуються з літературними даними про те, що одна з функцій Вг полягає в стабілізації ліктьового суглоба (Boland et al., 2008). Відомо, що стабільність плечового суглоба в реальних рухах переважно зумовлена м'язовою активністю (Culham, & Peat, 1993; Sinel'nikov, 1963; Tonkov, 1962; Peat, 1986). В нашій роботі було досліджено три м'язи плечового поясу (Pm, D ps, D ps), які виявляли активність тільки в окремих секторах. Водночас завдяки функціонуванню м'язів так званої обертової манжетки (англ. rotator cuff) досягається постійна співвісність головки плечової кістки та лопатки (Culham, & Peat, 1993; Peat, 1986). Вищезгадані м'язи не тільки забезпечують стабілізацію плечового суглоба, але і виявляють значну активність при відведенні плеча (Escamilla, 2009). Результати свідчать, що створення двосуглобових ізометричних зусиль м'язами плечового поясу та плеча є наслідком одночасної активації агоністів та антагоністів. Це зумовлює характерні синергетичні взаємопов'язані зміни ЕМГ у досліджених м'язах. У м'язів плечового поясу синергетичні відношення продемонстровані у D ps і D ps. Наші експерименти показали, що під час розвитку зусилля, годограф вектору якого рухається по колу, для всіх напрямків створення зусилля, є характерною та чи інша ступінь коактивації м'язів, які є антагоністами для конкретного напрямку вектору зусилля. Скоріш за все цей факт пояснюється недостатнім реципрокним гальмуванням м'язів-антагоністів. Здається вірогідним, що це викликано поступовою активацією м'язів різних функційних груп під час руху годографа вектору по колу.

Усі 8 м'язів виявляли певну ступінь активації в залежності від напрямку вектору зусилля. В більшості випадків збільшення амплітуди ЕМГ було характерно для напрямку руху проти ходу годинникової стрілки. Ймовірно, представлену складність можна пояснити нетиповою послідовністю активації м'язів-антагоністів при виконанні циклічних рухів рукою в режимі ізометричного скорочення. За таких умов здійснення руху по колу, швидше за все, ускладнюється за рахунок більшої коактивації м'язів-антагоністів, а це в свою чергу ускладнює рух по колу. Описаний феномен призводить до інтенсивнішої активації м'язів-агоністів для збереження стабільності у ліктьовому і плечовому суглобах.

Рівень ЕМГ-активності всіх м'язів істотно залежав від напрямку розвитку зусилля. Цей факт цілком співпадає з результатами наших попередніх досліджень. Результати описаних вище тестів у цілому підтвердили висновки, зроблені в наших попередніх роботах на тваринах. Гістерезис є істотною невід'ємною властивістю виконавчої системи моторного контролю у ссавців. Особливості генерації ізометричного зусилля в умовах наших тестів пов'язані з проблемою надлишку ступенів свободи в кінцівках. Ця обставина є одним із істотних ускладнень при

аналізі принципів та механізмів моторного контролю (Flash, 2013). Під час розвитку ізометричного зусилля вказана проблема формулюється як проблема розподілу сил у механічній системі з надлишком ступенів свободи (Bolhuis, & Gielen, 1999). У цьому аспекті результати наших досліджень перебиваються з такими великої кількості робіт по контролю синергетичного розподілу сил, що реалізуються при розвитку зусиль окремими пальцями, та активності відповідних м'язів у завданнях із розвитком зусилля стискання кистю (Zatsiorsky, & Latash, 2008). Слід, проте, вважати, що ЦНС під час керування м'язовою активністю в умовах наших або аналогічних тестів має не тільки вирішити проблему вибору конкретної стратегії активації окремих м'язів у перебігу розвитку ізометричного зусилля з безлічі можливих, але й підібрати необхідний конкретний тип нелінійного низхідного контролю. При цьому серед інших факторів має бути врахованим і напрямок орієнтації петлі гістерезису. Результати наших тестів показали, що не в усіх тестах феномен гістерезису можна було виявити із достатньою вірогідністю. Найчастіше ж дана властивість проявлялася в ЕМГ-активності м'яза ТВ с1. Згаданий м'яз є двосуглобовим; він задіяний у рухи як у ліктьовому, так і в плечовому суглобі. В цьому аспекті цікаво співставити наявність вираженого гістерезису в активності даного м'яза з особливою роллю двосуглобових м'язів у руховому контролі (Куо, 1994). Зокрема, зазначалося, що двосуглобові м'язи забезпечують оптимізацію переносу енергії від проксимальних до дистальних суглобів. Можливо, що в умовах наших тестів саме двосуглобовий розгинач відіграє більш важливу роль при визначенні напрямку цільового зусилля в кінцевій точці.

Раніше розроблені методи аналізу парафронтальних рухів рук (Vereshchaka et al., 2018a) були розширені в нашій роботі для порівняння траєкторій рухів з різною відстанню від тіла випробуваного. Це розширення дозволило застосовувати багатфакторний дисперсійний аналіз ANOVA для кількісного опису ЕМГ-активності в м'язах, що забезпечують такі рухи. Крім того, наш аналіз був розширений за рахунок моделювання позиційних залежностей довжин м'язів та діючих сил; незважаючи на неминуче приблизний характер оцінки відповідних параметрів, порівняння трьох різних парафронтальних траєкторій руху дозволило підвищити ефективність такого моделювання для трактування позиційних та залежних від навантаження змін в зареєстрованих ЕМГ. Загальні особливості відповідних ЕМГ-сигналів розглядали в аспекті нелінійної м'язової динаміки, включаючи гістерезисну поведінку м'язів (Kostyukov, 1998). Статистичний аналіз амплітуд ЕМГ та пов'язаних з ними ефектів гістерезису за допомогою ANOVA з повторними вимірами демонструє, що найсильнішою є дія фактора напрямку сили в обох випадках; фактор відстані чинить слабший вплив на аналізовані параметри. Раніше ми припускали, що синергія активації, що відображає одночасну активацію м'язів, належних до різних суглобів, може бути тісно пов'язана із закономірностями співпадіння/протидії у напрямках крутних моментів навколо відповідних суглобів (Kostyukov, 2016; Tomiak et al., 2016; Gorkovenko, 2018; Kostyukov, & Tomiak, 2018). Отже, можна запропонувати існування тісного взаємозв'язку між активацією та синергією. Незважаючи на суттєві позиційні

впливи на ЕМГ у м'язах, що забезпечують двосуглобові рухи, просторовий розподіл сил, котрі діють на різні м'язи, та їх синергетичні характеристики можуть відігравати переважну роль у формуванні синергії пов'язаних центральних процесів. У попередньому теоретичному дослідженні (Kostyukov, & Tomiak, 2018) ми класифікували два типи синергії сил відповідно одночасному збудженню м'язів, що належать до різних суглобів. Синергія співпадіння пов'язана з подібними модальностями активованих м'язів у суглобах (згиначі та згиначі; розгиначі та розгиначі); синергія протидії відповідає поєднанню різних модальностей (згиначів та розгиначів; розгиначів та згиначів). Теоретично було показано, що для ізометричних двосуглобових скорочень м'язів із повним поворотом вектору сили у кінцевій точці в межах робочого простору переважає синергія співпадіння (див. рис. 6 в роботі Kostyukov, & Tomiak, 2018).

Наше дослідження експериментально демонструє сильне переважання синергії співпадіння у реальних парафронтальних рухах, що генеруються в різних частинах робочого простору. Насправді цей тип лінійних рухів реалізується за допомогою активації згиначів або розгиначів, що належать обом суглобам, тоді як зміна напрямку прикладених зовні сил зумовлює обмін між тими ж комбінаціями м'язів. Можна припустити, що таке переважання патернів синергії співпадіння пов'язане лише чисто геометричними обмеженнями для рухів суглобів. Напрямки петель MIS збігаються з напрямками відповідних петель ЕМГ, показуючи аналогічне переключення для режимів коактивації активності в досліджуваному м'язі. Взаємодія агоністичних м'язів обох суглобів може створити потужне джерело невизначеності в двосуглобових рухах. Зміни довжини в протилежних напрямках м'язів-антагоністів під час рухів повинні суттєво модифікувати наслідки гістерезису (Kostyukov, 1987, 1998; Kostyukov, & Korchak, 1997; Gorkovenko et al., 2012). У нашому дослідженні ми спостерігали зміни напрямку гістерезису ЕМГ, коли м'язи з програми активного скорочення допомагали своїм антагоністам у режимі коактивації. У той же час коактивація антагоністів збільшує енергетичні витрати при реальних рухах (Kostyukov, 1998; Burde et al., 2001). Відомо, що геометрія обертання в плечовому суглобі надзвичайно складна (Hill et al., 2008); рухи навколо ліктьового суглоба, які можуть бути представлені групою з трьох інтерактивних елементів (Bryce, & Armstrong, 2008), також не є простішими. Наша спрощена модель також не враховує участь біартикулярних м'язів; у цьому випадку набагато складніше визначити місця прикладення сили (Pigeon et al., 1996; Van Bolhuis et al., 1998). Крім того, наша експериментальна модель відповідає лише повільним рухам з постійною швидкістю; тому будь-який реальний рух зі зміною швидкості неминуче потребуватиме застосування динамічних методів аналізу (Hollerbach, 1982; Wolpert, & Kawato, 1998; Kawato, 1999; Wolpert, & Ghahramani, 2000).

ВИСНОВКИ

Досліджено організацію центральних моторних команд (ЦМК), які надходять до м'язів плечового поясу та плеча людини при виконанні правою рукою: 1) повільних ізометричних зусиль в горизонтальній площині; 2) зворотно-поступальних повільних парафронтальних рухів в умовах дії постійного зовнішнього навантаження у напрямку що співпадає або є протилежним щодо напрямку руху.

1. М'язи-синергісти у перебігу циклічних обертань вектору ізометричного зусилля переважно активувалися у відповідних секторах операційного простору в межах яких вони були агоністами по відношенню до даного рухового завдання. При цьому, інтенсивність ЕМГ-активності була вищою під час обертання вектору зусилля проти ходу годинникової стрілки, ніж в рухах протилежного напрямку.

2. При виконанні розгинальних ізометричних зусиль, що створювались м'язами плечового та ліктьового суглобів, згиначі демонстрували відносно більшу ступінь коактивації з розгиначами на фоні переважаючої активності останніх; коактивація розгиначів на фоні переважної активації згиначів була менш помітною. Поширення фаз зростання та спаду інтенсивності ЕМГ-активності агоністів за межі відповідних хвиль моментів сил в кожному із суглобів, вказує на важливе значення сумісної активації м'язів-антагоністів даного суглоба при змінах напрямку зусиль.

3. При порівнянні рівнів інтенсивності ЕМГ-активності, що відповідають однаковим стаціонарним рівням зусиль з протилежним напрямком їх попередньої зміни (метод подвійної трапеції), майже в половині реалізацій зареєстрована їх знакова розбіжність, що свідчить про відсутність сталого зв'язку з передісторією розвитку зусилля. Така особливість центральних команд може бути пов'язана із проявами перерозподілу активності між м'язами в групах їх постійної або тимчасової синергетичної взаємодії в умовах незначних коливань довжини м'язових волокон в ізометричних умовах реєстрації рухів.

4. Парафронтальні переміщення кисті руки на фоні дії постійного зовнішнього навантаження, спрямованого за та проти напрямку руху, відзначались чіткими проявами гістерезисних властивостей у відповідності до напрямків руху і навантаження кінцівки; при цьому гістерезисні петлі, що реєструвались в координатах: положення – інтенсивність ЕМГ мали протилежний напрямок у згиначів та розгиначів (відповідно, проти та за годинниковою стрілкою). При переходах м'язів до функціонування як антагоністів, петлі гістерезису завжди зменшувались щодо площі та змінювали свій напрямок.

5. Прояв одночасної активації різних м'язових груп в ізотонічному режимі скорочення залежить від зміщення траєкторій руху у дистальному напрямку, при цьому ефекти синергії збільшуються в згиначах і зменшуються в розгиначах. Позиційні зміни інтенсивності ЕМГ активності м'язів демонстрували складну модифікацію в дистальних траєкторіях руху і залежали від напрямків сили та руху; з використання багатофакторного дисперсійного аналізу ANOVA доведено, що

найбільший вплив на формування центральних команд до м'язів має фактор пряму сили.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Верещака, І. В., **Легедза, О. В.**, Дорновський, М., Горковенко, А. В., & Хоревін, В. І. (2014). Активність м'язів плечового пояса та плеча при створенні кистю ізометричного зусилля з циклічною зміною його напрямку. *Фізіологічний журнал*, 60(3), 89-97. doi: 10.15407/fz60.03.089. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
2. **Легедза, О. В.**, Горковенко, А. В., Верещака, І. В., Дорновський, М., & Костюков, О. І. (2015). Порівняльний аналіз електроміографічної активності м'язів руки людини в умовах циклічних поворотів вектору ізометричного зусилля кисті у протилежних напрямках. *Фізіологічний журнал*, 61(2), 3-14. doi: 10.15407/fz61.02.003. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
3. Gorkovenko, A.V., **Legedza, O.V.**, Vereschaka, I.V., Dornowski, M., & Kostyukov A. I. (2015). Erratum to: Hysteresis properties of EMG activity of the shoulder belt and shoulder muscles at the development of isometric efforts by the human arm. *Neurophysiology*, 47, 171. doi: 10.1007/s11062-015-9516-z. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
4. **Lehedza, O. V.** (2017). Manifestations of hysteresis in EMG activity of muscles of the human upper limb in generation of cyclic isometric efforts. *Neurophysiology*, 49(3), 220-225. doi: 10.1007/s11062-017-9667-1. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
5. Dornowski, M., **Lehedza, O. V.**, Mishchenko, V.S., & Gorkovenko, A.V. (2017). Hysteresis in EMG activity of muscles of the human upper limb at rotations of the isometric effort vector. *Neurophysiology*, 49(4), 308-312. doi: 10.1007/s11062-017-9688-9. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).
6. Vereshchaka, I. V., Gorkovenko, A. V., **Lehedza, O. V.**, Abramovych, T. I., Pilewska, W., Zasada, M., & Kostyukov, A. I. (2018). EMG patterns of the elbow- and shoulder-operating muscles in slow parafrontal upper limb movements under isotonic loading. *Neurophysiology*, 50(6), 466-474. doi: 10.1007/s11062-019-09779-8. (Особистий внесок здобувача: участь у проведенні фізіологічного дослідження, статистична обробка результатів, участь в оформленні результатів у вигляді статті).

7. Kostyukov, A. I., **Lehedza, O. V.**, Gorkovenko, A. V., Abramovych, T. I., Pilewska, W., Mischenko, V.S., Zasada, M. (2019). Hysteresis and synergy of the central commands to muscles participating in parafrontal upper limb movements. *Front Physiol*, 10(1441). doi: 10.3389/fphys.2019.01441. (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. Vereschaka, I., Legedza, A. (2012). *Superposition of the central commands during creation of the two-joint static efforts by the shoulder belt and shoulder muscles*. II International symposium “Molecular mechanisms of synaptic transmission regulation”, in memory of professor Vladimir Skok. Kyiv: Bogomoletz Institute of Physiology., 34. (Публікація тез).

2. Легедза, О. (2014). *Comparative analysis of EMG-activity of muscles of the human hand under cyclic rotation of the isometric effort vector of brush in the opposite directions*. Міжнародна наукова конференція «Механізми функціонування фізіологічних систем». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка., 56. (Публікація тез).

3. Верещака, І.В., Легедза, О.В., Хоревін, В.І. (2015). *Гістерезисні властивості ЕМГ-активності м'язів руки в умовах повільних змін ізометричних зусиль, що розвивалися кистю*. Матеріали ХІХ з'їзду Українського фізіологічного товариства ім. П.Г.Костюка з міжнародною участю, присвяченого 90- річчю від дня народження академіка П. Г. Костюка, Львів: Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця., 151. (Публікація тез).

4. Легедза, О.В., Горковенко, А.В., Абрамович, Т.І. (2015). *ЕМГ-активність м'язів руки в межах повного циклу змін напрямку вектору сили, створюваного кистю в режимі ізометрії*. Матеріали ХІХ з'їзду Українського фізіологічного товариства ім. П.Г.Костюка з міжнародною участю, присвяченого 90- річчю від дня народження академіка П. Г. Костюка, Львів: Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця., 155. (Публікація тез).

5. Легедза, О.В. (2019). *Гістерезис ЕМГ-активності м'язів верхньої кінцівки людини при генерації циклічних ізометричних зусиль*. Матеріали ХХ 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

Легедза О.В. Активація м'язів руки людини в умовах зорового відстеження базових параметрів 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, 2021.

Роботу присвячено визначенню особливостей патернів ЕМГ-активності та центральної координації м'язів плечового поясу та плеча людини в умовах зорового відстеження зусиль руки та її положення в операційному просторі. Поточні амплітуди випрямлених та усереднених ЕМГ, які реєстрували від м'язів плечового поясу та плеча, розглядалися як кореляти інтенсивності ЦМК.

Встановлено, що при формуванні ізометричного зусилля, однакового в усіх напрямках відносно точки його прикладання, активність розгиначів виникала переважно при розгинанні у плечовому та ліктьовому суглобах, тоді як у згиначах вона спостерігалася в усіх напрямках зусилля, а її максимальна амплітуда була спрямована у бік згинання. Передбачається, що активність м'язів руки при виконанні завдання в умовах відстеження цільового сигналу у вигляді кола організована за принципом синергій, які можуть бути пов'язані з особливостями завдання. Показано відмінності амплітуд ЕМГ при протилежних напрямках вектору зусилля та коактивація м'язів-згиначів, у той час як розгиначі проявляли свою активність лише в межах своїх функційних секторів.

Визначали співвідношення рівнів випрямленої та усередненої ЕМГ в умовах поступального розвитку зусилля вздовж лінійних траєкторій для восьми різних напрямків. Вірогідні прояви гістерезису були зареєстровані у 118 випадках (46 %). Гістерезис, петля якого для співвідношення рівень ЕМГ – зусилля орієнтувалася за ходом годинникової стрілки, спостерігався в 107 випадках (або 91 %); в 11 випадках (9 %) відмічалася петля, орієнтована проти ходу годинникової стрілки. Висловлено припущення, що прояви гістерезису ЕМГ-активності в умовах описаних тестів пов'язані з розбіжностями процесів рекрутування/дерекрутування рухових одиниць у перебігу природної активації м'язів.

Описані патерни ЕМГ у перебігу повільних рухів вздовж парафронтальних траєкторій. Показано, що ЕМГ як м'язів згиначів, так і розгиначів демонстрували сильний гістерезис (петлі проти та проти годинникової стрілки відповідно). Згиначі ліктьового та плечового суглобів продемонстрували синергетичну уніфікацію, переважно активуючись при створенні рукою зусилля у бік згинання суглобів, при чому подібна синергія проявлялась розгиначами обох суглобів у реакціях на розгинальні зусилля. Показано, що для більш дистальних положень ефекти синергії змінювались в різних напрямках, збільшуючись в згиначах та зменшуючись в розгиначах. Отримані результати дозволяють зробити висновок, що гістерезисні властивості м'язового скорочення та пов'язані з ними характеристики передачі сигналу в системі управління рухом призводять до сильних, пов'язаних з гістерезисом модифікацій центральних команд, що надходять до м'язів під час різних рухових завдань.

Ключові слова: двосуглобові рухи, електроміограма (ЕМГ), центральні моторні команди (ЦМК), гістерезис, синергії, ізометричне зусилля.

SUMMARY

Lehedza O.V. Activation of the muscles of the human hand in the conditions of visual tracking of the basic parameters of two-joint movements. - Manuscript.

Thesis for a candidate's degree on the speciality 03.00.13 – physiology of animals and humans. – Bogomoletz Institute of Physiology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

The work is devoted to determining the features of the patterns of EMG activity and the central coordination of the muscles of the shoulder girdle and shoulder of a human in conditions of visual tracking of the efforts of the hand and its position in the operating space. The current amplitudes of the rectified and averaged EMGs, which were recorded from the muscles of the shoulder girdle and shoulder, were considered as correlates of the CMC intensity.

It was found that when forming an isometric force, the same in all directions relative to the point of its application, the activity of extensors occurred mainly during extension in the shoulder and elbow joints, while in flexors it was observed in all directions, and its maximum amplitude was directed towards bending. It is assumed that the activity of the muscles of the hand during the task in terms of tracking the target signal in a circle is organized on the principle of synergies, which may be related to the characteristics of the task. Differences in EMG amplitudes in opposite directions of the force vector and coactivation of flexor muscles were shown, while extensors showed their activity only within their functional sectors.

The ratio of the levels of the rectified and averaged EMG was analyzed under conditions of the progressive development of the effort along linear trajectories for eight different directions. Possible manifestations of hysteresis were recorded in 118 cases (46%). Hysteresis, the loop of which for the ratio of the EMG force level was oriented clockwise, was observed in 107 cases (or 91%); in 11 cases (9%), a loop oriented counterclockwise was noted. It was suggested that the manifestations of hysteresis of EMG activity under the conditions of the described tests are associated with disagreements in the processes of recruiting / de-recruiting motor units during natural muscle activation. The central nervous system, obviously, shows high flexibility in determining the type of nonlinear muscle activation during the generation of two joint isometric efforts created by the hand.

EMG patterns in the course of slow movements along parafrontal trajectories are described. EMGs in both flexor and extensor muscles have been shown to show strong hysteresis (loops counterclockwise and counterclockwise, respectively). The flexors of the elbow and shoulder joints showed synergistic unification, mainly activating when creating a hand force in the direction of flexion of the joints, and similar synergy was manifested by extensors of both joints in response to extensor forces. It is shown that for more distal positions the synergy effects changed in different directions, increasing in flexors and decreasing in extensors. The obtained results allow us to conclude that the

hysteresis properties of muscle contraction and related signal transmission characteristics in the motion control system lead to strong, hysteresis-related modifications of the central commands coming to the muscles during different motor tasks.

Key words: two-joint movements, electromyogram (EMG), central motor commands (CMCs), hysteresis, synergies, isometric effort.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ЦНС – центральна нервова система

ЦМК – центральні моторні команди

ЕМГ – електроміограма

MVC – максимальне довільне зусилля

MIS – мультиплікаційний індекс синергії