

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

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ЛЕГЕДЗА ОЛЕКСІЙ ВІТАЛІЙОВИЧ

УДК 612. 76 + 612. 885

ДИСЕРТАЦІЯ

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

03. 00. 13 – фізіологія людини і тварин

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

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

Легедза О. В.

Науковий керівник Костюков Олександр Іванович,
доктор біологічних наук, професор

Київ – 2021

АНОТАЦІЯ

Легедза О.В. Активація м'язів руки людини в умовах зорового відстеження базових параметрів двосуглобових рухів. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

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 вивченню 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 центральних моторних команд (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. Порівнювали особливості формування цілеспрямованих ізометричних зусиль, що створювалися м'язами плечового поясу та плеча, для двох протилежних змін напрямків вектору довільного зусилля – за та проти годинникової стрілки. 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 функціональних секторів. Для 4 з 8 досліджуваних м'язів характерне статистично значуще збільшення амплітуди електроміограм при напрямку вектору зусилля проти годинникової стрілки відносно амплітуди ЕМГ за годинниковою стрілкою. Цей феномен може бути пояснено більш складною

організацією патернів моторних команд, послідовно адресованих м'язам плеча та передпліччя, викликаною нетиповою послідовністю активації м'язів-антагоністів при виконанні циклічних рухів рукою в режимі ізометричного скорочення.

Аналізували 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 рухом годинникової стрілки, спостерігався в 107 випадках (або 91 %); в 11 випадках (9 %) відмічалася петля, орієнтована проти руху 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. ЦНС, очевидно, виявляє високу гнучкість у визначенні типу нелінійної активації м'язів у перебігу генерації „двосуглобових” ізометричних зусиль, створених рукою.

Аналізували 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 синергічну уніфікацію, переважно активуючись при створенні кистю зусилля у бік згинання суглобів, при чому подібна синергія проявлялась розгиначами обох суглобів у реакціях на розгинальні зусилля. У випадку зміни режиму функціонування м'яза як антагоніста петлі гістерезису зменшували свою амплітуду та змінювали напрям на протилежний. Показано, що для більш дистальних положень ефекти синергії змінювались в різних напрямках, збільшуючись в згиначах та зменшуючись в розгиначах. Позиційні залежності сил також демонстрували складні модифікації з дистальними положеннями траєкторій, але при цьому найсильнішу дію на ЕМГ та її гістерезисні властивості чинив фактор напрямку сили. 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.

- Qualification scientific paper, manuscript.

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

The work is devoted to the study of 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 central motor commands (CMCs) intensity.

It was found that when an isometric force was formed, which was the same in all directions relative to the point of its application, the activity of the extensors occurred mainly during extension in the shoulder and elbow joints, while in the flexors it was observed in all directions of force, and its maximum amplitude was directed towards flexion. It is assumed that the activity of the arm muscles when performing a task under conditions of tracking the target signal in the form of a circle is organized according to the principle of synergies, which may be associated with the features of the task. The features of the formation of purposeful isometric efforts created by the muscles of the shoulder girdle and shoulder for two opposite

directions of the vector of arbitrary effort - behind and counterclockwise was compared. Differences in EMG amplitudes with opposite directions of the force vector and co-activation of flexor muscles are shown, while extensors showed their activity only within their functional sectors. For 4 out of 8 studied muscles, a statistically significant increase in the amplitude of the electromyogram is characteristic when the force vector is directed counterclockwise relative to the EMG amplitude with opposite vector direction. This phenomenon can be explained by a more complex organization of the patterns of motor commands sequentially addressed to the muscles of the shoulder and forearm, caused by an atypical sequence of activation of antagonist muscles when performing cyclic arm movements in isometric contraction mode.

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 during slow movements along parafrontal trajectories was analyzed. It was shown that EMGs of both flexor and extensor muscles showed strong hysteresis (clockwise and counterclockwise loops, respectively). Flexors of the elbow and shoulder joints demonstrated synergistic unification, mainly being activated when the hand creates an effort in the direction of flexion of the joints, and this synergy was manifested by the extensors of both joints in reactions to extensor forces. In the case of a change in the mode of functioning of the muscles as an antagonist, the hysteresis loops decreased their amplitude and changed their

direction to the opposite. It was shown that for more distal positions the synergy effects changed in different directions, increasing in the flexors and decreasing in the extensors. The positional dependences of the forces also showed complex modifications with distal positions of the trajectories, but the force direction factor had a strong effect on the EMG and its hysteresis properties. The results obtained allow us to conclude that the hysteresis properties of muscle contraction and the associated characteristics of signal transmission in the motion control system lead to strong hysteresis-related modifications of the central commands delivered to the muscles during various motor tasks.

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

ПЕРЕЛІК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

в яких опубліковані основні наукові результати 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.

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.

3. Верещака, І.В., **Легедза, О.В.**, Хорєвін, 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.

4. Легедза, О.В., Горковенко, А.В., Абрамович, Т.І. (2015). *ЕМГ-активність м'язів руки в межах повного цикла 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.

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.

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	13
ВСТУП	14
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	19
1.1. Коактивація м'язів	19
1.1.1. Функції та механізми коактивації м'язів	19
1.1.2. Коактивація у здорових людей	23
1.1.3. Коактивація у людей із порушеннями рухів	24
1.1.4. Нейрофізіологічні механізми коактивації	25
1.1.5. Зв'язок коактивації з механікою руху	28
1.2. Синергія м'язового скорочення	31
1.2.1. Роль м'язової синергії у контролі імпедансу кінцівок	33
1.2.2. Синергія в координації рухів	36
1.3. Нелінійні властивості системи рухового контролю	39
1.3.1. Модуляція фузимоторного контролю м'язів-антагоністів	39
1.3.2. Інтрафузальна тиксотропія	41
1.3.3. Гістерезисні властивості м'язового скорочення	44
РОЗДІЛ 2. МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ	49
2.1. Умови проведення експерименту та експериментальна установка	49
2.1.1. Експериментальна установка для дослідження двосуглобових ізометричних зусиль в горизонтальній площині	49
2.1.2. Експериментальна установка для дослідження парафронтальних рухів в умовах сталого ізотонічного навантаження	51
2.2. Реєстрація електроміографічної активності та її аналіз	53
2.3. Протокол експериментів	55
2.3.1. Створення кистю руки ізометричного зусилля зі зміною його напрямку в горизонтальній площині	55

	11
2.3.1.1. Створення кистю руки ізометричного зусилля з циклічною зміною його напрямку	55
2.3.1.2. Реалізація циклічних поворотів вектора ізометричного зусилля кисті у протилежних напрямках	57
2.3.1.3. Генерація кистю руки ізометричних зусиль різного напрямку	57
2.3.1.4. Циклічні повороти вектора ізометричного зусилля при різних конфігураціях руки	59
2.3.2. Створення повільних парафронтальних рухів рукою в умовах постійного ізотонічного навантаження	60
2.4. Математичний аналіз результатів	62
2.4.1. Кількісна оцінка ЕМГ-сигналів, отриманих під час циклічних поворотів вектора ізометричного зусилля	62
2.4.2. Кількісна оцінка ЕМГ-сигналів, отриманих під час парафронтальних рухів в умовах сталого зовнішнього навантаження	63
2.4.3. Теоретичне обчислення змін довжини та сили м'язів вздовж різних траєкторій в рамках двосуглобової моделі руки	64
2.5. Статистичний аналіз результатів	68
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ	72
3.1. ЕМГ-активність м'язів руки людини в умовах реалізації ізометричних зусиль в горизонтальній площині	73
3.1.1 Активність м'язів плечового поясу та плеча при створенні кистю руки ізометричного зусилля з циклічною зміною його напрямку	73
3.1.2. Порівняльний аналіз електроміографічної активності м'язів руки людини в умовах циклічних поворотів вектора ізометричного зусилля кисті у протилежних напрямках	78
3.1.3. Гістерезисні властивості ЕМГ-активності м'язів плечового поясу і плеча при розвитку ізометричних зусиль різного напрямку рукою людини	87

3.1.4. Прояви гістерезису в ЕМГ-активності м'язів верхньої кінцівки людини при генерації циклічних ізометричних зусиль	95
3.1.5. Гістерезис ЕМГ-активності м'язів руки людини при поворотах вектора ізометричного зусилля	99
3.2. Активація м'язів плечового поясу та плеча під час парафронтальних рухів в умовах постійного ізотонічного навантаження	103
3.2.1. Структура ЕМГ ліктьових та плечових м'язів в умовах повільних парафронтальних рухів верхньої кінцівки при ізотонічному навантаженні	103
3.2.2. Гістерезис та синергія центральних команд до м'язів, що беруть участь у парафронтальних рухах верхніх кінцівок	113
РОЗДІЛ 4. АНАЛІЗ І УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ	129
ВИСНОВКИ	155
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	157
ДОДАТОК	197

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ЕМГ – електроміограма

ЦМК – центральні моторні команди

ЦНС – центральна нервова система

MVC – максимальне довільне скорочення

MIS – мультиплікаційний індекс синергії

JT – крутний момент суглобу

JA – суглобовий кут

Br (m. brachioradialis, згинач ліктьового суглоба)

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

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

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

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

Pm (m. pectoralis major, згинач плечового суглоба)

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

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

ВСТУП

Актуальність теми. Проблема організації моторного контролю є однією із фундаментальних у сучасній нейрофізіології [1]. Її основним аспектом фактично є центральна координація рухової активності руки людини [2]. Руки людини 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 [3], тоді як рухи у ліктьовому суглобі є в певній мірі обмеженими [4]. При здійсненні рухів, активація м'язів плеча та плечового поясу відбувається у вигляді відносно невеликої кількості моторних модулів, або синергій [5]. Більшість виконаних дотепер робіт були спрямовані на дослідження м'язової активності в синергічних м'язах в одно- чи двосуглобових рухах верхньої кінцівки в обмеженій кількості напрямків [6-9]. Було становлено, що м'язові скорочення в таких рухах демонструють чітко виражені гістерезисні властивості, втім детальному вивченню останніх були присвячені лише поодинокі роботи [10-12]. До останнього часу, гістерезисні ефекти рухового контролю вивчались здебільшого на односуглобових (в основному згинальних) рухах у гомілковостопному [10, 13] та ліктьовому суглобах [11, 14]. В такого роду дослідженнях принципово важливим є контроль амплітуди і напрямку силового компоненту рухів, а також точна реєстрація положення кінцівки в операційному просторі при їх виконанні. Сучасна методика зорового відстеження вектору зусилля дозволяє поєднати дослідження систем рухового

контроля в ізометрії та в умовах реальних рухів [15]. 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, реалізувалися в умовах зорового відстеження цільової задачі в так званому biofeedback режимі [15]; запропоновані в роботі експериментальні підходи є моделями реальної моторної активності людини.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота «Активізація 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 рухів та зусиль, що при цьому розвиваються, в умовах ізометричного та ізотонічного режимів скорочення м'язів.

Предмет дослідження – м'язи плеча та плечового поясу людини, що задіяні у реалізації двосуглобових рухів руки людини.

Методи дослідження – метод поверхневої електроміографії, процедура біологічного зворотного зв'язку (режим візуального відстеження параметрів руху); статистичні методи аналізу: параметричні (двовибірковий t-критерій для залежних вибірок, ANOVA з повторними вимірами), непараметричні (критерій знакових різниць Вілкоксона); математичні та комп'ютерні методи обробки результатів і моделювання.

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 більш адекватному 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 зробити відчутний практичний внесок у подальшу розробку та вибір реабілітаційних засобів в клініці захворювань опорно-рухового апарату, що може вдосконалити або доповнити програму відновлення рухової функції верхніх кінцівок і тим самим забезпечить скорочення періоду лікування хворих.

Розробка методологічних підходів до вивчення електроміографічної активності м'язів руки людини та напрацьовані підходи математичного моделювання та обробки ЕМГ-сигналів 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 доктора біологічних наук, професора Костюкова О.І. Статистичний аналіз результатів був проведений разом із співробітником відділу фізіології рухів Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України к.б.н., с.н.с. А.В. Горковенко.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертаційної роботи були представлені для обговорення на II Міжнародному симпозиумі «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.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Коактивація м'язів

1.1.1. Функції та механізми коактивації м'язів

Явище коактивації м'язів-антагоністів обговорюється з огляду на його наслідки для механіки рухів (наприклад, збільшення 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 кінематичний ланцюг із фіксованим або вільним початком. Крім того, коактивація обговорюється в рамках гіпотези рівноважної точки та ідеї ієрархічного контролю з просторовими опорними координатами.

Тварини, включно з людьми, часто демонструють ненульову одночасну активацію м'язів з протилежними напрямками дії. Це явище було розглянуто як коактивація агоністів-антагоністів або просто коактивація **[Ошибка! Источник ссылки не найден.]**. Коактивація м'язів відома більше 100 років, починаючи принаймні з класичних робіт [17] та [18], а огляд цього феномену представлений широкому загалу майже 100 років тому [19]. Найчастіше коактивація аналізується на рівні окремих обертів суглобів. Оскільки м'язи є односпрямованими виконавчими механізмами - вони можуть тягнути, але не штовхати, - кожен ступінь свободи обертання суглоба обслуговується принаймні двома м'язами із протилежними напрямками дії. Вони зазвичай розглядаються як пари агоністів-антагоністів [20]. Агоніст генерує силу та/або момент сили у напрямку, визначеному певним завданням, тоді як антагоніст протидіє цій дії. Як результат, одним із прямих механічних ефектів коактивації в парі агоніст-антагоніст є зменшення результуючих сил та моментів порівняно з тими, які можна було б очікувати за відсутності коактивації.

Патерни коактивації м'язів-антагоністів демонструють специфічні характеристики завдання, які можуть відрізнятися в залежності від популяцій. У роботі [21] описано приклад патернів активації м'язів під час швидкого згинального руху зап'ястя, коли випробуваний сидів перед столом, верхня частина передпліччя та кисті якого була розташована вгорі. В експерименті порівнювали електроміографічні (ЕМГ) патерни у типової людини (контрольний випробуваний) з ЕМГ-активністю у молодій людини з синдромом Дауна. Особливу увагу заслуговують типові патерни ЕМГ, що чергуються (так званий трифазний патерн, розглянутий у [20]) у парах м'язів-згиначів та розгиначів, що перетинають як зап'ястя, так і ліктьовий суглоби контрольного випробуваного. На відміну від цього, у людини з синдромом Дауна спостерігались одночасні спалахи ЕМГ-активності в обох парах м'язів, що можна описати як патерн коактивації, пов'язаний із повільнішим рухом (огляд в [22]).

Коактивація не обмежується лише парами м'язів. У ряді недавніх досліджень патернів активації у великих м'язових групах використовувались методи матричної факторизації для ідентифікації груп м'язів з паралельним масштабуванням сигналів ЕМГ [23, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Такі групи розглядались як м'язові синергії [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**] або м'язові режими [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**].

У деяких випадках коактивація може включати незвичні патерни активації м'язів. Наприклад, під час натискання кінчиками пальців, функцію агоніста виконує *глибокий м'яз-згинач пальців* (FDP) - багатосухожильний м'яз з червцем у передпліччі та чотирма сухожиллями, які проходять в дистальні фаланги чотирьох пальців. Цей м'яз генерує згинальну дію в усіх суглобах, які охоплює, від зап'ястя до дистального міжфалангового суглоба. Як правило, активація цього м'яза супроводжується активацією внутрішніх м'язів руки, які поєднують згинальну дію на п'ястно-фалангові суглоби з розгинальною дією на більш дистальні суглоби пальців через так званий

розгинальний механізм [**Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Це також можна розглядати як приклад коактивації на рівні дії кінчика пальця, незважаючи на те, що FDP та внутрішні м'язи явно не охоплюють одні й ті ж суглоби, і класифікуються як згиначі.

Кількісна оцінка коактивації здійснюється за допомогою різноманітних показників, як правило, на основі безпосереднього запису м'язової активності від обох м'язів у парі агоніст-антагоніст, хоча також були введені індекси коактивації на рівні м'язових режимів [**Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Всі такі показники порівнюють активацію м'яза-антагоніста (або м'язової групи) з активацією м'яза-агоніста (або м'язової групи) або з комбінованою активацією як агоніста, так і антагоніста. В експериментах на тваринах наявність коактивації можна встановити більш точно, реєструючи стрибки в активності мотонейронів під час природних рухів [32,33]. Незважаючи на доступність численних методів, загалом не існує золотого стандарту для оцінки коактивації [34-36].

Кількісна оцінка коактивації нетривіальна, враховуючи, що сигнали активації від різних м'язів безпосередньо не можна порівняти через неминучі відмінності в умовах запису, такі як відстань від реєструючих електродів до м'язових волокон та опір тканин. Інші фактори, що сприяють проблемам кількісного аналізу коактивації, включають можливу перехресну взаємодію між сусідніми м'язами та неминучий фоновий шум в записах ЕМГ. Порівняння показників активації м'язів у людей ще складніше. Щоб обійти ці проблеми, сигнали активації м'язів повинні бути нормалізовані, іноді за рівнями активації м'язів, що спостерігаються при максимальному довільному скороченні (MVC), а іноді використовуються більш природні завдання, що впритул відповідають цільовим завданням. Типові показники коактивації порівнюють нормалізовані інтегровані рівні активації двох протилежних м'язів, наприклад, виражені як частки від їх максимальної активації.

Прикладом є такий індекс: $C_{EMG} = \min[\int EMG_{AG}; \int EMG_{ANT}] / [\int EMG_{AG} + \int EMG_{ANT}]$, де індекси AG та ANT позначають агоніста та антагоніста відповідно, а всі індекси виражаються як частки їх максимальних значень активації [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Для цього конкретного індексу значення 0,5 відповідає максимальній коактивації, тоді як значення нуля відповідає відсутності коактивації.

Потенційно більш серйозною проблемою є те, що активація м'язів не є негативною. Це означає, що коли активація одного з м'язів у парі агоніст-антагоніст дорівнює нулю, коактивація, кількісно визначена будь-яким методом, заснованим на сигналах ЕМГ, стає нульовою незалежно від рівня активації іншого м'яза в парі. Це створює проблеми як із статистичною поведінкою індексів коактивації, так і з їх розумінням. Дійсно, для ненульових, навіть дуже низьких рівнів активації обох м'язів у парі агоніст-антагоніст, індекс коактивації, такий як C_{EMG} , є функцією активації обох м'язів, але коли один з м'язів перебуває в стані спокою, індекс перестає бути функцією іншого рівня активації м'язів. Хоча коактивація м'язів є дуже поширеним явищем, її інтерпретація, як правило, обмежується аналізом механіки рухів з невеликою увагою до механізмів моторного контролю [37]. Дослідження коактивації фокусуються на патернах ЕМГ задіяних м'язів, що зрозуміло з огляду на визначення цього явища. Однак аналіз та інтерпретація таких патернів є нетривіальними і повинні виходити за межі мови активації м'язів [37].

Активація м'язів відображає безліч факторів, включаючи як низхідні сигнали мозку, так і рефлекторні ефекти периферичних рецепторів. Такі рефлекторні ефекти можуть бути дуже сильними. Наприклад, якщо людину попросять натиснути рукою на перешкоду з максимальною силою, а потім раптово перешкоду зняти, спостерігається короткочасне падіння активації м'язів-агоністів (розвантажувальний рефлекс, [38,39]); зазвичай м'яз на

короткий час перебуває в спокої. Це означає, що рефлекси здатні скасувати 100% максимального рівня ЕМГ у м'язах.

Важливість рефлексів для природних патернів активації м'язів під час різноманітних дій була продемонстрована в багатьох дослідженнях (оглянуто в [40]). Ці висновки означають, зокрема, що мозок в принципі не може призначати рівні активації м'язів, включаючи коактивацію м'язів, оскільки м'язова активація відображає як низхідні сигнали мозку, так і активність у рефлекторних петлях зворотного зв'язку. Оскільки зовнішні силові поля ніколи не бувають ідеально передбачуваними, опосередкований рефлексом внесок у активацію м'язів також непередбачуваний. Звичайно, враховуючи візуальний (або інший) зворотний зв'язок щодо змінної продуктивності, наприклад, рівень активації м'язів, випробувані можуть створити будь-яке бажане значення цієї змінної. Однак будь-яка коротка зміна зовнішніх умов призведе до швидкої зміни активації м'язів, яка потребуватиме часу для корекції на основі зворотного зв'язку.

Під час реакції нервові контрольні сигнали мозку можуть розглядатися як незмінні, тоді як рівні активації м'язів можуть демонструвати значні зміни. Навіть в ізометричних умовах, коли очевидний рух ефектора неможливий, активація м'язів призводить до змін сили, що діє на сухожилля, геометрії м'язових волокон та активації гамма-мотонейронів. Всі ці фактори впливають на спостережувані рівні активації м'язів через рефлекторні петлі, зокрема ті, що походять від сухожильних органів Гольджі та сенсорних закінчень у м'язових веретенах [37].

1.1.2. Коактивація у здорових людей

На рівні одного суглоба м'язова коактивація спостерігається у здорових людей під час різноманітних дій, починаючи від стаціонарних завдань і закінчуючи швидкими руховими та силовими завданнями. Наприклад, якщо людину просять підтримувати постійний рівень крутного моменту суглоба в ізометричних умовах, зазвичай може спостерігатися низький рівень активації

м'язів-антагоністів [41,42]. Під час швидких односуглобових дій, як рухів, так і формування сили в ізометричних умовах, типовий трифазний патерн ЕМГ показує збільшення активації антагоніста під час початку дії одночасно з першим сплеском активації м'яза-агоніста, який створює крутний момент в бажаному напрямку [20]. Амплітуда цієї ранньої коактивації зростає разом зі швидкістю дії та інерційним навантаженням [43, 44]. У рамках спрощеної схеми, прийнятої в цих роботах, початкова коактивація антагоніста зменшує чистий крутний момент і може розглядатися як небажана по відношенню до загальної продуктивності дії, якщо людині наказано рухатися якомога швидше. Звичайно, початкова коактивація може служити різним цілям, зокрема тим, що пов'язані зі складністю дії м'язів у суглобах в природних умовах та забезпеченням достатньої видимої жорсткості останніх [45]. Після швидкої дії спостерігається підвищений рівень м'язової коактивації, який зникає за відносно довгий проміжок часу (близько декількох секунд) [44, 46].

Подібні патерни коактивації м'язів спостерігаються під час більш природних завдань, із залученням декількох суглобів та м'язів **[Ошибка! Источник ссылки не найден., 48]**. Особливим прикладом є завдання стояти в полі тяжіння. Низький рівень м'язової коактивації може спостерігатися під час природного стояння, а величина коактивації м'язів збільшується під час стояння в таких складних умовах, як такі, що пов'язані зі зменшенням площі опори або низьким тертям між стопами та опорною поверхнею [49-53]. Також, здорові люди можуть виявляти патерни коактивації у реакціях на постуральні збурення. Під час постуральних завдань, пов'язаних з передбачуваними збуреннями, як випереджувальні, так і компенсаційні постуральні корекції можуть демонструвати патерни коактивації [54]. Повідомлялося про коактивацію агоніста-антагоніста в м'язах рук під час підготовки до хапального руху та реакції на удар [55,56]. Коли випробуваний, що стояв, отримував навантаження, патерни коактивації в м'язах рук могли супроводжуватися взаємними патернами в м'язах ніг і тулуба [57].

1.1.3. Коактивація у людей із порушеннями рухів

Люди з порушеннями рухових здібностей зазвичай демонструють підвищений рівень коактивації м'язів. Ці спостереження призводять до розуміння походження та функціональної ролі коактивації важливим для таких прикладних областей, як рухові розлади та рухова реабілітація. Зокрема, молоді дорослі з синдромом Дауна демонструють нетипові патерни активації м'язів з переважанням коактивації під час швидких дій кінцівок [21], а також під час коригування збурень, як передбачуваних [58] так і коригуючих [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. У ряді досліджень повідомлялося про підвищений рівень коактивації під час рухів здорових людей похилого віку [60-62]. У пацієнтів з різними неврологічними розладами спостерігається підвищений рівень коактивації м'язів. Зокрема, підвищена коактивація була описана як типова ригідність Паркінсона [63,64], спастичність як спинномозкового, так і супраспінального походження [64-66], ДЦП [Ошибка! Источник ссылки не найден.], дистонічні розлади [68], вестибулярні розлади [69], розлади мозочка [70] та інсульт [71]. Зокрема, [66] задокументували кореляцію між показниками м'язової коактивації та індексом спастичності Ешворта. Підвищений рівень коактивації також був описаний у пацієнтів з ортопедичними проблемами та хворих з болем у попереку [72-74], вказуючи на те, що коактивація може відображати нервові процеси, адаптованих захворюванню. Зниження коактивації іноді розглядається як мета терапії [75]. Хоча багато з вищезазначених досліджень інтерпретували коактивацію м'язів як адаптивний патерн, що дозволяв виконувати функціональні рухи в складних умовах, є також повідомлення, що підвищений рівень коактивації у здорових людей може бути потенційно небезпечним фактором, зокрема, провісником розвитку болі у попереку [76]. Отже, адаптація чи неадаптивність коактивації? Хоча на це питання немає однозначної відповіді, низка спостережень вказує на її неадаптивну роль. Сюди можна включити кращу продуктивність після тренування, що супроводжується низьким рівнем коактивації [49] та досить високий рівень

коактивації у завданнях, які сприймаються як більш складні та пов'язані з гіршою продуктивністю [37]. Цей висновок також підтверджується зниженням показників коактивації м'язів, що супроводжувалося покращенням продуктивності по мірі тренувань у здорових людей, руховим розвитком у немовлят та терапією у тих, хто пережив інсульт [71; 77-79].

1.1.4. Нейрофізіологічні механізми коактивації

Інформація про роль різних нейрофізіологічних механізмів у коактивації м'язів надходить із досліджень, які формують три основні групи. Більшість прямих відомостей походить від інвазивних досліджень на тваринах з безпосередньою стимуляцією та/або записом з нейрофізіологічних структур [32, 33, 80]. Інші дослідження припускають, іноді неявно, що зміни в патернах ЕМГ з патологією в певній нейрофізіологічній структурі відображають роль цієї структури у спостережуваних патернах. Третя група досліджень робить подібний висновок на основі кореляції між активністю в конкретних структурах мозку та рівнями коактивації м'язів [82] або на патернах активації м'язів, викликаних стимуляцією конкретних областей мозку [83-85]. Усі три групи надають непереконливу інформацію. По-перше, узагальнення висновків, зроблених на основі досліджень тварин, до нейрофізіологічних механізмів у людей є сумнівним. По-друге, кореляція між рівнями активації, зафіксованими у двох об'єктах, наприклад, структурі мозку та парі агоніст-антагоніст, не означає, що один із них причинно пов'язаний з іншим. По-третє, можуть бути внески в патерни активації м'язів, які не пов'язані безпосередньо з маніпуляцією з певною структурою мозку: наприклад, спричинені рефлекторними внесками та адаптаційними змінами в інших відділах центральної нервової системи.

Внесок нейронної структури спинного мозку в коактивацію м'язів, ймовірно, невеликий [86]. Зокрема, спинномозкові рефлекси, як правило, призводять до реципрокних ефектів на активацію м'язів у парах агоніст-антагоніст або груп м'язів. У здорових людей моносинаптичні рефлекси (такі

як Н-рефлекс і сухожилковий міотатичний рефлекс), як правило, обмежуються лише однією з м'язових груп (включаючи синергічні м'язи) у парах агоніст-антагоніст і як правило з одночасним пригніченням активності в м'язовій групі антагоністів. Полісинаптичні рефлекси, такі як стретч-рефлекс, згинальний рефлекс, перехресний розгинальний рефлекс та тонічний вібраційний рефлекс, зазвичай призводять до активації декількох груп м'язів. Однак на індивідуальному рівні суглобів ці рефлекси зазвичай призводять до активації лише однієї групи м'язів з пари агоніст-антагоніст без активації антагоністів або навіть із пригніченням ЕМГ антагоніста.

Коактивація зазвичай розглядається як доповнюючий та конкурентний механізм реципрокного гальмування [86]. Було показано, що під час коактивації м'язів реципрокне гальмування зменшується [87]. Цей ефект, можливо, опосередкований фасилітацією клітин Реншо [88], які інгібують Іа-інтернейрони [89] і, отже, зменшують реципрокне гальмування. Спостереження у пацієнтів зі спастичністю, яка характеризується перебільшеними рефlekсами, найчастіше демонструють змінні патерни активації м'язів або активації лише одного з м'язів у парі, що призводить до спазмів згиначів або розгиначів. З іншого боку, спастичність може призвести до надмірної коактивації м'язів [90], яка може бути зменшена за допомогою лікарської терапії, такої як інтратекальна ін'єкція баклофену [91].

Центральні генератори патернів спинного мозку, такі, що беруть участь у генерації локомоції, рухів витирання або дряпання, також, як правило, виробляють поперемінні сплески активації м'язів без значної коактивації [92]. У сукупності ці спостереження дозволяють припустити, що часто спостерігаються закономірності, пов'язані з коактивацією м'язів, які вирішальним чином залежать від супраспинальних процесів, що беруть участь у контролі руху. Цей висновок також підтверджується дослідженням змін у коактивації м'язів із втомою [93]. Дослідження Хамфрі [94, 95] дали найбільш прямі докази участі моторної кори у явищі коактивації. У цих дослідженнях були описані дві популяції нейронів первинної моторної кори мавповидних

приматів. Активація нейронів в одній із популяцій викликала взаємні зміни активації в парі агоніст-антагоніст, тоді як активація нейронів в іншій популяції спричинила паралельні зміни активації агоніста та антагоніста, що еквівалентно модуляції рівня їх коактивації. Однак ці спостереження залишаються суперечливими, оскільки вони не були відтворені в подальших дослідженнях. Більшість досліджень ефектів активації кортикальних нейронів надали докази реципрокних ефектів: активація м'язової групи не супроводжувалась змінами або пригніченням активації м'язів-антагоністів [96]. Однак інші дослідження з використанням транскраніальної магнітної стимуляції надали докази як взаємного, так і невзаємного впливу на кортикоспінальну збудливість [83, 85].

Слід зазначити про потенційну роль мозочка та базальних гангліїв у коактивації. Перша думка про важливість мозочка для коактивації м'язів була зроблена, мабуть Тілні та Пайком ще в 1925 році [19]. Зв'язок між активністю мозочка та коактивацією підкреслювався в подальших дослідженнях [81; 82; 97]. Висунуто гіпотезу про те, що зміни активності клітин Пуркін'є пов'язані з коактивацією [80], можливо, пов'язаною зі стабілізацією суглобів кінцівки, що не беруть безпосередню участь у завданні. Значення мозочка для коактивації отримало підтримку в клінічних дослідженнях. Зокрема, пацієнти з мозочковою атаксією виявляють надмірну коактивацію агоністів-антагоністів [70]. Також показано, що стимуляція мозочка зменшує коактивацію у пацієнтів зі спастичністю [84]. Моделювання мозочкового контролю вертикальної рівноваги припускає, що додавання невеликих кількостей коактивації покращує відповідність даним людини [98]. У ряді досліджень зафіксовано кореляцію між показниками коактивації та клінічними ознаками хвороби Паркінсона, такими як ригідність [63; 99, 100].

Загалом, два основні ланцюги, кортико-церебелярно-таламо-кортикальний та кортико-базально-таламо-кортикальний, схоже, відіграють важливу роль у визначенні патернів коактивації. Використовуючи термінологію, запропоновану [101], можна сказати, що розподілені модулі

обробки в мозку визначають коактиваційні патерни, які спостерігаються на периферії.

1.1.5. Зв'язок коактивації з механікою руху

Типові інтерпретації явища м'язової коактивації зосереджуються на його ролі в механіці руху. Ці інтерпретації зосереджуються на двох ефектах коактивації на механіку руху: швидкості та стабільності дії. Імовірно, обидва зумовлені зміною властивостей жорсткості задіяних ефекторів [80; 102, 103], тобто їх здатність генерувати резистивні сили (моменти) на одиницю переміщення.

Розслаблені м'язи протистоять викликаному ззовні розтягуванню, подібно до відносно поступливих пружин [104, 105]. Цю залежність можна локально лінеаризувати та виразити, використовуючи коефіцієнт k , який називається «видимою жорсткістю»: $\Delta F = -k\Delta L$, де F означає силу, а L - довжину. Активація м'яза призводить до набагато крутішої залежності $F(L)$ або, іншими словами, до більших величин k . Це збільшення k можна спостерігати в деаферентованих м'язах, тобто м'язах без рефлексів [37]. Інтактні м'язи з рефlekсами демонструють ще більші значення k , і вся характеристика $F(L)$ стає більш лінійною [106].

Якщо розглядати ефектор, наприклад, суглоб, з єдиним кінематичним ступенем свободи, який обслуговується кількома м'язами, що діють паралельно (не має значення, агоністи вони чи антагоністи), у лінійному наближенні видима жорсткість ефектора буде представляти суму значень видимої жорсткості для окремих м'язів: $k_{EFF} = \sum k_M$, де індекси означають ефектор і м'яз, відповідно. Це одна з причин, коли коактивації призводять до збільшення видимої жорсткості ефектора, такого як суглоб [87]. Якщо активний лише один м'яз (коактивація відсутня), видима жорсткість обертання суглоба, k_J , визначалася б $T(\alpha)$ характеристикою для цього м'яза. Якщо м'яз-антагоніст виявляє ненульову коактивацію, загальна характеристика суглоба стає крутішою, що відповідає більшому k_J .

Оскільки м'язи мають пружні властивості, швидкість руху, викликаного скороченням м'яза, визначається як зміною параметрів нейронного контролю до цього м'яза (наприклад, λ в рамках гіпотези рівноважної точки [104] так і видимою жорсткістю ефектора (визначена c -командою [107]). Дійсно, лінійна система «маса-пружина» характеризується частотою: $\omega_0 = \sqrt{k/m}$, де m – маса [108]. Швидкі переходи (рухи) можливі лише в системах з досить високим ω_0 , що вимагає високого k . Відповідно до цього простого аналізу повідомляється про підвищення рівня коактивації як для дуже швидких рухів, так і для ізометричних скорочень [42, 43; 109]. Збільшення інерційного навантаження (m) вимагає пропорційного збільшення k , щоб підтримувати швидкість руху порівняно високою. Дійсно, рухи проти підвищених інерційних навантажень характеризуються вищими показниками коактивації м'язів [43]. Цей спрощений аналіз застосовується лише до систем, які можуть бути адекватно виражені за допомогою лінійних наближень другого порядку. Це викликає великі сумніви щодо м'язів та суглобів та кінцівок людини [40]. Співвідношення між видимою жорсткістю суглобів і стабільністю пози є більш неоднозначними. Якщо розглядати єдиний суглоб, дійсно, коактивуючі м'язи та збільшення k призводять до сильнішого опору зміщенням, спричиненим зовнішніми силами. Якщо визначити постуральну стабільність суглоба як здатність демонструвати невеликі відхилення від бажаної пози при зміні зовнішніх сил, суглоби з вищим k мали б менші кінематичні відхилення при даній зміні зовнішньої сили, тобто більшу стійкість. Існує дещо більш тонкий наслідок збільшення k , який є зменшенням коефіцієнта згасання: $\sigma = b/2\sqrt{mk}$, де b - згасання (у лінійному наближенні другого порядку). Отже, можна очікувати, що суглоб з вищою коактивацією матиме більш тривалі коливання після короткого збурення зовнішньої сили, що може розглядатися як ознака поганої стійкості. Цю проблему можна пом'якшити збільшенням коефіцієнта демпфування, b , про яке повідомлялося паралельно збільшенню

активації м'язів і k , таким чином, що коефіцієнт демпфування залишається майже незмінним [110-114].

Попередній аналіз застосовується до ефекторів, таких як суглоби та багатосуглобові кінцівки, з фіксованим початком. Дійсно, у більшості досліджень односуглобових рухів випробуваний сидів на стільці, з фіксованим тілом. Як результат, передача збурюючих сил від кінцівки до тулуба не розглядалася як потенційно дестабілізуючий фактор.

1.2. Синергія м'язового скорочення

Синергію м'язів можна охарактеризувати як синхронну активацію певної групи м'язів, що в кінцевому рахунку сприяє реалізації конкретного руху. Термін м'язової синергії, або моторної синергії, широко використовувався в літературі для опису патернів активації м'язів, які спільно діють під час певного рухового акту [115, 116]. Як активація групи м'язів, що сприяють певному руху, синергія може розглядатися як метод зменшення розмірності з умовного виходу (електрична відповідь моторних одиниць) на умовний вхід (сигналізація вищих нервових центрів) для того, щоб відслідковувати ступінь свободи в межах моторного контролю. Це відбувається згідно двох гіпотез: 1. центральна нервова система (ЦНС) може виконувати моторне завдання, контролюючи набагато меншу кількість змінних за допомогою синергії м'язів; 2. моторні примітиви (наприклад, синергізм м'язів) розглядають як будівельні блоки, які можуть бути об'єднані разом для виконання певного моторного завдання; тобто досягається низька обчислювальна вартість в межах модульного контролю. Деякі дослідники припускають, що синергією є активація групи м'язів, що беруть участь у певному русі, в якому кожен м'яз сприяє лише одному синергізму. Є докази, однак, як за, так і проти існування таких м'язових синергій [117, 118]. Оскільки нервова система не є безпосередньо вимірною структурою, найнижчий рівень вихідної ієрархічної моторної системи контролю досліджується за допомогою неінвазивної поверхневої електроміограми (sEMG). Отримані EMG патерни відображають

суперпозицію м'язової синергії, при цьому коефіцієнти активації, м'язова синергія та моторні примітиви залежать від поведінки та чинників навколишнього середовища [119-121].

Цілеспрямовані рухи є ефективними та точними рухами, які здатна реалізувати людина, але деякі неврологічні захворювання і травми спинного мозку можуть призводити до втрати цієї здатності. М'язові синергії є будівельними блоками, що використовуються ЦНС для управління цілеспрямованими рухами у просторі [122]. Дослідники припускають, що довільні рухи людини контролюються через ієрархічні структури. У цілеспрямованому русі, інформація проходить через асоціативну кору до областей моторної кори. Первинна моторна кора отримує фіксовані моделі руху з процесуальної пам'яті і також велику кількість даних з лімбічної системи, асоціативної кори, сенсорних областей, базальних гангліїв і мозочка. Моторні команди трансформуються в м'язову активність за допомогою ЦНС для виконання рухів, і кооперацію при формуванні синергізму м'язів. Синергетичні моделі руху передаються до м'язів як моторні команди. Базуючись на безпосередньому відображенні початкового стану руки та відповідності певним патернам м'язової активності, існує чимало доказів того, що ЦНС може спростити контроль цілеспрямованого руху через поєднання декількох синергій м'язів [115; 122-124].

В роботі [125] розглянуто гіпотезу про те, що в цільових рухах людини при різних швидкостях використовуються подібні м'язові синергії. Попередні дослідження також вивчали наявність подібних синергізмів м'язів у цільових рухах за допомогою різних протоколів. Були дві моделі синергізму м'язів які в основному досліджувались в літературі, а саме синхронні і змінні в часі (асинхронні) синергії [117]. д'Авелла та його співробітники головним чином вивчали асинхронну модель синергії м'язів, використовуючи різні протоколи на вертикальній площині, що складається з точки переходу, точки-точки, а також руху назустріч мішені, місцезнаходження якої змінюється після ініціації руху [119, 122, 126]. Досліджувалась складність асинхронних

виділених синергій і вважалося, що синергія м'язів є будівельними блоками, що використовуються ЦНС для управління цілеспрямованими рухами. У подібному дослідженні Delis et al. [127] проаналізовано синхронні та асинхронні синергії, в одноразовій задачі з швидким довільним цільовим рухом на горизонтальній площині. Незважаючи на те, що асинхронна синергічна модель зменшує розмірність проблеми, вона є складною моделлю, що фіксує меншу у відсотковому відношенні мінливість даних [117, 127]. В [128], Delis et al. розширили свої дослідження запропонувавши метод декомпозиції, щоб зробити синергії, залежні від завдання, більш очевидними.

Muceli et al. [5] досліджували можливість опису багатосуглобового цільового завдання верхньої кінцівки шляхом лінійної комбінації обмеженої кількості м'язових синергій, спільних для багатьох напрямків. Крім того, Muceli et al. [129] перевірили гіпотезу про те, що нейронний контроль м'язів під час складних цільових рухів, визначається реорганізацією синергізму м'язів щодо умов контролю. Синхронні м'язові синергії у постуральних реакціях людини та контролі рівноваги досліджували Torres-Oviedo et al. [121, 130].

1.2.1. Роль м'язової синергії у контролі імпедансу кінцівок

Контроль імпедансу кінцівок центральною нервовою системою (ЦНС) був предметом багатьох досліджень і дебатів протягом останніх трьох десятиліть. Численні експерименти та теоретичні аналізи були проведені з метою вивчення біомеханічних та нервово-м'язових можливостей ЦНС для регулювання імпедансу кінцівок [131-152]. Домінуюча парадигма, що використовувалась в багатьох дослідженнях полягає в аналізі жорсткості, яку людська рука може створювати в кінцевій точці (тобто руці) при досягненні заданих положень в горизонтальній площині перед випробуванням, який сидить. Одна група експериментальних висновків полягає в тому, що після деяких тренувань, ЦНС може в різній мірі регулювати орієнтацію і ексцентричність еліпсів жорсткості руки для виконання завдання більш

надійно і ефективно, ніж до тренування [131, 134, 135, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Інша група експериментів заключає, що ЦНС не може довільно регулювати жорсткість кінцевих точок, і що вона здатна обертати орієнтацію еліпсоїда жорсткості близько 30° [145, 150, 151]. Синергія, яка визначається як корельована активація декількох м'язів з використанням невеликої кількості патернів координації, є теоретично одним із способів спростити контроль руху у високо надлишкової мускулатурі хребетних. Вона також спостерігалася за допомогою вимірювань ЕМГ при цільових рухах рукою [149]. Існує велика кількість літератури з аналізу та синтезу жорсткості кінцевої точки в роботизованих кінцівках [137, 153-156]. Теоретичні внески і висновки цих досліджень робототехніки не залежать від механізмів і обмежень сенсомоторного контролю з боку ЦНС і, отже, є гарною теоретичною основою для розробки та інтерпретації експериментів з вивчення нейромеханічних можливостей біологічних кінцівок як у присутності, так і відсутності синергії. У [157] такий підхід використовувався для порівняння теоретичних прогнозів з експериментальними результатами шляхом реєстрації з декількох м'язів пальців. У цій роботі з метою розробки біологічно натхненних стратегій маніпуляцій для антропоморфної руки дослідили, як центральна нервова система людини використовує надлишкову нервово-м'язово-скелетну біомеханіку рук для переходу між станами. Використовуючи протокол експерименту, де суб'єктам пропонувалося перейти між контрольними станами з однаковою силою кінцевого ефектора, але з різними вимогами жорсткості, спостерігали, що деякі суб'єкти використовували однакову синергію м'язів для обох станів, підтримуючи однакову синергію протягом усього переходу, а інші суб'єкти використовували дві різні синергії м'язів для виконання двох умов шляхом швидкого переходу від однієї синергії до іншої. Було висунуто припущення, що люди, як правило, намагаються використовувати одну і ту ж синергію м'язів для виконання двох завдань, коли це можливо, для оптимізації простоти та швидкості над енергією.

Інша робота [158] досліджує вплив синергії м'язів на синтез жорсткості кінцевої точки та заощадження енергії. Для цього вони застосовують принципи робототехніки в новій обчислювальній постановці для систем, керованих сухожиллями, що дозволяє легко і ефективно аналізувати діапазон, в межах якого можна змінити жорсткість кінцевої точки кінцівки. Більш конкретно, мається на увазі величина жорсткості кінцевої точки в різних напрямках, які можуть бути математично апроксимовані еліпсом жорсткості. З інженерної точки зору, це можна назвати діапазоном «реалізацій жорсткості», оскільки кожен з них є прикладом нейромеханічних можливостей кінцівки. Вивчаючи реалізації жорсткості в присутності та відсутності синергії м'язів по всьому робочому простору, було виявлено, що синергія різко знижує здатність ЦНС синтезувати довільний еліпс жорсткості.

Через надмірність м'язів може бути кілька способів досягти будь-якого можливого еліпса жорсткості. Такий набір численних нейронних команд, які можуть досягти даної реалізації, є його "можливим набором активації" [159, 160]. Тому можна оптимізувати цей набір, щоб знайти патерн активації м'язів, який дає бажану жорсткість кінцевої точки при мінімальних енергозатратах.

Постає питання, чи в моделях з набагато більшою кількістю м'язів досяжність жорсткості є "достатньо доброю" для звичайної щоденної роботи кінцівки; і якщо так, то з функціональної точки зору ця знижена пластичність може не бути абсолютним недоліком. В роботі [158] обговорювали це важливе питання в контексті надмірності м'язів для реалізації статичних сил, безперешкодного руху кінцівок та їх комбінацій [161-165]. Важливим є те, що завдання реального світу є предметом нейроетології, що включає еволюційне та порівняльне дослідження механістичного контролю природної поведінки нервової системи [166-168]. У цьому контексті наявність більшої кількості (або навіть набагато більше) м'язів, ніж суглобів, є відповідною анатомічною адаптацією для задоволення численних обмежень. Це пояснюється тим, що природна поведінка визначається численними і часто конкуруючими обмеженнями, які, природно, значно зменшують можливий набір активації (а

отже і можливі вихідні (кінцеві) набори) набагато більше, ніж редуccionістські експериментальні завдання, які ми часто вивчаємо [159, 169]. Таким чином, ступінь і якість надмірності не можуть бути виражені просто як кількість м'язів. Саме структура і розмірність можливого набору активації (після врахування всіх відповідних обмежень) допомагає нам побачити надмірність м'язів з точки зору нейроетології. Досить критичного огляд класичної концепції м'язової надлишковості представлений у [160]. Наприклад, у разі отримання активної жорсткості кінцевої точки під час руху кінцівок під час маніпулювання об'єктом, нервова система повинна генерувати нейронні команди, координовані протягом усього періоду руху, принаймні одночасно: встановити необхідний розмір, форму і орієнтацію кінцевої точки [149]; визначити напрямок, швидкість і тривалість руху [132]; контролювати необхідні зусилля і моменти сил в кінцевій точці [157]; врахувати вплив зовнішніх збурень [170]; регулювати активність у пулах α -мотонейронів для отримання необхідних крутних моментів суглобів згідно з класичною проблемою розподілу зусиль м'язів [171, 172]; координувати взаємне інгібування пулів α -мотонейронів через укорочення і подовження м'язів [173]; налаштування γ -збудження і / або інгібування стретч рефлексу в м'язах, що зазнають ексцентричних скорочень [174, 175]; посередницькі інтернейронні взаємодії [176]; задовольняти тимчасові обмеження швидкостей провідності, динаміки збудження-скорочення м'язів і константи часу активації / деактивації [177], задля забезпечення безперервності цих нейронних команд при поступальних рухах.

1.2.2. Синергія в координації рухів

Слід відзначити, що власне термін «синергія» передбачає уніфікуючу концепцію в міждисциплінарній площині, яка охоплює комплементарні нейронні, обчислювальні та поведінкові підходи. Однак цей термін не використовується різними дослідниками в синонімічному значенні, але має суттєво різні значення в залежності від підходу до дослідження. Маючи багато

операційних визначень для одного терміну, стає важко використовувати його як описову або пояснювальну концепцію, але вона залишається всеохоплюючою і безсумнівно необхідною.

Незважаючи на відносно молодий вік, сфера моторного (рухового) контролю створила низку поглядів та моделей, які охоплюють багато часто суперечливих теоретичних та методологічних точок зору. Це ускладнює «узгодження» перспектив і формування більш інтегрованої картини, щоб побачити, де вони можуть поєднуватися, навіть якщо вони, по суті, досліджують одну проблему. Однією з впливових фігур [178] у вивченні узгодженої рухової поведінки був російський фізіолог Микола Бернштейн. Він вивчав координацію, використовуючи як поведінкові, так і нейрофізіологічні підходи. Комплексна модель, описана в його роботах по „побудові руху”, написана понад 70 років тому і частково перекладена в 1996 році [179], досі не має аналогів у своїй сфері [178, 180], проте її визнання є сповільненим, ймовірно, через затримку публікації. У ній він надав докладний опис того, як координований рух був побудований через функціональні і структурні пристосування між чотирма «рівнями»: тоном, синергіями, простором і діями, кожен з яких відповідав конкретним структурам в нервовій системі. Ця менш відома робота Бернштейна все частіше цитується, і тому доцільно скористатися можливістю використати його роботу як "координаційну структуру", щоб об'єднати деякі з поточних точок зору в цілісну картину. Дослідження координації не рідко посиляються на формулювання «проблеми» моторного контролю Бернштейна. Враховуючи велику кількість елементів в системі, існують численні або надлишкові рухові рішення для досягнення тієї ж самої задачі або кінцевої мети; "проблема" полягає в тому, щоб визначити, як система щоразу приходить до даного рішення, з численних доступних варіантів. У багатьох відношеннях це стало визначальним питанням дисципліни [181], що стосується як нейронних, так і поведінкових підходів. Інтуїцією Бернштейна було те, що для того, щоб складна система стала керованою і таким чином

вирішила проблему моторного контролю, кількість елементів («ступенів свободи»), що підлягають індивідуальному контролю, повинна бути меншою, ніж сума доступних [182]. Можливо, що цей принцип низькорозмірного контролю може працювати на декількох рівнях в моторній системі [181]. Якщо розглядати синергію як організаційний принцип, то [183] описали запропоновані рішення для «проблеми» в трьох формах: елімінації, оптимізації та синергії. Поведінкові підходи відзначають елімінацію ступенів свободи через «завмирання на кінематичному / суглобовому рівні» [184], тоді як обчислювальні підходи підкреслюють координацію як рішення проблеми оптимізації [185]. Посилаючись на визначення координації, згаданого вище, третє рішення полягає в забезпеченні організації шляхом встановлення «робочих» зв'язків, передбачених спочатку через "функціональні зв'язки" [182, 186], які об'єднують елементи в групи, які потім можна контролювати і спрямовувати як одну змінну [187], або об'єднані в гнучкі механізми [Ошибка! Источник ссылки не найден., 188], що таким чином спрощує контроль. Ця елегантна ідея стала наріжним каменем великої частини теорії моторного контролю та експерименту, і була вкладена в термін синергія [183, 190]. Незважаючи на те, що вона стала синонімом Бернштейна, конструкція синергії спочатку приписувалася неврологу Чарльзу Бабінському (1857-1932) [191]. Щоб дистанціюватись від старих конотацій слова синергія як жорсткого стереотипного рефлексу, регулярно використовувалися альтернативні терміни, наприклад: координаційна структура [184, 192, 193], мода [194], модуль [195], примітив [176], узгодженість і коаліція [180, 196]. Таким чином, поняття «синергії» в певному сенсі забезпечує уніфікуючу концепцію в межах досить варіативної сфери моторного контролю. Однак для тих дослідників, які використовують його, терміни, перераховані вище, часто не використовуються як синоніми, але мають різні конотації в залежності від їхнього дослідницького підходу, і сама синергія повністю переглянута в деяких випадках [183]. Отже, термін вимагає ретельної демаркації, щоб уникнути плутанини.

У нейрофізіологічному підході найбільш стійка ідея синергії близька до її раннього значення як функціонального зв'язку. «М'язові синергії» і пов'язані з ними поняття низькорозмірного контролю існували протягом багатьох років, такі як рефлекси [197], центральні генератори патернів [198] і спінальні області сили [199]. В роботі [Ошибка! Источник ссылки не найден.] визначили синергію як «когерентні активації в просторі або часі групи м'язів». Концептуалізовані як будівельні блоки для руху, вони представляють мінімальну кількість базових елементів, які можуть генерувати всі рухи в межах поведінкового репертуару. Запропоновано, що залучення м'язів у певні групи, забезпечує спрощений, низькорозмірний простір для контролю замість того, щоб намагатися координувати всі м'язи індивідуально [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Загальний експериментальний підхід полягав у вимірюванні електроміографічних (ЕМГ) сигналів від великої кількості м'язів під час виконання складних рухових актів, а також для використання методів матричної факторизації для визначення набору незалежних синергій, які потім пов'язуються з відповідними змінними певної задачі [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Bizzi та його колеги були впливовими тут [115], з різними підходами, включаючи прямі електричні [199] та хімічні стимуляції (іонтофорез) спинного мозку [200, 189]. Поведінкові дослідження на інтактних [Ошибка! Источник ссылки не найден.] та спіналізованих тваринах [199] підтримали модульний контроль. Наприклад, дослідження з використанням механічної стимуляції шкіри, що викликає рухи лапок у жаб, [Ошибка! Источник ссылки не найден.] показали, що поєднання трьох змінних у часі синергій, отриманих з одночасного запису вихідних даних з багатьох м'язів, може пояснювати повний спектр природних оборонних рухів жаби. Існують також докази на кішках [201, 202] і чимало досліджень з локомоції людини і тварин, що додатково підтримує модульний погляд на поведінку. Наприклад, [Ошибка! Источник ссылки не найден.] продемонстрували, що отриманий сигнал ЕМГ від 32 м'язів людини під час пересування на біговій доріжці можна звести до моделей тимчасової активації

лише п'яти незалежних компонентів. Таким чином, існує велика кількість доказів для синергії м'язів як основних модулів контролю [203], але, незважаючи на це, ця точка зору залишається суперечливою, з постійними спекуляціями щодо того, чи є такі механізми нейронного походження або артефактами завдання або біомеханічними обмеженнями.

1.3. Нелінійні властивості системи рухового контролю

1.3.1. Модуляція фузимоторного контролю м'язів-антагоністів

Рух є продуктом взаємодії між нервовими сигналами та динамікою опорно-рухового апарату, що залежить від анатомії кінцівок [224–227]. Потім проблема моторного контролю вирішується в системі з поєднаними нейронними та механічними динамічними елементами [228-230]. Тому взаємозв'язок між нервовими сигналами, що зумовлюють скорочення м'язів, і рухом, що виникає, є нелінійним. Скорочення м'язів породжують сили, які є сумою активних моментів, що визначаються агоністичними або антагоністичними взаємозв'язками між моментами сили м'язів навколо заданої осі обертання суглоба. Жорсткість суглобів є результатом синхронного скорочення м'язів-антагоністів. Однак, не знаючи моментів сили і рівня рекрутингу моторних одиниць, часто важко оцінити експериментально жорсткість суглобів за допомогою поверхневої електроміографії. Деякі дослідження оцінюють синхронне скорочення, використовуючи "втрачене скорочення", тобто мінімальне значення передбачуваного рекрутингу м'язів-антагоністів [231-232]. Інші дослідження вимірюють жорсткість суглобів більш безпосередньо використовуючи зовнішні збурення [233–235]. Ці дослідження показали, що як скорочення, так і ригідність змінюються відповідно до вимог завдання, так що скорочення збільшується в нових, точних або складних завданнях, а результуюча жорсткість залежить від динаміки кінцівок. Вважається, що жорсткість суглоба і, можливо, цілої руки є контрольованим параметром в ЦНС, що забезпечує стабільність руху [236,

135]. Важливим питанням моторного контролю є те, як реалізується синхронне скорочення м'язів-антагоністів, які модулюють жорсткість суглобів і стабільність руху в цілому.

Добре встановлено, що на периферичному рівні ЦНС первинні афференти (Ia) від м'язових веретен можуть підвищувати активність відповідного м'язу та його агоністів, тим самим збільшуючи їх ригідність, завдяки відповідному моносинаптичному рефлексу [237]. Також добре встановлено, що той самий зворотний зв'язок Ia через інтернейрон може пригнічувати активність м'яза-антагоніста, сприяючи реципрокній активації м'язів під час руху [238, 239]. Внесок цих шляхів у активацію м'язів може модулюватися за допомогою активності динамічних та статичних γ -мотонейронів, які змінюють профіль активності Ia аферентів [240]. Під час руху динамічний компонент фузимоторного контролю змінює головним чином чутливість аферентів Ia до швидкості скорочення, тоді як статичний компонент переважно змінює чутливість до довжини [241, 242]. Як саме змінюється активність γ -мотонейронів при цілеспрямованих рухах у людей, невідомо (загальні огляди досліджень можна почитати тут [242, 243]). Однак вплив фузимоторного контролю на формування вихідного сигналу м'язового веретена можна чітко класифікувати незалежно від того, постійний фузимоторний контроль або змінюється під час руху. У першому випадку він визначається як статичний режим, де активність γ -мотонейрону залишається незмінною під час даного руху, але його рівень змінюється між різними типами рухів, регулюючи чутливість м'язового веретена до очікуваних вимог завдання [244, 245]. В якості альтернативи, зворотний зв'язок Ia може бути пов'язаний з поточною моторною активністю за допомогою α - γ -коактивації, де чутливість м'язових веретен зберігається під час скорочення м'язів шляхом поєднання активності γ -мотонейронів з активністю α -мотонейронів [246, 247]. Фузимоторний контроль, забезпечений β -мотонейронами, які іннервують як екстрафузальні, так і інтрафузальні м'язові волокна [248], також може модулювати аферентну активність Ia. Однак у роботі [249] при використанні

корелятивного дослідження ефект β -мотонейронів не відрізнявся від ефекту коактивації α - γ . З огляду на такий складний та гнучкий зворотний зв'язок Ia, який може передаватися моно- та дисинаптичним шляхами, роль, яку він відіграє у скороченні та в кінцевому підсумку жорсткості кінцівок, невідома. Було висловлено припущення, що синхронне скорочення м'язів-антагоністів може модулюватися за допомогою зменшення рівня сигналів через одночасний фузимоторний контроль, наприклад команда c у лямбда-моделі [104].

1.3.2. Інтрафузальна тиксотропія

На посилення між корковою активністю, призначеною для реалізації нейронних сигналів (тобто наміром, зусиллям), і кінцевою м'язовою реакцією можуть впливати численні фактори, і особливо скорочувальна активність скелетних м'язів. Наприклад, повторення виснажливих скорочень м'язів вводить певні розбіжності між зусиллями, що генеруються, та кортикальними моторними сигналами [250] та знижує чутливість м'язів до нервових команд [251]. На відміну від цього, після коротких максимальних скорочень або скорочень близьких до макимальних, м'язова втома може співіснувати з потенціацією після активації, явище, яке посилює подальші нервово-м'язові показники, головним чином, через посилення внутрішньом'язових механізмів [252].

Оскільки посилення між різними компонентами моторних шляхів постійно змінюється, Петерсен та співавтори [253] вказували на необхідність постійного контролю рухів за допомогою пропріоцептивних сигналів для адаптації кіркових сигналів до мінливої функціональної ефективності низхідних систем. Проте, що важливо, недавня історія скорочення також може вплинути на інтенсивність роботи м'язових аферентів та пропріоцептивне представлення. Наприклад, виконання кондиціонуючих довільних ізометричних скорочень при короткій або довгій довжині м'язів змінює пасивну жорсткість інтрафузальних волокон, коли вони повертаються

до середньої довжини. Ця властивість, що відноситься до тиксотропії, критично впливає на чутливість веретена [254, 255].

Точніше, під час довільного скорочення довжина інтрафузального та екстрафузального волокон змінюється паралельно завдяки альфа-гамма нейронній коактивації. Коли м'яз довільно скорочується на певну довжину, між актином і міозином в кінці скорочення швидко утворюються стійкі перехресні містки. Якщо м'яз скорочується на великій довжині, а потім пасивно рухається зменшуючи свою довжину (кондиціонування "hold-long"), інтрафузальні волокна слабшають, що призводить до зменшення фонових розрядів веретена [256]. На відміну від цього, якщо м'яз скорочується на короткій м'язовій довжині, а потім пасивно розтягується до більшої м'язової довжини (кондиціонування "hold-short"), інтрафузальні волокна стають напруженими, збільшуючи чутливість і фоновий розряд сенсорних закінчень веретена м'яза [255]. Оскільки сигналізація веретена у стані спокою інформує центральну нервову систему (ЦНС) про положення кінцівки [257], модуляція фонової активності веретена впливає на сенсорне сприйняття положення [258, 259]. Точніше, збільшення розрядів веретена при певній довжині м'яза, здається, призводять до того, що мозок сприймає м'яз довшим, ніж є насправді. На відміну від цього, перебування веретена у розслабленому стані призводить до того, що мозок сприймає м'яз коротше його фактичної довжини.

Фузимоторні команди та активність веретена, пов'язані з досягненням тривалих ізометричних скорочень, також можуть бути відповідальними за розвиток мимовільних після-скорочень, відомих як ефект Кенштама [260]. Зокрема, при ізометричному скороченні, що становить 30–100% від MVC протягом 30–60 с, мимовільна активність у м'язі може розвинути після припинення довільного скорочення, що призводить до відчуття легкості та / або руху кінцівки. У дослідженні Хагбарта та Нордіна [261] ефект Кенштама був перевірений на основі ізометричних скорочень медіального дельтовидного м'яза, виконаних при різних довжинах м'язу. Оскільки ефект

забезпечувався наступними ізометричними скороченнями, що відповідають вимогам "hold-short", було запропоновано, що посилена сигнальна активність веретена провокує фасилітацію моторних ланцюгів на спинномозковому та кортикальному рівнях, що в результаті призводить до генерації більших мимовільних команд. Це узгоджується з спостереженнями Стюарта та співавторів [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**], що розмір моторних потенціалів збільшується внаслідок скорочень, що виконуються при меншій довжині м'язів. Підводячи підсумок, виявляється, що природні коливання швидкості розряду аферентів веретена можуть сильно модулювати кортикоспінальну збудливість.

Щодо сенсорного сприйняття сили, Луу та співавтори [263] припустили, що тиксотропна поведінка веретена може впливати на суб'єктивне сприйняття сили у великому пальці. Дійсно, ці автори припустили, що відчуття сили виникає в результаті центральної обробки реаферентних сигналів веретена, що є фузимоторними сигналами (гіпотеза про реаферентний наслідковий розряд). Виходячи з цієї гіпотези, модуляція чутливості веретена за допомогою тиксотропії може також змінити сприйняття сили. У цей момент, тим не менш, важливо зазначити, що тиксотропія є властивістю, характерною для пасивних і помірно активних м'язів. Тобто, довільних скорочень, що становлять 10% від MVC, здається, достатньо для залучення більшості інтрафузальних волокон, тим самим усуваючи існуючу розслабленість / тонус веретена [264-266]. Отже, здається малоімовірним, що тиксотропія може насправді впливати на сприйняття сили, за винятком дуже низьких рівнів сили. Важливо також зауважити, що гіпотеза щодо реаферентного наслідкового розряду практично не підтримується в літературі. Альтернативна розповсюджена теорія полягає в тому, що напруга м'язів в першу чергу сприймається через відчуття зусилля, що виникає у мозку (*центральный наслідковий розряд* або *гіпотеза еферентної копії*). Цей процес буде походити з інтеграції копії центральних команд у сенсорні області [267]. Наскільки відомо, всі дослідження

білатерального силового узгодження, проведені в ліктьовому суглобі, дійшли висновку, що сили сприймаються через сенсорне сприйняття зусилля [268-271]. Якщо ця теорія відповідає дійсності, то тиксотропія не повинна впливати на відчуття сили, за винятком модуляції збудливих аферентів веретена через ЦНС.

1.3.3. Гістерезисні властивості м'язового скорочення

Неможливо дати адекватний опис м'язової динаміки за допомогою лінійних методів, в тому числі з використанням частотних характеристик, особливо якщо врахувати досить варіативний прояв нелінійних і нестационарних властивостей м'язового скорочення. Сюди слід включити нелінійність статичних характеристик м'язового скорочення **[Ошибка! Источник ссылки не найден.]**, а також нелінійну залежність параметрів перехідних процесів від амплітуди і знака вхідних впливів [273-278]. Крім того, описані численні прояви нелінійної сумачії окремих ізометричних скорочень [279], а також нестационарність м'язових реакцій, що виявляється у вигляді посттетанічної потенціації [280, 281], феномена "сходів" [282, 283] і багатофазної зміни зубчастого тетануса в умовах тривалої низькочастотної стимуляції м'язу [284].

Однією з головних у функціональному відношенні нелінійною властивістю скоротливого апарату є форма гістерезисного співвідношення між довжиною м'яза і силою яку він розвиває. Скелетні м'язи хребетних розвивають помітно велику силу при подовженні і меншу - при вкороченні, причому це співвідношення зберігається навіть при дуже повільних циклічних змінах довжини. У часовому представленні гістерезис проявляється у вигляді випереджаючого розвитку змін сили в порівнянні зі змінами довжини, а в координатах довжина - сила при цьому реєструються петлі з напрямком обходу за годинниковою стрілкою. Гістерезисні властивості м'язового скорочення були продемонстровані на скелетних м'язах жаби [285, 286] і ссавців [12, 287]. У той же час гістерезисні петлі, спрямовані

проти годинникової стрілки, що демонструє зміни сили по відношенню до довжини з певним запізненням, були виявлені при дослідженні літальних м'язів комах [293]. Вважають, що в останньому випадку в умовах циклічного руху відбувається не виділення енергії, як у скелетних м'язів хребетних, а навпаки, її поглинання. Завдяки цьому активні літальні м'язи функціонують в автоколивальному режимі, при цьому виникають високочастотні ритмічні рухи. Форма гістерезисних петель скелетних м'язів хребетних така, що вони зовні схожі з реакцією систем з в'язким демпфуванням. Добре відомо модельне представлення скорочувального компонента м'язу у вигляді паралельно з'єднаних пружного елемента, силова реакція якого пропорційна зміні довжини, і в'язкого демпфера з силовою залежністю, пропорційною швидкості зміни довжини. Така модель дозволяє не тільки досить добре, принаймні в якісному відношенні, описувати поодинокі скорочення і тетанічні реакції м'яза [294], а й дає таку ж спрямованість петель довжина - сила, як у реального м'язового гістерезису. По мірі зменшення швидкості циклічного руху ширина петель, пов'язана з в'язким демпфуванням, повинна зменшуватися аж до повного збігу гілок прямого і зворотного ходу. Однак виявилось, що петлі довжина - сила навіть при незначних швидкостях руху, з частотами в циклі менше 0,1 Гц, не тільки не зникають, але навіть не звужуються скільки-небудь помітно [287, 290, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Це дозволило припустити, що м'язовий гістерезис за своїми проявами нагадує поведінку систем з розподіленим тертям [287].

Гістерезисні ефекти можна зареєструвати не тільки під час змін довжини м'яза, їх залишковий прояв зберігається тривалий час і після зупинки руху. Вперше це було продемонстровано Абботом та Аубертом, які в своєму дослідженні [295] використовували трапецієвидне розтягнення і вкорочення активного м'яза. Якщо активний м'яз спочатку розтягнути, а потім зафіксувати довжину, то він розвиває більше зусилля в порівнянні зі скороченням, яке починалося в ізометричних умовах при тій же довжині. І навпаки, у м'язі, який вкорочується виникає дефіцит сили в порівнянні з ізометричним рівнем. З цих

експериментів впливає важливий висновок про те, що статичні характеристики довжина - сила не можна використовувати при аналізі власне динамічних процесів м'язового скорочення [296]. Гістерезисні ефекти, які проявляються при як завгодно низьких швидкостях руху, призводять до того, що на кривих довжина - сила немає ділянок з негативною жорсткістю, як це виникає при їх послідовній побудові в ізометричних умовах для різних значеннях довжини. Відомо, що при певних умовах ділянки з негативною жорсткістю на статичних характеристиках об'єкта регулювання призводять до нестійкості системи [297]. Гістерезисні властивості м'язового скорочення, мабуть, можуть бути одним з чинників стабілізації динаміки м'яза [287, 296]. Внаслідок гістерезисних ефектів з'являється така важлива якість активного м'яза, як залежність його жорсткості від передісторії руху. Жорсткість різко зростає, зокрема при переході від вкорочення (або ізометричного режиму) до подовження. Цю ділянку так званої короткодіапазонної (short range) жорсткості іноді трактують як псевдостреч-рефлекс, коли реакція протидії зовнішній силі, що розтягує м'яз формується самим м'язом без участі ЦНС [298]. Залежність жорсткості м'яза від передісторії руху за аналогією з відомою у фізиці властивістю макромолекулярних сполук отримала назву тиксотропії [299]. Нерідко гістерезис і тиксотропія розглядаються як синонімічні поняття.

Початок аналізу механізмів, що лежать в основі гістерезису м'язового скорочення, було покладено в експериментах, проведених на поодиноких м'язових волокнах [300-**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Застосовуючи лазерну техніку були розроблені методи прецизійного сервоконтролю довжини окремих саркомерів досліджуваного м'язового волокна. Порівнюючи силові реакції активного волокна на стандартні трапецієподібні зміни довжини саркомера при різних початкових значеннях його довжини, Едман і співавт. [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**-303] встановили, що гістерезисні ефекти післядії розтягування стають найбільш помітними, якщо довжина саркомерів перевищує 2,3 мкм. При цьому

максимальних значень досягали постійна часу релаксації сили після фіксації довжини, а також рівень перевищення стаціонарного значення зусилля над вихідним рівнем ізометричного тетануса. Збільшення довжини спокою саркомера на 14-20 нм викликало невеликий викид на записах сили, який автори інтерпретували як синхронну деформацію поперечних містків [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Ділянка підвищеної короткодіапазонної жорсткості трактують з позиції вкладу пружної деформації поперечних містків, тоді як подальше її зниження пов'язують з розривом частини містків [Ошибка! Источник ссылки не найден.].

Однією з перешкод на шляху до кількісного опису м'язової динаміки є недостатня вивченість таких складних, нелінійних, по суті, ефектів, як неоднозначність встановлення основних параметрів м'язового скорочення. Перш за все така неоднозначність відображає численні нестаціонарні властивості м'язового скорочення [284, **Ошибка! Источник ссылки не найден.-Ошибка! Источник ссылки не найден.**], але вона також може бути обумовлена і гістерезисними властивостями активного м'яза [295, **Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден., 310**]. Було висловлено припущення, що основною причиною ефектів неоднозначності є залишкові прояви гістерезису м'язового скорочення [311, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Аббот і Ауберт [295] показали, що приріст або дефіцит сили, що виникли в результаті попереднього руху м'яза, зберігаються тривалий час після його припинення. В експериментах на ізольованих м'язових волокнах також отримані переконливі дані, що свідчать про те, що результати досліджень в ізометрії не можуть бути використані для аналізу власне динамічних процесів при змінах довжини м'язового волокна [**Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.**].

Таким чином, наведені дані вказують на те, що в формуванні макропоказників м'язової динаміки бере участь велика кількість надзвичайно складних, нелінійних, по суті, а часто і нестаціонарних процесів. В результаті

цілий м'яз як динамічна система характеризується рядом нелінійних властивостей, аналіз багатьох з яких в даний час може бути проведено виключно на феноменологічному рівні. Незважаючи на появу нових експериментальних підходів до аналізу процесів м'язового скорочення на мікрорівні, традиційні фізіологічні моделі з використанням нервово-м'язового препарату *in vivo* не втратили значення. Такі дослідження можуть проводитися не тільки з метою більш точного кількісного аналізу м'язової динаміки, але і для детального вивчення сукупності центральних процесів, що беруть участь в регуляції м'язового скорочення.

РОЗДІЛ 2

МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Загалом усі експериментальні серії було поділено на дві групи. В межах першої групи досліджували динаміку ЦМК, спрямованих до м'язів, які є згиначами та розгиначами ліктьового та плечового суглобів під час створення кистю ізометричного зусилля з круговими та прямолінійними траєкторіями його напрямку в горизонтальній площині. У даній групі приймали участь вісімнадцять випробуваних (вік 19-45 років). Друга група експериментів була присвячена дослідженню патернів ЕМГ-активності м'язів згиначів та

розгиначів ліктьового та плечового суглобів під час реалізації повільних парафронтальних рухів рукою в умовах сталого ізотонічного навантаження. У даній групі прийняли участь 10 випробуваних (вік 23-29). Перша та друга групи експериментів були проведені на базі Інституту фізіології ім. О.О. Богомольця, Національної академії наук, м. Київ, Україна. Усі випробувані не мали неврологічних захворювань та порушень функцій скелетно-м'язового апарату. Загалом дослідження було проведено на двадцяти восьми добровольцях-чоловіках (вік від 19 до 45 років).

2.1. Умови проведення експерименту та експериментальна установка

2.1.1. Експериментальна установка для дослідження двосуглобових ізометричних зусиль в горизонтальній площині.

Амплітуду і напрямок зусилля реєстрували за допомогою спеціально сконструйованого двовимірного динамометра. Механічна частина останнього складалася з вертикальної металевої консолі, фіксованої на нерухомій платформі (рис. 2.1.1). До верхнього зрізу консолі кріпилося згадане вище руків'я. Консоль була виготовлена зі сталюого циліндричного стрижня діаметром 20 мм і довжиною 300 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. Товщина пластин, що залишилися, становила 5 мм. На пластини з обох боків наклеювали напівпровідникові тензорезистори, що давали змогу вимірювати два взаємно перпендикулярних компоненти сили, що прикладалася в горизонтальній площині на кінці консолі. Було забезпечено можливість такої регуляції положення тіла і руки тестованого щодо верхнього торця динамометричної консолі, щоб рука знаходилась у горизонтальній площині (використовувалося спеціальне крісло зі змінною висотою сидіння). Напрямки деформації динамометричної консолі розташовувалися щодо

тестованого у парасагітальній та парафронтальній площинах. Просторові переміщення руків'я при реалізації використаних тест-зусиль не перевищували 2.0 мм.

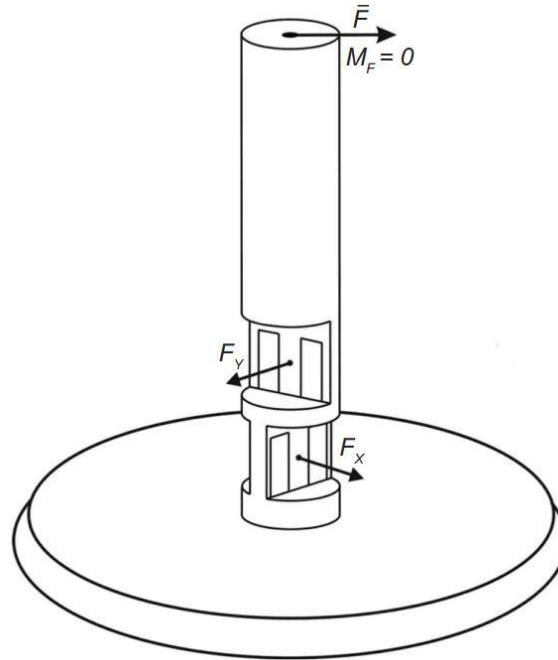


Рис. 2.1.1. Схема експериментальної установки.

\vec{F} – вектор зусилля, прикладений у горизонтальній площині; M_F – момент сили; F_x , F_y – проекції вектора \vec{F} на координатні осі.

Рука випробуваного вище ліктьового суглоба підвішувалася за допомогою тросу та лямки до стелі, що мало нівелювати дію сили тяжіння на кінцівку.

Під час експерименту людина, знаходячись у положенні сидячи, мала, тримаючись кистю правої руки за руків'я, розвивати тест-зусилля, орієнтовані в горизонтальній площині. Спеціальна лонгета м'яко фіксувала та знерухомлювала зап'ястковий суглоб. Один з двох комп'ютерів використовувався для реєстрації сигналів механограми з тензодатчиків консолі та ЕМГ з досліджуваних м'язів плеча і плечового поясу (підрозділ 2.2). На моніторі другого комп'ютера візуально відображалися характеристики еталонного зусилля (у вигляді траєкторії заданої кривизни),

яке повинен генерувати випробуваний. При цьому останньому необхідно було намагатися максимально точно відслідковувати положення маркера еталонної траєкторії шляхом переміщення другого маркера, положення якого визначалося рівнем генерованого зусилля, яке вимірювалося тензOMETричним пристроєм.

2.1.2. Експериментальна установка для дослідження парафронтальних рухів в умовах сталого ізотонічного навантаження.

Механічна частина установки складалась з рухомого та нерухомого компонентів, і розміщувалась на спеціальній дерев'яній платформі прямокутної форми, що дозволяло вільно змінювати її положення відносно випробуваного, пересуваючи всю конструкцію по столу. Рухомий компонент складався з каретки, яка включала руків'я та систему кулькових підшипників. Вона могла легко переміщуватись тільки вздовж лінії, при цьому траєкторію шляху обмежували за допомогою двох нерухомих алюмінієвих рейок, встановлених по обидва боки каретки (рис. 2.1.2).

Випробуваний сидів перед столом на стільці з регульованою висотою сидіння і тримався кистю за руків'я, розміщене на рухомій каретці, правою рукою. Верхня площина стола знаходилась на 5-8-сантиметровому рівні нижче плечового суглоба. Відстань між плечовим суглобом і поверхнею столу регулювалась в оптимальне положення для горизонтального розміщення всієї руки, яка додатково підтримувалась в області ліктя спеціальним ременем, обмотаним навколо руки і підвішеним до стелі кімнати за допомогою троса.

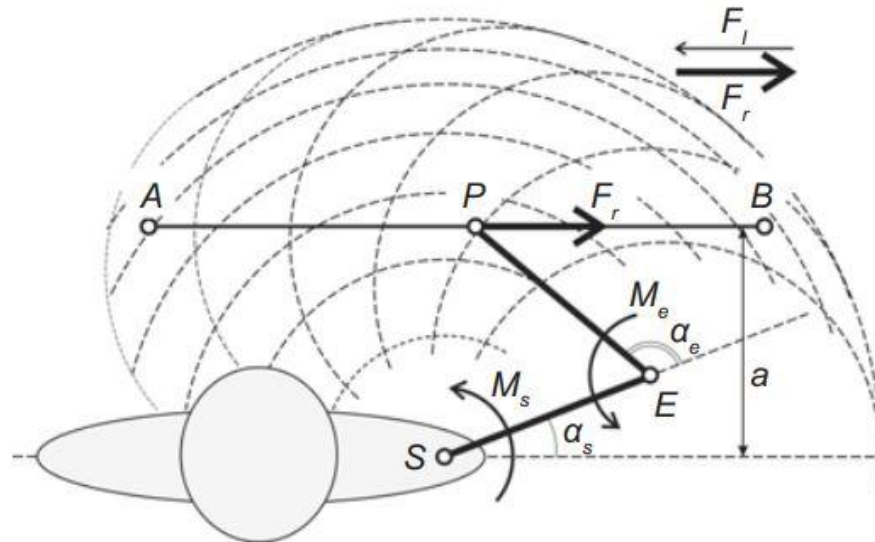


Рис. 2.1.2. Загальна схема експериментальної установки.

A і B, точки, що обмежують тестовий рух; S та E, положення осей плечового та ліктьового суглобів; P, точка прикладання зовнішньої сили до кисті; F_r , прикладена зовні сила; товсті та тонкі стрілки вказують сили вправо/вліво. Пізніше ЕМГ та моменти сили будуть вказані подібним чином (товщиною лінії відповідно до напрямку зовнішньої сили; див. рис. 3.2.5 в розділі 3.2.2); α_s та α_e - кути плечового та ліктьового суглобів; a - відстань траєкторії руху від плечового суглоба; M_s і M_e - це моменти сили відносно відповідних суглобів, які випробуваний повинен створити для реалізації тестового руху.

Точний потенціометричний датчик слугував для оцінки положення руки випробовуваного (P на рис. 2.1.2) під час тестового руху; випробуваний також використовував цей сигнал для візуального відстеження командного сигналу на екрані монітора. Зовнішні навантаження створювали в напрямках А – В або В – А, використовуючи попередньо підібрану сталу вагу, однакову з двох сторін, яка створювала горизонтально спрямовані сили F_r або F_l , відповідно. Сили були застосовані до каретки вздовж траєкторії руху через систему кабелів та шківів, частина з яких була розташована на спеціальних високих підпорах, що нерухомо стояли на дерев'яній платформі по обидва боки

траєкторії руху каретки. Дана конструкція дозволяла вільно чіпляти необхідну вагу на певній висоті, забезпечуючи при цьому постійне зовнішнє навантаження при переміщенні каретки вздовж всієї довжини траєкторії руху.

Під час експериментів використовували два комп'ютери. Один з них використовувався для запису еталонної траєкторії руху, відображаючи її в реальному часі світловим маркером на екрані монітора; інший маркер відповідав цільовій позиції кінцевої точки, таким чином показуючи необхідну траєкторію руху до цілі. Завданням руху було забезпечити чітку відповідність позицій вищезазначених двох маркерів. Другий комп'ютер використовувався для відображення сигналу положення та ЕМГ, записаних з досліджуваних м'язів плеча і плечового поясу (підрозділ 2.2).

2.2. Реєстрація електроміографічної активності та її аналіз

ЕМГ відводили за допомогою поверхневих біполярних клейких електродів із застосуванням стандартних деталей методики (схема Конрада) [312]. 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* (*BB cb*, біартикулярний згинач плечового та ліктьового суглобів), *m. biceps brachii, caput longum* (*BB cl*, згинач ліктьового суглоба), *m. triceps brachii, caput laterale* (*TB clat*, розгинач ліктьового суглоба), *m. triceps brachii, caput longum* (*TB cl*, біартикулярний розгинач плечового та ліктьового суглобів), *m. pectoralis major* (*Pm*, згинач плечового суглоба), *m. deltoideus, pars clavicularis* (*D pc*, згинач плечового суглоба), *m. deltoideus, pars scapularis* (*D ps*, розгинач плечового суглоба). В рамках першої експериментальної групи по дослідженню ізометричних зусиль використовували електроди серії «Віорас System EL 503», США; в рамках другої групи «Skintact F-301», Австрія. Сигнали реєструвалися з використанням аналого-цифрових перетворювачів PCI 6071E и 6023E («National Instruments», США) з частотою дискретизації $2 \cdot 10^3 \text{ c}^{-1}$. Смуговий діапазон підсилювачів відповідав 0,1–1000 Гц. Аналіз

сигналів базувався на програмному забезпеченні LabView 6 та 7 (National Instruments, США). Сигнали ЕМГ піддавались: (1) фільтрації високих частот (фільтр Баттерворта четвертого порядку з частотою відсікання 20 Гц); (2) повнохвильовому випрямленню; (3) 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. Усереднені ЕМГ додатково згладжували за допомогою процедури ковзаючого усереднення (вікно 200 точок). Сигнали ЕМГ нормували (%) відносно їхніх усереднених значень, зафіксованих під час MVC відповідних м'язів, прийнятому за 100 %. Щоб отримати максимальну амплітуду ЕМГ для м'язів плечового поясу і плеча випробуваному пропонували з максимальною силою реалізувати спочатку згинаюче ізометричне зусилля «до себе», а потім розгинаюче «від себе». Це дозволило отримати максимальну ЕМГ-активність для м'язів-згиначів та розгиначів, відповідно. Дане тестування проводилося перед виконанням основних моторних завдань. Перед виконанням основних завдань записувалася ЕМГ спокою; для отримання такої ЕМГ-активності 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 проводились із використанням відповідних програмних засобів Origin 8.5 (OriginLab Corporation, США) та SPSS 17.0 («IBM Business Analytics», США). Методи комп'ютерного аналізу тестових рухів також описані в інших роботах [313, 314]. Зміни оброблених ЕМГ розглядалися як оцінки інтенсивності ЦМК, що надходили до м'язів плечового поясу та плеча в конкретному силовому тесті.

2.3. Протокол експериментів

2.3.1. Створення кистю руки ізометричного зусилля зі зміною його напрямку в горизонтальній площині

Схему проведення серії експериментів, під час яких випробуваний генерував довільні ізометричні зусилля у горизонтальній площині можна поділити на дві загальні підгрупи. Перша підгрупа включала такі тестові завдання, при яких випробуваний мав спочатку досягнути певного значення силового зусилля і потім довільно змінювати напрям його вектора шляхом переміщення цільового маркера на екрані монітора вздовж криволінійної траєкторії по колу (загальна схема проведення аналогічних тестів представлена на рис. 2.3.1.1, *a*). У другій підгрупі тестів випробуваний в кожному моторному завданні поступово розвивав зусилля, досягаючи його цільового значення на кінцях траєкторії, по чергово в двох протилежних напрямках відносно центру прикладення сили, відслідковуючи при цьому цільовий маркер вздовж вектора його руху (загальна схема проведення тестів представлена на рис. 2.3.1.3, *A*).

В умовах проведення даної серії експериментів досліджували особливості патернів ЕМГ-активності м'язів-згиначів та розгиначів плечового та ліктьового суглобів під час створення рукою двосуглобових ізометричних зусиль різного напрямку в горизонтальній площині.

2.3.1.1. Створення кистю руки ізометричного зусилля з циклічною зміною його напрямку

Схема проведення експерименту представлена на рис. 2.3.1.1. Випробуваний повинен був відслідковувати траєкторію тестового сигналу переміщенням маркера, який рівномірно рухався на екрані монітора по колу за годинниковою стрілкою з кутовою швидкістю $16^\circ/\text{с}$. Кінцеве положення маркера на лінії траєкторії кола визначалося рівнем реального зусилля (20 Н). Тривалість кожної окремої реалізації була 38 с. На рис. 2.3.1.1, *a* показано проекцію цільової траєкторії у вигляді кола на точку прикладання зусилля кистю. Коло поділене умовно на 4 сектори, кожному з яких відповідає певна частина усередненого графіка ЕМГ, межі позначено характеристичними точками 1, 2, 3, 4 (рис. 2.3.1.1, *b*). У верхній частині рисунка показано 2 криві,

яким відповідає зусилля, генероване вздовж осі абсцис (F_x) та ординат (F_y). Результуючим був вектор зусилля F . Положення кінцівки на протязі експерименту не змінювалося: кут у плечовому суглобі становив 75° (зовнішній кут відносно фронтальної площини), а у ліктьовому – 90° (між осями плеча та передпліччя) (рис. 2.3.1.1, *a*).

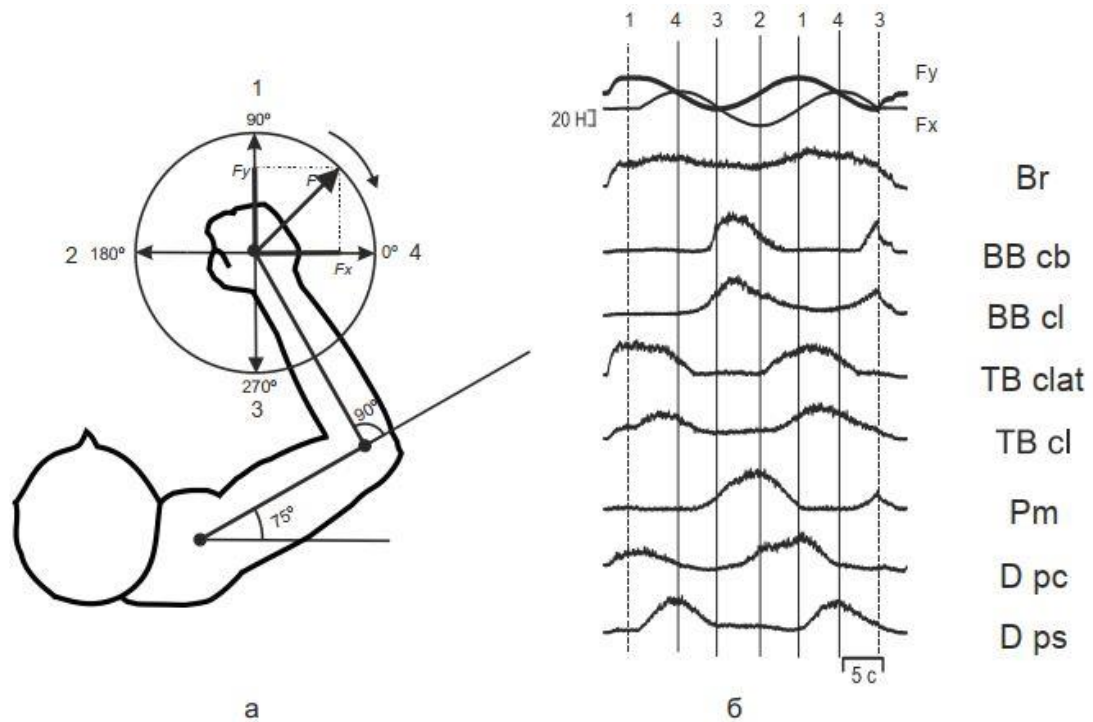


Рис. 2.3.1.1. Схема проведення експерименту.

a – положення руки випробуваного під час експерименту із зазначеними суглобовими кутами (75° у плечовому та 90° у ліктьовому суглобах) та схематичне зображення цільової траєкторії з вектором зусилля на координатні осі (x, y); *б* – усереднені записи часового перебігу зусилля та відповідні записи ЕМГ активності, що відводилася від м'язів: *Br, BB cb, BB cl, TB clat, TB cl, Pm, D pc, D ps*. Вертикальними пунктирними лініями (1, 2, 3, 4) позначені проекції вектора зусилля при відтворенні цільової траєкторії. 20Н – стаціонарний цільовий рівень зусилля.

2.3.1.2. Реалізація циклічних поворотів вектора ізометричного зусилля кисті у протилежних напрямках

Загальна схема проведення експерименту представлена на рис. 2.3.1.1, *a*.

Кут у плечовому суглобі відповідав 75° (зовнішній кут відносно фронтальної площини), а у ліктьовому – 90° (між осями плеча та передпліччя). Перед кожним експериментом проводилася додаткова процедура калібрування тензодатчиків щодо стандартного значення зусиль 20 Н. Кожний експеримент складався з двох завдань: протилежних напрямків обходу вздовж кола годографа вектора зусилля – за годинниковою стрілкою та проти годинникової стрілки відповідно. Окреме завдання складалося з 10 реалізацій. Результат кожної спроби оцінювали на місці, при неправильному виконанні завдання випробуванням або незадовільному запису ЕМГ, спробу повторювали додатково. В усіх завданнях амплітуда зусилля, що розвивав випробуваний кистю залишалася незмінною протягом руху маркера-курсора вздовж кола. Тривалість кожної спроби складала 38 с. В обох завданнях випробуваний повинен був створювати еталонне зусилля, відстежуючи маркер курсор. Для генерації тест-зусиль, які складали перше завдання, випробуваний за 2 с повинен був вийти на заданий рівень зусилля і відстежувати рівномірний криволінійний рух маркера-курсора за годинниковою стрілкою. Відстань пройденого шляху була півтора кола, після чого випробуваний повинен був розслабити м'язи кінцівки і повернутися у вихідне положення (центр кола). Друга частина експерименту складалася з аналогічного завдання, тільки напрямком генерованого зусилля і руху маркера-курсора змінювався на протилежний - проти годинникової стрілки. Період відпочинку між спробами складав 1-2 хв.

2.3.1.3. Генерація кистю руки ізометричних зусиль різного напрямку

Схема проведення тестів представлена на рис. 2.3.1.3. Кут у плечовому суглобі складав 75° (зовнішній кут відносно фронтальної площини), а в ліктьовому (кут між осями плеча та передпліччя) – 90° (рис. 2.3.1.3, А). Перед кожним експериментом проводилася додаткова процедура калібрування тензодатчиків щодо стандартного значення зусиль 20 Н.

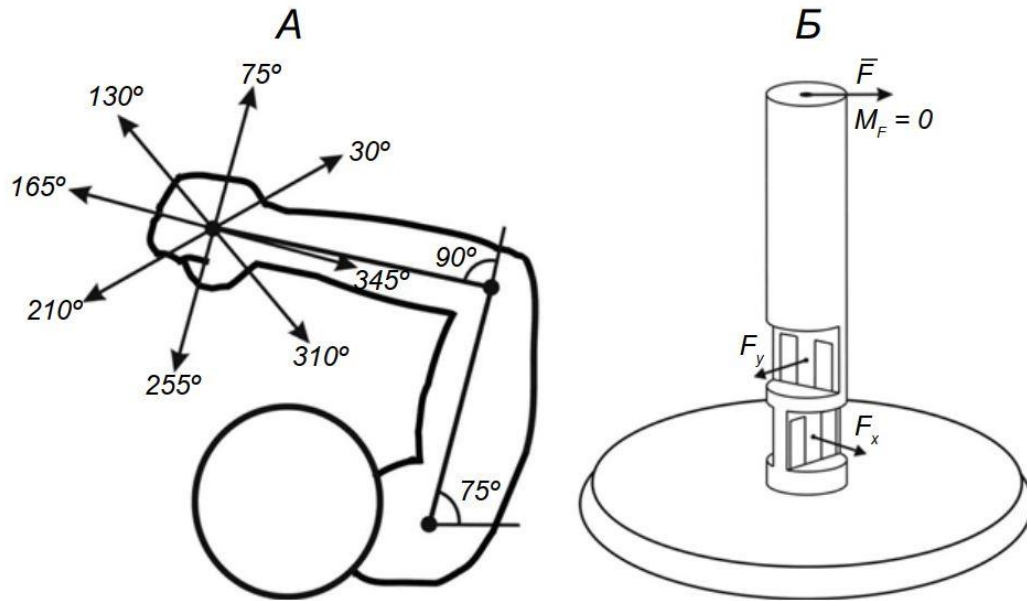


Рис. 2.3.1.3. Схема проведення тестів.

А – положення руки та тіла випробуваного під час експерименту із вказаними суглобовими кутами (75 і 90 град у плечовому та ліктьовому суглобах відповідно). Стрілками позначені напрямки, в яких розвивалися зусилля в різних тестах. Б – схема динамометричного блоку установки (див. рис. 2.1.1).

У перебігу тестування виконувалися чотири моторні завдання. В кожному з них людина мала розвивати зусилля по чергово в двох протилежних напрямках. Окреме завдання складалось із 10–12 однакових спроб. Після кожної спроби правильність виконання завдання та якість запису ЕМГ візуально оцінювались експериментатором, і за потребою спроба могла бути повторена додатково. Для подальшого аналізу залишали 10 найбільш адекватних реалізацій даного тесту, що відповідали генерації зусиль послідовно у двох протилежних напрямках. У всіх завданнях часовий перебіг еталонного рівня зусилля залишався незмінним. Еталонний сигнал складався з двох послідовних однакових подвійних трапецій (рис. 2.4.2, А, 1). Верхній рівень цих трапецій дорівнював 30, а проміжний – 15 Н. Тривалість усіх фаз переходу між рівнями трапецій складала 3, фаз стаціонарного підтримання

проміжного рівня – 5, верхнього – 3 с. Проміжок часу між послідовними реалізаціями трапецієподібних тест-зусиль протилежного напрямку також дорівнював 3 с. Розвиток зусилля починався через 3,5 с після початку запису. В наших експериментах використовували такі напрямки ізометричних тест-зусиль щодо прийнятої координатної системи: 75–255, 130–310, 165–345 та 210–30 град (рис. 2.3.1.3, А та 2.4.2, Б).

2.3.1.4. Циклічні повороти вектора ізометричного зусилля при різних конфігураціях руки

Під час проведення тестів використовувалась вже зазначена вище конструкція експериментальної установки, представлена на рис. 2.1.1 та 2.3.1.3, Б. Це дозволяло швидко підлаштовуватися під кожного випробуваного з урахуванням антропометричних параметрів його плеча та передпліччя і змін кутів у відповідних суглобах. Дана експериментальна серія поділялась на дві групи тестів відносно різних конфігурацій руки.

В межах першої групи кожний експеримент складався з реалізації п'ятих однакових ізометричних 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, 90 і 75 град. Випробуваному пропонували відслідковувати на екрані монітора маркер, що рухався по колу в горизонтальній площині при заданому рівні зусилля (20 Н) на руків'ї в умовах реалізації ізометричного скорочення. Одна спроба складалась із двох послідовних рухових завдань, які відрізнялися лише за напрямком руху маркера – за годинниковою стрілкою та проти неї. Тривалість окремої спроби складала 46 с. Кожне рухове завдання в спробі тривало 20 с. Проміжок часу між послідовними реалізаціями рухових завдань протилежного напрямку дорівнював 2 с; тривалість стаціонарної фази перед стартом складала 4 с.

У другій групі тестів ЕМГ реєстрували з семи м'язів: *m. brachioradialis*, *m. biceps brachii caput breve*, *m. biceps brachii caput longum*, *m. triceps brachii*

caput laterale, *m. triceps brachii caput longum*, *m. pectoralis major* та *m. deltoideus pars scapularis*. Загалом, експеримент включав реалізацію дев'яти схожих рухових завдань. Для кожного завдання була використана певна конфігурація верхньої кінцівки випробуваного з наступними значеннями зовнішніх кутів у плечовому та ліктьовому 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. Параметри часового перебігу окремих спроб не відрізнялись від аналогічних у першій групі.

2.3.2. Створення повільних парафронтальних рухів рукою в умовах ізотонічного навантаження

Усі тести даної групи складались з двох підгруп. В першій підгрупі проводили окремі тести вздовж парафронтальної лінії AB , розташованій на відстані $a = 0,37$ м від фронтальної площини, що проходить через плечовий суглоб (рис. 2.1.2). Точки A і B розміщувались на відстанях 0,4 та 0,44 м відповідно від проекції осі S плечового суглоба на траєкторію руху. Стандартний тест відповідав повільному рівномірному переміщенню від A до B , 3-секундному перебуванню в B та аналогічному зворотному руху від B до A ; швидкість руху становила 4 см/с. Випробування повторювали 10 разів із навантаженням F_T , що діяло в напрямку $A - B$. Потім напрямком навантаження змінювався на протилежний (F_1), і тест знову повторювали 10 разів. Зовнішні навантаження створювали в напрямках $A - B$ або $B - A$, використовуючи ваги (10,2 Н, тобто силу 1 кг), які створювали горизонтально спрямовані сили F_T або F_1 , відповідно.

Загальна схема проведення експериментів в другій підгрупі представлена на рис. 2.3.2. Три траєкторії руху були визначені парафронтальними лініями із приблизними відстанями 0,27 (I), 0,47 (II) та 0,57 м (III) від фронтальної площини, що проходить через обидва плечові суглоби випробуваного (рис. 2.3.2, A). На траєкторії I межі руху (X_1 та X_2) розміщувались на відстанях близько 0,4 м зліва та праворуч від точки 0, що збігалось з проекцією осі плечового суглоба (S) на траєкторію руху. Траєкторії $X_I(t)$, $X_{II}(t)$ і $X_{III}(t)$ на

рисунку 2.3.2, A складалася 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 (A і B на рис. 2.1.2). Тривалість руху по траєкторії I склала близько 45 с; тестові траєкторії II та III були коротшими через незручність відповідних рухів по краях, тому їх тривалість становила приблизно 35 та 20 с відповідно.

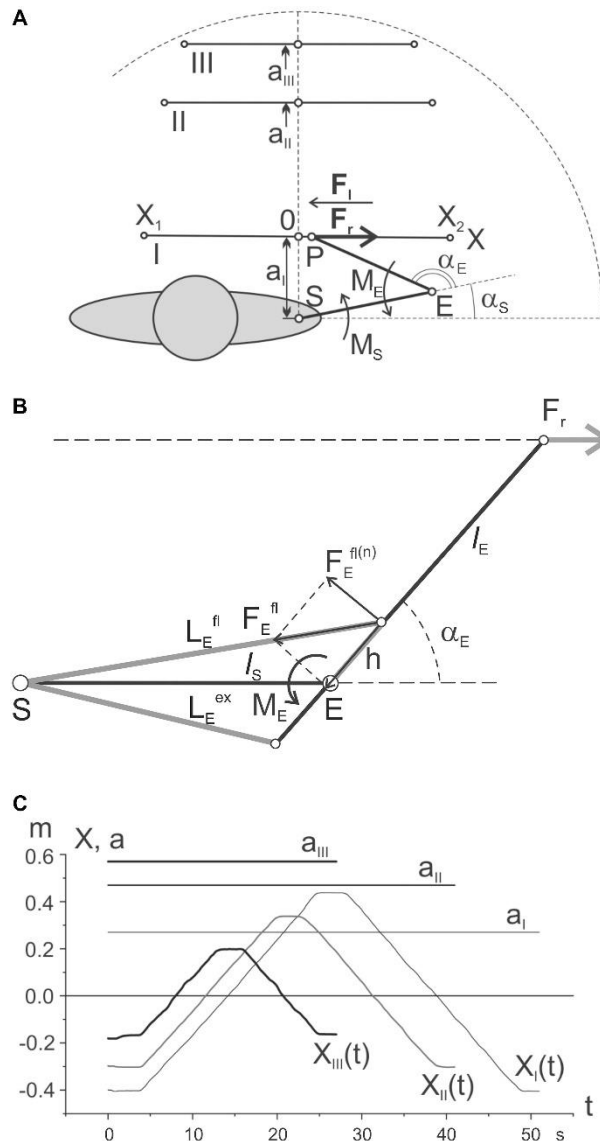


Рис. 2.3.2. Положення траєкторій руху в робочому просторі.

(A) загальна схема тестових рухів; (B) геометрична модель, що описує розташування м'язів ліктьового суглоба (детальне пояснення в розділі); (C) 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 плечових і ліктьових 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 плечового і ліктьового суглобів; M_s and M_e – моменти сили відносно відповідних суглобів. Нульові координати рухових траєкторій збігаються з відповідними проекціями осі плечового суглоба на ці траєкторії.

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 групою тестів складала майже 5 хв. Два навантаження (по 1 кг кожне), що рухаються вертикально, були перетворені у протилежно спрямовані рівні горизонтальні сили F_r або F_l (10,2 Н) за допомогою відповідних систем тросів та шківів; сили застосовувались до каретки послідовно з правого (F_r) і лівого (F_l) боків.

2.4. Математичний аналіз результатів

2.4.1. Кількісна оцінка ЕМГ-сигналів, отриманих під час циклічних поворотів вектора ізометричного зусилля

На рис. 2.4.1 зображені зміни активності двох м'язів-згиначів ($BB\ cb$ і Pm) та розгиначів ($TB\ cb$ і $D\ ps$) плечового поясу, а також плеча, до та після застосування методу кількісного вирівнювання їх ЕМГ-сигналу в полярній системі координат.

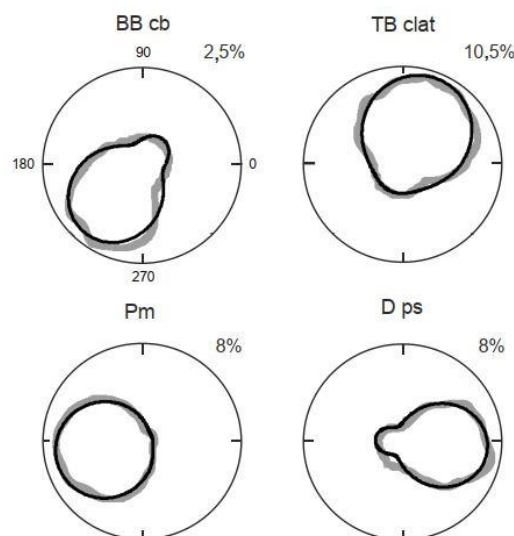


Рис. 2.4.1. Кількісна оцінка зміни ЕМГ-активності м'язів.

Зміни ЕМГ-активності двосуглобового згинача ($BB\ cb$) ліктя, згинача (Pm) та розгинача ($D\ ps$) плечового суглоба і розгинача ліктьового суглоба ($TB\ clat$) представлені в полярній системі координат. Лінія сірого кольору - до застосування методу випрямлення; лінія чорного кольору – після

випрямлення. Праворуч над графіками вказано, яку частину полярного кола займає ЕМГ-активність м'язів щодо MVC.

Для більш коректного представлення результатів і подальших кількісних оцінок, усереднені та згладжені сигнали ЕМГ, отримані в результаті реалізації ізометричного зусилля в умовах руху вектора по умовному колу (розділи 2.3.1.1 та 2.3.1.2), за допомогою процедури нелінійної регресії були апроксимовані функцією, що являла собою суму усередненого значення амплітуди ЕМГ та двох косинусів:

$$y = R + A \cos\left(\frac{(x-x_0)\pi}{180}\right) + B \cos\left(\frac{2(x-x_0)\pi}{180}\right), \quad (2.4.1)$$

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.

Косинус обраний як парна симетрична функція, яка не змінює свій знак залежно від знаку аргументу x заданої функції. Це дозволило досить точно вирівняти ЕМГ у полярній системі координат, позбувшись непотрібних флуктуацій та зберігши при цьому всі нюанси акцентованого зміщення ЕМГ-сигналу відносно центра координат в певному секторі кола, якщо таке спостерігалось.

2.4.2. Кількісна оцінка ЕМГ-сигналів, отриманих під час парафронтальних рухів в умовах сталого зовнішнього навантаження.

У розділах 2.3.1.6 і 2.3.1.7 середні рівні ЕМГ визначали за допомогою стандартної процедури чисельного інтегрування згідно формули:

$$\bar{E}_i = \frac{1}{T} \int_0^T E_i(t) dt, \quad (2.4.2.1)$$

де $E_i(t)$ - поточна інтенсивність ЕМГ в i -му м'язі, а T - тривалість тесту. Наступний вираз, запропонований у дослідженні, використовувався для обчислення нормованих площ петель гістерезису отриманих ЕМГ:

$$H_i^{(n)} = \frac{\int_{X_1}^{X_2} E_i(X) dX - \int_{X_2}^{X_1} E_i(X) dX}{(X_2 - X_1) \bar{E}_i}, \quad (2.4.2.2)$$

де інтеграли визначають площі, в яких реєструється ЕМГ, у прямій і зворотній фазах тестових рухів; \bar{E}_i визначається рівнянням 2.4.2.1.

Нормалізацію відповідних петель гістерезису ЕМГ проводили щодо наступних середніх значень:

$$\bar{E}_i^{(\Sigma)} = \frac{1}{3} \sum_j \bar{E}_i^{(j)}, \quad (2.4.2.3)$$

де ($j = I, II, III$) визначається рівнянням (2.4.2.1) для i -го м'язу в кожному з тестових рухів (I – III).

Ступінь синергетичної взаємодії м'язів визначали кількісно множенням відповідних нормованих усереднених записів ЕМГ в i - і k -му м'язу, який в подальшому називатиметься мультиплікаційним індексом синергії або MIS:

$$MIS_{i,k}(t) = E_i \otimes E_k = \frac{E_i(t) \cdot E_k(t)}{\bar{E}_i^{(\Sigma)} \cdot \bar{E}_k^{(\Sigma)}}, \quad (2.4.2.4)$$

2.4.3. Теоретичне обчислення змін довжини та сили м'язів вздовж різних траєкторій в рамках двосуглобової моделі руки

Для якісного аналізу реакцій ЕМГ, очевидно, корисно мати принаймні приблизну інформацію про загальні тенденції змін довжини та сили м'язів вздовж різних траєкторій руху. Через відсутність реальних біомеханічних даних щодо геометрії досліджуваних м'язів та суглобів, ми можемо дати лише дуже приблизне наближення до змін відповідних параметрів. Спрощена геометрична схема, представлена на рисунку 2.3.2 В, була використана для визначення передбачуваних траєкторій довжини та сили в згиначах та розгиначах ліктьового суглоба. Процедура розрахунку моментів сили (M_S, M_E) та суглобових кутів (α_S, α_E) для такої моделі представлена в роботі [315]. Посилаючись на попередню роботу [Ошибка! Источник ссылки не найден.], нижче детально представлена теоретична двосуглобова модель руки. На рисунку 2.4.3 схематично зображений процес генерації ізометричної сили рукою людини з іммобілізованим зап'ястям. Дистальний сегмент

інтерпретується як «подовжене» передпліччя; рука і вектор сили розташовані в межах горизонтальної площини, що проходить через плечовий суглоб.

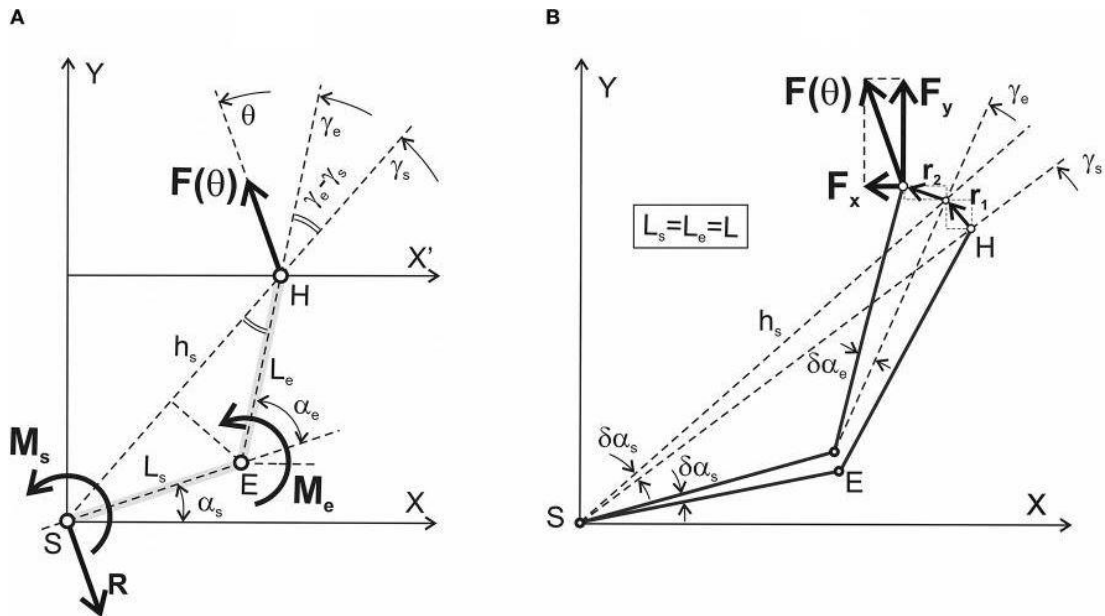


Рис. 2.4.3. Спрощена геометрія двосуглобової системи.

(А) Права рука людини, включаючи плечові (S) та ліктьові (E) суглоби, обрана анатомічним аналогом системи. Спрощена силова взаємодія руки (H) з навколишнім середовищем розглядається у випадку жорсткої іммобілізації зап'ястя. Основні характеристики системи: L_s , L_e - довжини проксимального (плечового) та дистального (ліктьового) сегментів; $F(\theta)$ - вектор ізометричної сили, що представляє результат взаємодії моментів сили $M_s(\theta)$ і $M_e(\theta)$, які спрямовані перпендикулярно площині вгору / вниз для повороту проти годинникової стрілки / за годинниковою стрілкою. Інші позначення: h_s - відстань між віссю плечового суглоба (S) та рукою (H), яка вважається кінцевою точкою; γ_s та γ_e - кути між віссю X' та лініями, що проходять через осі з'єднань (S, E) та кінцевою точкою (H). Силова реакція тіла у плечовому суглобі позначена вектором $\mathbf{R} = -\mathbf{F}(\theta)$. (В) Графічне представлення методу віртуальної роботи, що використовується для визначення функціональної взаємозалежності між генерованою силою та моментами. Детальний опис представлений у тексті [Ошибка! Источник ссылки не найден].

Завдання полягає у пошуку суглобових моментів сили $M_s(\theta)$ та $M_e(\theta)$ для всіх можливих напрямків вектора сили $\mathbf{F}(\theta)$ ($\theta \in [0, 2\pi]$ rad). Зауважимо, що моделювання в цьому дослідженні було зроблено за спрощеним припущенням, що довжини проксимального та дистального сегментів рівні між собою: $L_s = L_e = L$.

В експериментальних дослідженнях двосуглобових ізометричних скорочень рук (див. роз. 2.3.1.4) рука випробовуваного охоплює верхню частину жорсткого вертикального руків'я, що дозволяє досліднику реєструвати напрямок та амплітуду згенерованої сили. Положення руків'я можна змінювати в робочому просторі перед випробуванням; відповідне розташування руки співпадає з положенням кінцевої точки генерованої сили. У таких експериментальних умовах довжина сегментів рук зазвичай суттєво не відрізняється одна від одної; можлива різниця не більше 5–7% довжини плечового сегмента; тому для спрощення сегменти приймаються однакової довжини ($L_s = L_e = L$). Перші літери термінів «плече» (S) та «лікоть» (E) позначають проксимальні та дистальні суглоби в суглобових кутах (α_s, α_e), довжинах сегментів (L_s, L_e) та моментах сил (M_s, M_e). Завдання полягає у пошуку моментів M_s та M_e в проксимальному (S) та дистальному (E) суглобах для генерації вектора сили $\mathbf{F}(\theta)$ рукою в кінцевій точці. Сили, що генеруються рукою, можуть змінюватися як за своєю амплітудою, так і за напрямом; коли аргумент кута θ змінено з 0 на 2π радіанів, вектор сили $\mathbf{F}(\theta)$ повертається в напрямку проти годинникової стрілки. Суглобові моменти сили M_s і M_e генеруються спільною дією м'язів плеча і ліктя. Однак ми не розглядаємо можливу спільну активацію м'язів-антагоністів, що належать кожному із суглобів. Передбачається, що амплітуда сили $|\mathbf{F}|$ і довжина сегментів (L) постійна, тому задача полягає у знаходженні суглобових моментів як функції кутів θ, α_s та α_e . Для даного вектора сили максимальна ефективність м'язів, що беруть участь у його створенні, відповідає повній бездіяльності їх антагоністів; будь-яке скорочення антагоністів зменшило б вимушену дію

агоністів. Коактивація вносить невизначеність у поведінку системи; ступінь спільної активації можна визначити лише в реальному експерименті.

Наведене нижче рівняння 2.4.3.1 було отримано під час моделювання рівноважних станів двосуглобових рухів для випадку, коли довжини верхнього та нижнього сегментів плеча рівні одна одній:

$$M_s = Fh_s \sin(\theta - \gamma_s); M_e = FL \sin(\theta - \gamma_e), \quad (2.4.3.1)$$

Рівняння 2.4.3.1 включає очевидні вирази для моментів сили, що діють відносно плечового і ліктьового суглобів. Ця комбінована дія викликає генерацію ізометричної сили $F(\theta)$ у даній кінцевій точці робочого простору. Для заданої амплітуди сили $|F|$ і геометрії руки ($L_s = L_e = L$), сила у кінцевій точці $F(\theta)$ повністю визначається *характеристичними кутами* (CA) γ_s та γ_e ; параметр довжини h_s дорівнює відстані від осі плечового суглоба до кінцевої точки H (рис. 2.3.2, A). Відповідно до рис. 2.3.2 A , відстань між віссю плеча і рукою визначається за допомогою даного співвідношення:

$$h_s = L[\cos(\gamma_s - \alpha_s) + \cos(\gamma_e - \gamma_s)], \quad (2.4.3.2)$$

де *характеристичні кути* γ_s та γ_e визначаються в залежності від суглобових кутів α_s та α_e за таким співвідношенням:

$$\gamma_s = \tan^{-1} \left[\frac{\sin \alpha_s + \sin(\alpha_s + \alpha_e)}{\cos \alpha_s + \cos(\alpha_s + \alpha_e)} \right]; \gamma_e = \alpha_s + \alpha_e, \quad (2.4.3.3)$$

Відповідно до рис. 2.3.2 A , координати кінцевої точки H , які неявно представлені в рівнянні 2.4.3.1, можуть бути визначені наступним співвідношенням:

$$H_x = h_s \cos \gamma_s; H_y = h_s \sin \gamma_s, \quad (2.4.3.4)$$

Зміни довжини ліктьових м'язів визначаються такими виразами:

$$L_E^{fl} = \sqrt{l_s^2 + h^2 + 2l_s h \cos \alpha_E}; L_E^{ex} = \sqrt{l_s^2 + h^2 - 2l_s h \cos \alpha_E}, \quad (2.4.3.5)$$

де α_E – кут ліктьового суглоба; l_s – представляє довжину плечового сегмента руки (тобто відстань SE на рисунку 2.3.2, B); h – відстань між віссю ліктьового суглоба та точкою кріплення згиначів та розгиначів. Далі, використовуючи запропоновані раніше методи визначення моментів M_E^+ ; M_E^-

[315], можна визначити нормальну складову сил, що діють відносно ліктьового суглоба:

$$F_E^{fl(n)} = \frac{M_E^+}{h}; F_E^{ex(n)} = \frac{M_E^-}{h}, \quad (2.4.3.6)$$

Сили F_E^{fl} , F_E^{ex} розраховувались з використанням відповідних тригонометричних перетворень. Графіки, отримані в результаті моделювання, показані на рисунку 3.2.2, А. Відповідні графіки для м'язів плечового суглоба були отримані з використанням методу набору перешкод, детально описаного Гарнером та Пенді (2000) [317]. Суть цього методу базується на передумові, що результуюча м'язова сила діє вздовж локусу поперечних центроїдів м'яза у поперечному перерізі. Траєкторія м'яза обчислюється шляхом ідеалізації його центроїдного локусу у вигляді еластичної стрічки без тертя, яка вільно рухається над сусідніми анатомічними обмеженнями, такими як кістки та інші м'язи. Анатомічні обмеження, які називаються перешкодами, представлені в моделі жорсткими твердими тілами правильної форми, такими як сфери та циліндри. Перешкоди разом із м'язовою траєкторією визначають набір перешкод. Пропонується, що траєкторія будь-якого м'яза може бути змодельована за допомогою одного або декількох з наступних чотирьох наборів перешкод: поодинокі сфера, поодинокі циліндр, подвійний циліндр і циліндр із сферичною кришкою. Якщо припустити, що локус м'язових центроїдів відомий довільною конфігурацією суглоба, метод набору перешкод може бути використаний для розрахунку траєкторії м'яза для всіх інших конфігурацій суглоба. Метод набору перешкод пояснює не лише взаємодію між м'язом та сусідніми анатомічними обмеженнями, але також і спосіб, яким ця взаємодія змінюється із конфігурацією суглоба.

2.5. Статистичний аналіз результатів

У розділі 2.3.1.1 для статистичного порівняння ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча зіставляли амплітуди їхніх ЕМГ у чотирьох секторах операційного кола для всіх випробуваних. Для визначення сектора

операційного кола, в якому спостерігалась максимальна активність відповідного м'яза, ЕМГ останнього умовно поділялась на чотири квадранти, відповідно окреслених межами чотирьох секторів кола. Далі обчислювали площу кожного квадранта та нормували відносно до площі загальної ЕМГ. Для зіставлення амплітуд застосовували однофакторний дисперсійний аналіз (One-Way ANOVA). В якості єдиного фактора був номер сектора операційного кола полярної системи координат.

У розділі 2.3.1.2 для порівняння площ ЕМГ двох протилежних напрямків руху вектора зусилля був використаний непараметричний критерій знакових рангів Вілкоксона для залежних вибірок (Wilcoxon signed-rank test). Спочатку вираховували різницю площ між ЕМГ протилежних напрямків руху вектора зусилля. Отримані значення представляли у вигляді відсоткового приросту (позитивні значення) або зменшення (від'ємні значення) площі проти годинникової стрілки відносно площі за годинниковою стрілкою. Всі абсолютні величини зрушень ранжувались, а потім підсумовувались ранги.

Для порівняння середніх значень кутів у полярній системі координат, при яких амплітуда ЕМГ відповідного м'яза досягає свого максимального значення, було застосовано двовибірковий t-критерій Ст'юдента для залежних вибірок (Paired Sample T-Test).

У розділі 2.3.1.3 для кількісної оцінки гістерезису визначали середню величину ЕМГ-сигналу посередині проміжних стаціонарних рівнів силової траєкторії для кожної окремої реалізації завдання. Таким чином, для кожного напрямку розвитку зусилля отримували два числових ряди, що вміщували десять значень амплітуди ЕМГ. Для виявлення явища гістерезису порівнювали середні величини цих рядів у межах проміжних рівнів висхідної та низхідної частин силової траєкторії (збільшення рівня ізометричного зусилля від нуля та його зменшення після розвитку верхнього рівня; рис. 2.5.1, А), використовували тест Ст'юдента для непарних вибірок. Вважалось, що явище гістерезису наявне при перевищенні різницею між середніми

значеннями ЕМГ у перебігу стаціонарних фаз збільшення зусилля та його зменшення (ΔE на А, 2, В) граничного рівня значущості з $p < 0.05$.

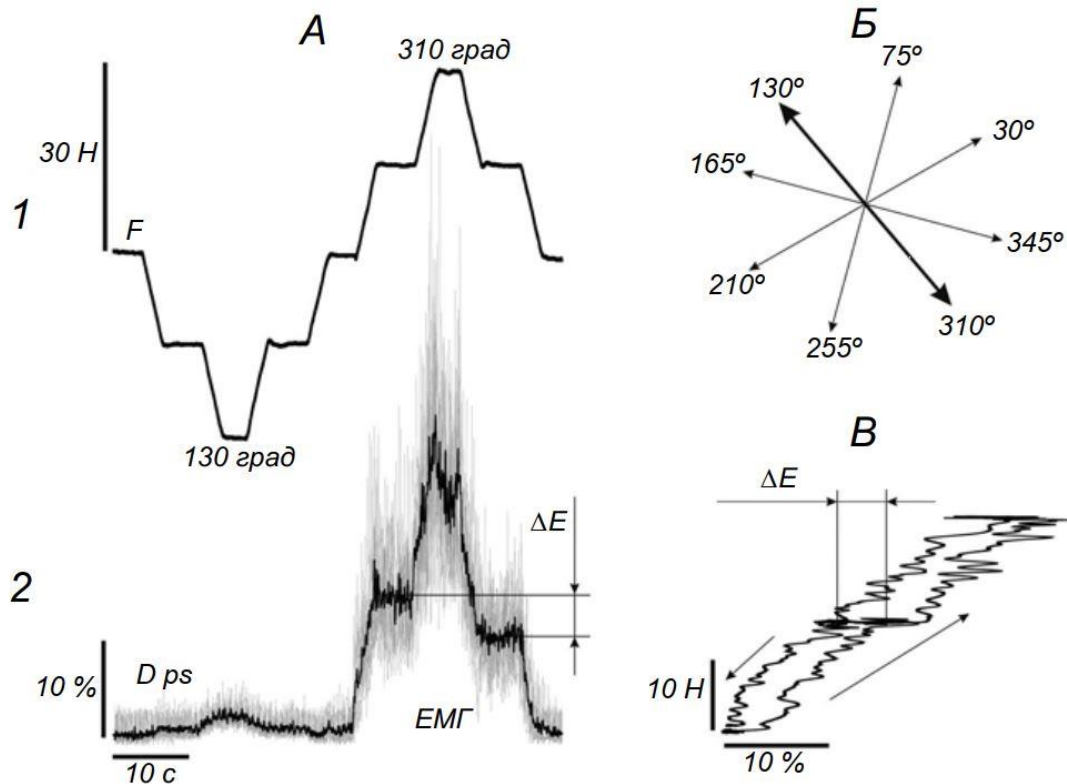


Рис. 2.5.1. Приклад оцінки явища гістерезису ЕМГ-активності м'яза.

А – силова траєкторія розвитку зусилля (1) і ЕМГ (2), відведена від *m. deltoideus, pars scapularis* (*D ps*) при послідовних розвиткух зусиль у напрямках 130 та 310 градус (виділено товстими стрілками на Б). Сірі лінії – накладання поодиноких ЕМГ в окремих десяти спробах, чорна лінія – результат усереднення цих ЕМГ; ΔE – різниця між середніми рівнями ЕМГ у перебігу стаціонарних проміжних фаз розвитку зусилля. На цьому і наступних рисунках рівень ЕМГ нормований щодо рівня максимального довільного скорочення, прийнятого за 100 %. Б – набір напрямків генерації зусиль у різних тестах. Під час виконання завдання тест-зусилля розвивалися послідовно в двох протилежних напрямках, що відповідали розгинанню та згинанню ліктьового суглоба. В – графічне зображення петлі гістерезису рівень ЕМГ– амплітуда зусилля для м'яза *D ps* за даними прикладу А. Стрілками вказані напрямки розвитку зусилля.

У розділі 2.3.1.4 для порівняння площ «правильних» та «неправильних» петель гістерезису застосовували дисперсійний двофакторний аналіз (Two-Way ANOVA). Першим фактором виступала певна конфігурація ліктювого та плечового суглобів. Другим фактором були досліджувані м'язи.

У розділі 2.3.1.5 різницю між середніми значеннями кутів при максимальній ЕМГ-активності м'язів плеча та плечового поясу для протилежних напрямів руху вектора ізометричного зусилля застосовували двовибірковий t-критерій Стьюдента для залежних вибірок (Paired Sample T-Test).

У розділі 2.3.1.6 для порівняння інтенсивності ЕМГ у різних м'язах середні рівні ЕМГ визначали за допомогою стандартної процедури інтеграції (див. рів. 2.4.2.1)

Кількісний аналіз пов'язаний з оцінкою гістерезису ЕМГ в тестових рухах. Статистичний аналіз проводили використовуючи ANOVA з повторними вимірами. В рамках групи було розглянуто два фактори: (1) відстань; та (2) напрямок прикладеної сили. Перший фактор мав три рівні, а саме проксимальний (I), медіальний (II) та дистальний (III), тоді як другий мав лише два - силові напрямки F_r та F_l . *Post hoc* аналіз проводили за допомогою тесту Бонферроні. Міжгрупові відмінності мали бути значними при $p \leq 0,05$.

У розділі 2.3.1.7 застосовували двовибірковий t-критерій Стьюдента для залежних вибірок (Paired Sample T-Test) при порівнянні усереднених ЕМГ амплітуд, отриманих в умовах поперемінного застосування зовнішнього зусилля F_r та F_l напрямків, відповідно; а також для порівняння нормалізованих інтегральних значень (площ) петель гістерезису, вирахованих за допомогою рівняння 2.4.2.2 спочатку для петель з напрямком проти годинникової стрілки (F_r навантаження), потім для петель з напрямком за годинниковою стрілкою (F_l).

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріал даного розділу базується на експериментальних даних, отриманих при дослідженні зміни патернів ЕМГ-активності м'язів плеча та плечового поясу людини під час рівномірних, циклічних рухів вектора сили по колу або вздовж лінійної траєкторії при реалізації довільних ізометричних зусиль, а також в умовах парафронтальних рівномірних рухів з почерговою зміною напрямку зовнішнього ізотонічного навантаження. Зміни оброблених ЕМГ-сигналів розглядалися як оцінки інтенсивності центральних моторних команд, що надходили до м'язів плечового поясу та плеча в умовах кожного силового тесту. Даний експериментальний підхід дає можливість дослідити особливості центральної організації моторних команд, і з'ясувати, яким чином формуються цілеспрямовані двосуглобові рухи м'язами руки людини. У пункті 3.1.1 проаналізовано електроміограми восьми м'язів руки, які генерувалися при створенні однакових за рівнем амплітуд ізометричних зусиль кистю в горизонтальній площині в умовах відстеження цільового сигналу у вигляді кола. У пункті 3.1.2 порівнювали особливості формування цілеспрямованих ізометричних зусиль, що створювалися м'язами плечового поясу та плеча, для двох протилежних змін напрямків вектора довільного зусилля – за та проти годинникової стрілки. У пункті 3.1.3 вивчали прояви гістерезису ЕМГ-активності восьми м'язів плечового поясу і плеча при розвитку рукою ізометричних зусиль восьми різних напрямків у горизонтальній площині операційного простору. У пунктах 3.1.4 та 3.1.5 вивчали прояви м'язового гістерезису в умовах створення верхньою кінцівкою циклічних ізометричних зусиль при різних конфігураціях кутів в ліктьовому та плечовому суглобах. У пунктах 3.2.1 та 3.2.2 оцінювали гістерезисні та синергічні прояви центральних моторних команд, адресованих до м'язів плечового поясу та плеча при рухах правою рукою під візуальним

контролем в горизонтальній площині вздовж лінійних траєкторій, що йдуть паралельно фронтальній площині на різній відстані від тулуба.

3.1. ЕМГ-активність м'язів руки людини в умовах реалізації ізометричних зусиль в горизонтальній площині

3.1.1. Активність м'язів плечового поясу та плеча при створенні кистою 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 досліджених восьми м'язів відрізнялася, про що свідчить розташовування останніх у різних секторах полярних координат. Залежно від переважного розташування апроксимованих ЕМГ в одному із секторів полярного кола оцінювали домінування активності м'язів у одному з напрямків (рис. 3.1.1, 3.1.2).

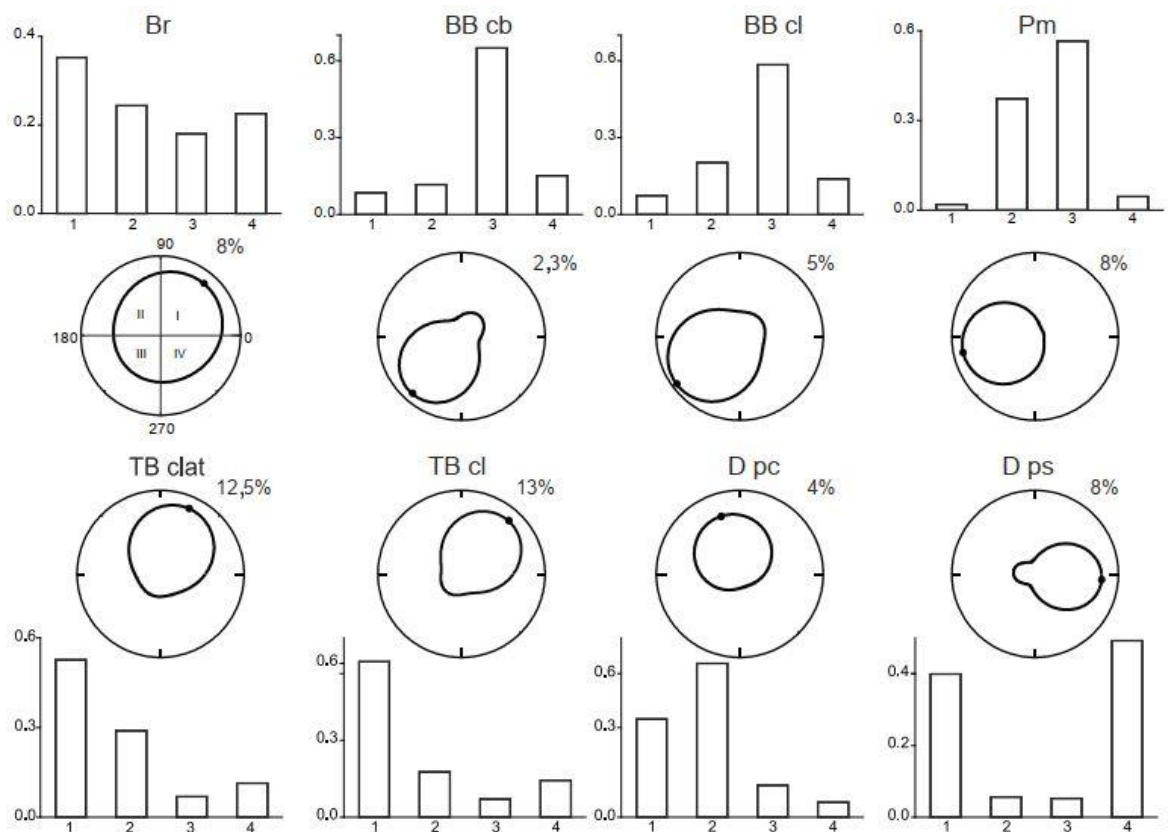


Рис. 3.1.1. Зміни ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча у першого випробуваного.

На графіках в полярній системі координат зображено зміни активності м'язів в умовах обертання вектора зусилля по колу. Стовпчасті діаграми ілюструють відношення ЕМГ-активності певного м'яза (вісь абсцис) в одному з секторів кола (вісь ординат) до його загальної ЕМГ-активності.

Спрямування секторів функціональної активності для згиначів ліктьового суглоба, біартикулярних м'язів-згиначів і згиначів плеча збігалось з орієнтацією генерованого зусилля у бік згинання передпліччя. Така сама тенденція спостерігалась і у групі м'язів-розгиначів. Створення зусиль, які забезпечувалися спробами згинання в обох суглобах, в основному було пов'язано з активацією м'язів-згиначів (*Br*, *BB cb*, *BB cl*, *Pm*), тоді як активність антагоністичних м'язів-розгиначів (*TB cl*, *TB clat*, *D ps*) за таких умов малопомітна.

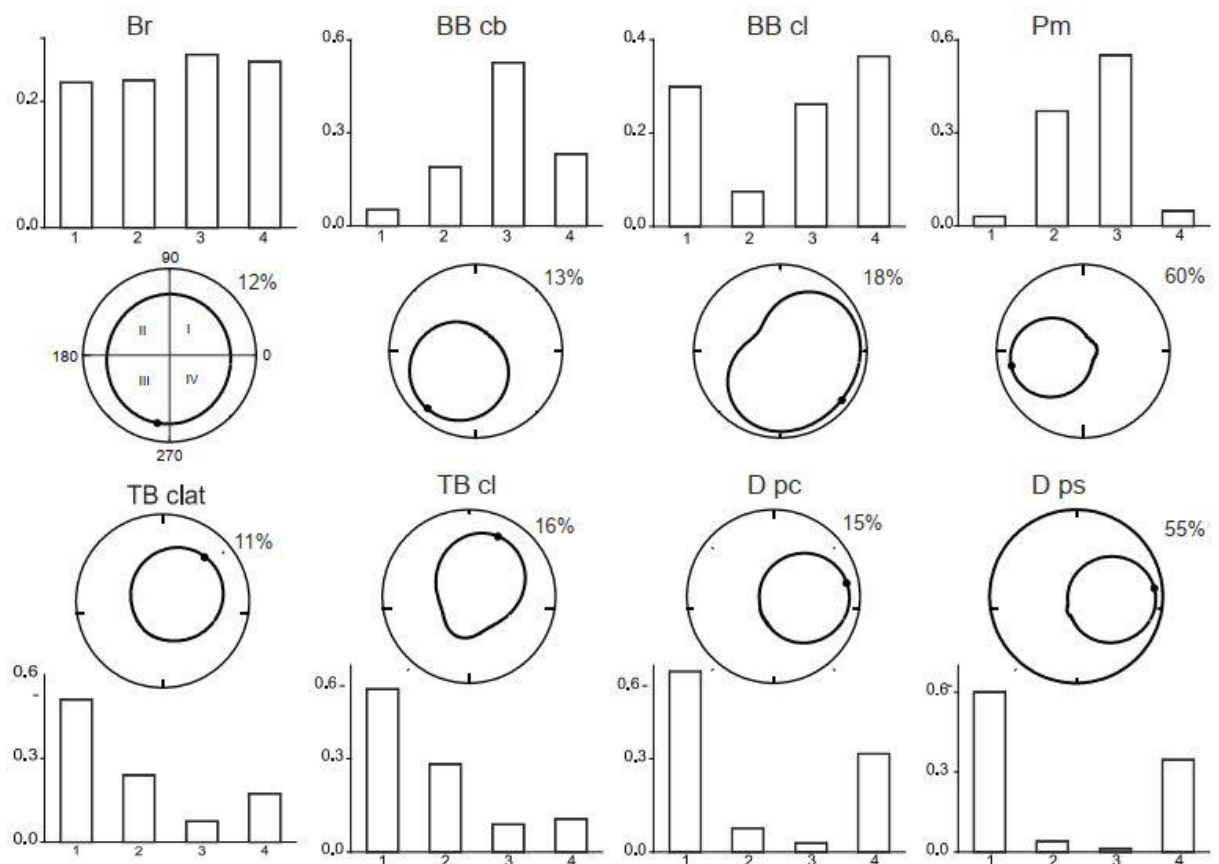


Рис. 3.1.2. Зміни ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча у другого випробуваного.

Позначення такі ж як на рис. 3.1.1.

Для більш точного визначення ділянки найбільшої активності для кожного м'яза розраховували відношення його загальної ЕМГ-активності до такої у кожній з чотирьох секторів кола як операційного простору (див. рис. 2.3.1, *a*). Встановлено, що активація досліджуваних м'язів у різних випробуваних у цих експериментальних умовах дещо відмінна, але загалом її патерн був відносно стереотипним. Наприклад, для першого і другого випробуваних (див. рис. 3.1.1, 3.1.2) м'язи-згиначі проявляли свою активність переважно у III секторі операційного простору (напрямок вектора зусилля 180–270°). Виняток становила активність *BB cl* у другого випробуваного (див. рис. 3.1.2). Суттєвий внесок у генерацію як згинальних, так і розгинальних ізометричних зусиль належить згиначеві ліктьового суглоба *Br*, на що вказує досить широкий сектор його активності для обох 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.

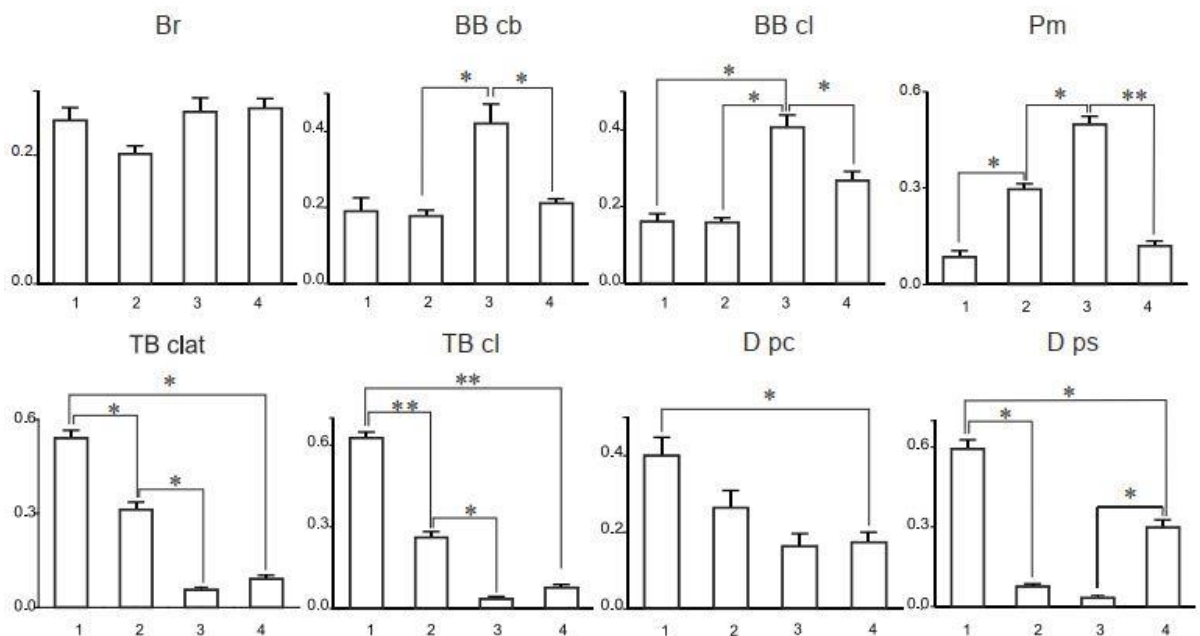


Рис. 3.1.3. Зіставлення ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча у різних секторах полярного кола серед усіх випробуваних.

Зірочками вказані випадки статистично достовірної різниці між значеннями рівнів ЕМГ-активності цього м'яза у різних чвертях (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

Слід відмітити, що сектори активності м'язів-розгиначів мали більш вибірковий характер, ніж такі для м'язів-згиначів (див. рис. 3.1.1, 3.1.2). У цьому разі зусилля створювалося за рахунок підвищення активності м'язів-розгиначів ліктьового суглоба (*TB clat*, *TB cl*) у I четверті (0–90°) та плеча (*D pc*, *D ps*) – у IV (270–0°). Але така генерація супроводжувалася досить помітною коактивацією м'язів-згиначів (*Br*, *BB cl*). Були також наявні індивідуальні відмінності: для першого випробуваного основна функціональна активність *D pc* спостерігалась у I секторі, а для другого – у II (90–180°). Також помітною була різниця в активації *D ps*; якщо для першого випробуваного максимум її активності приходився на I сектор, то для другого вона збільшувалась у IV. З використанням методу One-Way ANOVA зіставляли амплітуди ЕМГ-активності м'язів плечового поясу та плеча у різних секторах у всіх випробуваних (рис. 3.1.3). Статистичний аналіз показав наявність достовірної різниці між амплітудами ЕМГ-активності м'язів-згиначів (*BB cb*, *BB cl*, *Pm*) у II та III секторах. Досягнувши максимуму своєї амплітуди у III секторі ЕМГ-активність цих м'язів суттєво зменшилась у IV секторі. Як відмічалось раніше, досить вираженою була амплітуда згинача ліктьового суглоба *Br*, на що вказує відсутність достовірних змін у його активності в умовах створення як згинальних, так і розгинальних зусиль ($p > 0,05$). Незначна амплітуда м'язів-згиначів у I та IV секторах (ділянки функціональної активності м'язів-розгиначів) вказує на ознаки коактивації обох груп м'язів.

При створенні розгинальних зусиль м'язи-розгиначі плечового поясу та плеча у всіх випробуваних проявляли свою ЕМГ-активність переважно у I секторі. Незважаючи на те, що функціональними ділянками м'язів-розгиначів є I та IV сектори, спостерігалася суттєва різниця амплітуди ЕМГ в межах

окремих секторів. З переходом у II та III сектори реалізації зусилля амплітуда ЕМГ-сигналів м'язів-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 м'язів-розгиначів був значно меншим порівняно зі м'язами-згиначами (див. рис. 3.1.1, 3.1.2).

Висновок

1. Встановлено, що при формуванні статичного 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.

2. При створенні згинальних зусиль рівень коактивації м'язів-розгиначів був значно меншим порівняно із м'язами-згиначами.

3. ЕМГ *B_r* мала стабільну амплітуду в усіх 4 секторах операційного простору відносно ЕМГ інших м'язів, що вказує на приблизно однакову активацію цього м'яза в усіх напрямках реалізації зусилля.

Основний зміст пункту 3.1.1 опубліковано в таких працях:

1. Верещака, І. В., Легедза, О. В., Дорновський, М., Горковенко, А. В., & Хорєвін, 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.

2. 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.

3.1.2. Порівняльний аналіз електроміографічної активності м'язів руки людини в умовах циклічних поворотів вектора ізометричного зусилля кисті у протилежних напрямках

Графіки в полярних координатах на рис. 3.1.4 ілюструють нормовану ЕМГ одного з випробуваних для двох протилежних напрямків генерації зусилля – за годинниковою та проти годинникової стрілки. Порівняння носить описово-демонстративний характер та відображає типове для більшості випробуваних співвідношення площ ЕМГ різного обходу вектора зусилля. Для 7 м'язів: *Br*, *BB cb*, *BB cl*, *TB clat*, *TB cl*, *D pc*, *D ps* ЕМГ проти годинникової стрілки більша за амплітудою (а, отже, і за площею) ЕМГ за годинниковою стрілкою. Кардинально інший результат спостерігався у згинача *Pm*, площа ЕМГ якого проти годинникової стрілки була менше такої протилежного напрямку вектора зусилля. Для згиначів *BB cb*, *BB cl*, *Pm* чітко виражена максимальна амплітуда ЕМГ обох напрямків в III секторі кола, а для розгиначів *TB clat*, *TB cl*, *D pc*, *D ps* – переважно в I секторі, окрім *D pc* за годинниковою стрілкою, напрямок максимального значення амплітуди якого знаходиться в II секторі. Згинач ліктьового суглоба *Br* проти годинникової стрілки коактивується разом з чотирма розгиначами: двох *TB clat*, двох *TB cl*, 1-го *D pc* (проти годинникової стрілки), та двох *D ps*, напрямок максимуму амплітуди яких знаходиться в I секторі полярного кола. Кожна окрема частина ЕМГ (далі – квадрант), яка окреслена одним з 4 секторів операційного кола, була пронормована до загальної площі цієї ЕМГ.

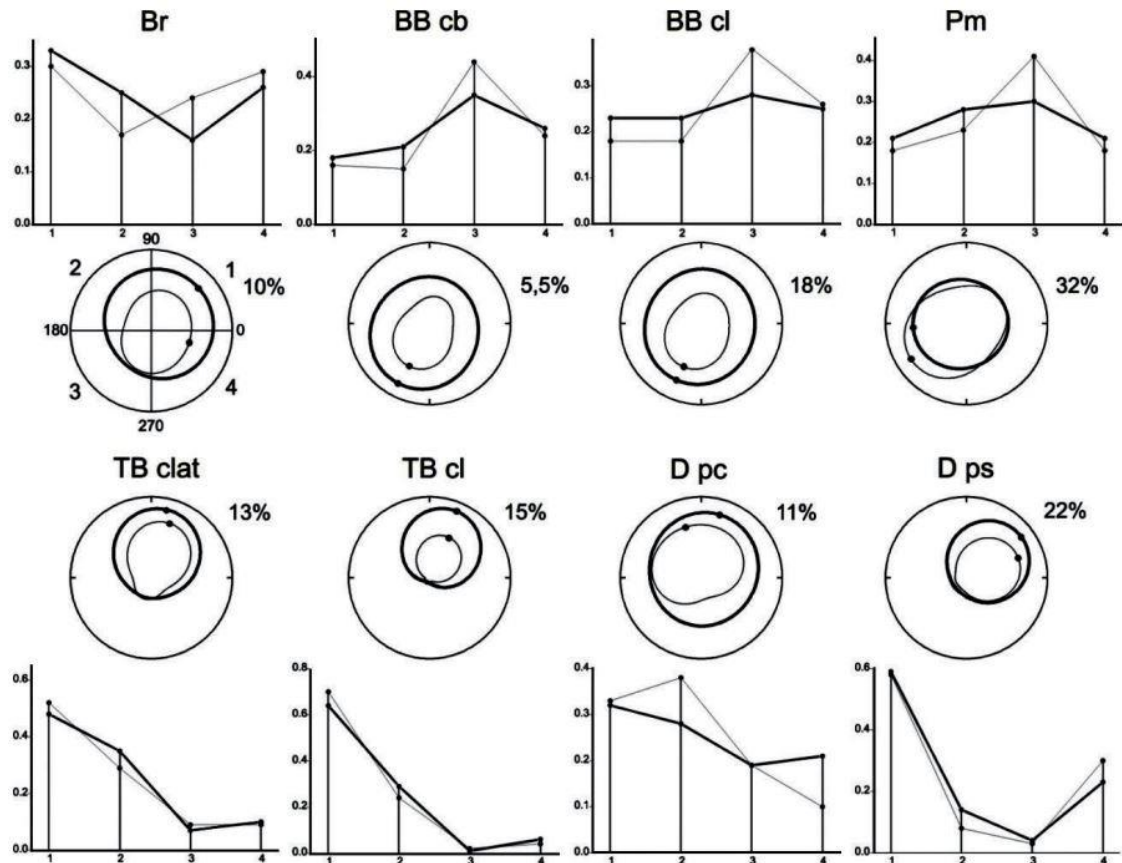


Рис. 3.1.4. Зміни електроміографічної (ЕМГ) активності м'язів плечового поясу та плеча при двох протилежних напрямках обертання вектора зусилля одного із випробуваних.

Стовпчасті діаграми ілюструють співвідношення нормованих площ окремих квадрантів ЕМГ певного м'яза (вісь ординат) при двох протилежних напрямках руху вектора зусилля: за годинниковою стрілкою (тонка лінія) та проти годинникової стрілки (товста лінія). В полярних координатах зображено загальну нормовану ЕМГ. Напрямок вектора зусилля: тонка лінія – за годинниковою стрілкою; товста лінія – проти годинникової стрілки. Масштаб розгортки кожної окремої ЕМГ позначений у відсотках біля кола. 1, 2, 3, 4 – порядковий номер сектора.

Нормування проводили для всіх м'язів двох протилежних обходів вектора зусилля. Як видно з гістограм, (див. рис. 3.1.4) найбільша площа серед квадрантів кожного напрямку обходу вектора зусилля відповідає тій частині операційного кола, в якій амплітуда ЕМГ має найбільше значення та

відповідає максимальній активності даного м'яза в цьому функціональному секторі. Всі значення площ квадрантів були усереднені серед 11 випробуваних для кожного м'яза та порівняні за напрямом вектора зусилля. Максимальна площа квадранта *Br* відповідала 4-му сектору операційного кола. Причому квадрант проти годинникової стрілки був більший на соті частини від одиниці. *BB cb* і *BB cl* мали максимальну площу квадрантів у 3-му секторі.

Таблиця 3.1.1.

Порівняння амплітуди (%) електроміограми за і проти годинникової стрілки.

Номер експерименту	М'язи							
	<i>Br</i>	<i>BB cb</i>	<i>BB cl</i>	<i>Pm</i>	<i>TB clat</i>	<i>TB cl</i>	<i>D pc</i>	<i>D ps</i>
1	1,8	34,8	34,5	-23,1	37,1	22,4	110,1	25,4
2	-56,3	-29,0	175,0	-71,8	198,2	-51,2	613,2	4,2
3	156,9	87,6	57,0	117,1	36,2	29,6	163,0	28,4
4	133,0	13,0	100,1	9,6	1,8	-37,8	45,1	39,1
5	486,4	69,1	6,6	11,0	25,2	48,6	26,3	-3,5
6	7,1	48,9	65,0	-51,8	28,9	-5,4	-0,5	53,8
7	33,1	138,7	211,1	-7,5	36,3	39,9	169,5	15,4
8	40,2	113,0	138,3	-42,9	-5,9	-19,4	55,9	-5,9
9	106,1	185,3	162,0	-7,5	65,6	192,1	72,0	67,0
10	-7,9	6,7	-4,6	31,0	16,1	6,6	20,1	52,8
11	17,9	133,2	64,3	10,9	-17,6	-64,4	3,9	-76,4

Pm виявляв свою максимальну активність також у 3-му секторі операційного поля. Максимальна площа квадрантів двох напрямків вектора зусилля для *TB clat* і *TB cl* відповідала 1-му сектору. Ситуація для *D pc* виявилась неоднозначною: максимальна площа квадранта за годинниковою стрілкою відповідала 1-му сектору, а проти годинникової стрілки – 2-му.

Таблиця 3.1.2.

Результати непараметричного критерію знакових рангів Вілкоксона для порівняння електроміограм при двох протилежних напрямках вектора зусилля.

Показник	М'язи							
	Br	BB cb	BB cl	Pm	TB clat	TB cl	D pc	D ps
Критерій Фішера	-2,223 ^a	-2,667 ^a	-2,756 ^a	-0,267 ^a	-1,778 ^a	-0,445 ^a	-2,845 ^a	-0,889 ^a
Статистична значимість (двостороння)	0,026*	0,008*	0,006*	0,790	0,075	0,657	0,004*	0,374

Примітка: * $p < 0,05$; a – базується на від'ємних рангах.

Для *D ps* квадранти обох напрямків вектора зусилля відповідали 1-му сектору. Особливість даного порівняння полягала в тому, що окрім Br, для всіх інших 7 м'язів, як згиначів так і розгиначів, площа квадрантів за годинниковою стрілкою була більшою за площу ідентичних квадрантів проти годинникової стрілки. Хоча ця різниця і не була статистично значущою.

Для порівняння цілих площ різного обходу вектора зусилля було обраховано спочатку їх арифметичну різницю, а потім представлено у вигляді різницевих значень, виражених у вигляді відсотків, які відповідають ступеню зміни площі ЕМГ проти годинникової стрілки відносно площі ЕМГ за годинниковою стрілкою (табл. 3.1.1). Від'ємні значення свідчать про зменшення площі ЕМГ проти годинникової стрілки відносно ЕМГ за годинниковою стрілкою. Позитивні значення вказують на зростання площі ЕМГ проти годинникової стрілки. Як видно з табл. 3.1.1, значення збільшення або зменшення достатньо сильно варіюють в межах одного м'яза. Представлені дані стали умовою використання непараметричного тесту Вілкоксона для порівняння двох залежних вибірок.

Таблиця 3.1.3.

Результати парного t-тесту для порівняння середніх значень кутів двох протилежних напрямків вектора зусилля ($m \pm SEM$).

М'язи	Напрямок вектора зусилля		P
	За годинниковою стрілкою	Проти годинникової стрілки	
Br	-31±18	-26±14	0,8
BB cb	-89±21	252±8	1,60E-09*
BB cl	253±8	259±9	0,15
Pm	200±3	189±4	0,04*
TB clat	75±5	68±4	0,21
TB cl	63±2	65±5	0,74
D pc	88±19	107±22	0,29
D ps	20±4	35±17	0,4

Примітка: * $p < 0,05$; SEM – стандартна помилка середнього значення.

Спочатку зіставлялись абсолютні величини вираженості зрушень в тому чи іншому напрямку. Для цього всі абсолютні величини зрушень ранжувались, а потім підсумовувалися ранги. Якщо зрушення в той чи інший бік відбувалися випадково, то і суми їх рангів виявлялися приблизно рівні. Якщо ж інтенсивність зрушень в один бік більше, то сума рангів абсолютних значень зрушень в протилежний бік буде значно нижче, ніж це могло б бути при випадкових змінах.

Результати застосування статистичного критерію Вілкоксона представлені у табл. 3.1.2. Аналіз показав наявність достовірної різниці між площами ЕМГ різного обходу вектора зусилля, а саме для 3 м'язів-згиначів (*Br*, *BB cb*, *BB cl*) та одного м'яза-розгинача (*D pc*). У цьому разі ЕМГ проти годинникової стрілки значно переважала за амплітудою ЕМГ протилежного напрямку вектора зусилля. Для інших 4 м'язів, а саме: одного згинача (*Pm*) та 3 розгиначів (*TB clat*, *TB cl*, *D ps*), різниця між площами ЕМГ протилежних напрямків вектора зусилля була статистично не значущою, хоча для всіх досліджуваних м'язів площа ЕМГ проти годинникової стрілки переважала у

більшості випробуваних, окрім односуглобного м'яза-згинача – *Pm*. Його середнє значення різниці становило: 2,2 %, що вказує на тенденції зменшення площі ЕМГ проти годинникової стрілки відносно такої за годинниковою стрілкою.

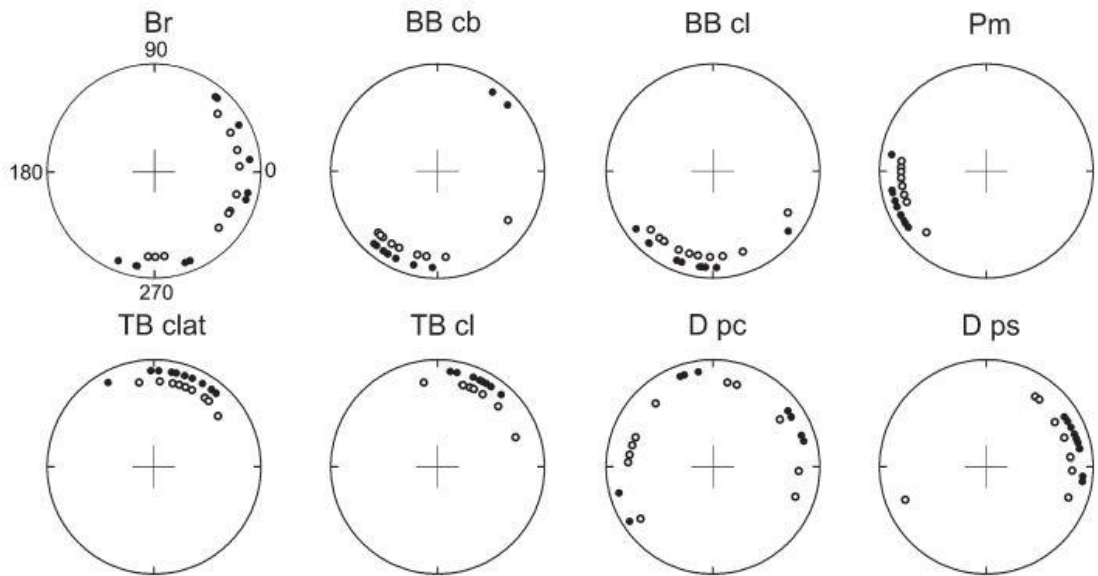


Рис. 3.1.5. Напрямки фокусних значень амплітуди електроміограми в полярних координатах для кожного м'яза в усіх випробуваних.

Значення кутів фокусної амплітуди в операційному просторі при протилежних напрямках обертання вектора зусилля позначені: чорними маркерами - за годинниковою стрілкою, світлими - проти годинникової стрілки.

ЕМГ досліджених 8 м'язів відрізнялася за напрямком максимальної амплітуди, про що свідчить їх розташування у різних секторах полярних координат. В залежності від переважного розміщення апроксимованих ЕМГ в одному із секторів операційного кола оцінювали домінування активності м'язів у певному напрямку. Як зазначено вище, для більш точного визначення ділянки найбільшої активності певного м'яза було розраховано відношення активності (площі) у кожному з 4 секторів операційного кола до його загальної ЕМГ активності. Напрямок секторів функціональної активності для м'язів-згиначів ліктювого суглоба, двосуглобових м'язів-згиначів та м'язів

згиначів плеча збігався з орієнтацією генерованого зусилля у напрямку згинання передпліччя. Виключення у більшості випадків становив м'яз-згинач передпліччя *Br*. Така сама тенденція спостерігалась і у групі м'язів-розгиначів.

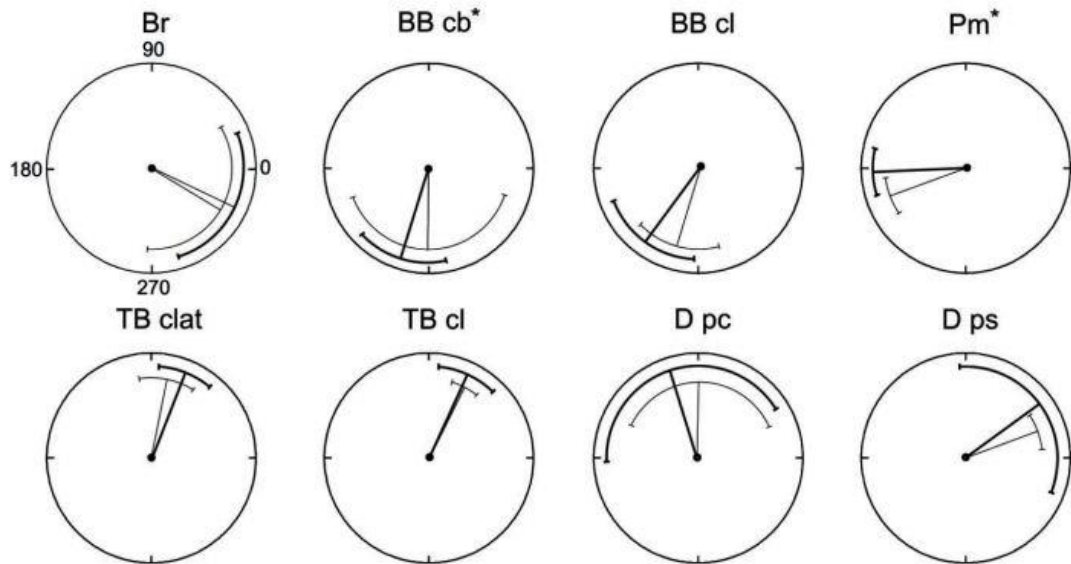


Рис. 3.1.6. Середні значення кутів, що відповідають максимальній амплітуді електроміограми м'яза в певному секторі операційного простору для двох протилежних напрямків вектора зусилля.

*Примітка: * $p < 0,05$ між середніми значеннями кутів електроміограми певного м'яза для двох протилежних напрямків руху вектора зусилля.*

Створення зусиль, які забезпечувалися спробами згинання в обох суглобах, в основному було пов'язано з активацією м'язів-згиначів (*Br*, *BB cb*, *BB cl*, *Pm*), тоді як активність антагоністичних м'язів-розгиначів (*TB cl*, *TB clat*, *D ps*) була малопомітною. ЕМГ при напрямку проти годинникової стрілки у переважній більшості випадків мали незначні відхилення від таких за годинниковою стрілкою. Для кількісного аналізу рівня відхилення значень кутів максимальних амплітуд ЕМГ двох протилежних напрямків було проведено парний t-критерій Стьюдента (табл. 3.1.3). Статистичний аналіз показав достовірну різницю між середніми значеннями кутів для двох м'язів-згиначів: плечового суглоба *Pm* та двосуглобового плечового та ліктьового

суглобів *BB cb*. Встановлено (рис. 3.1.5), що активація досліджуваних м'язів у різних випробуваних була дещо відмінною, але в цілому її патерн був відносно стереотипним.

Як видно з рис. 3.1.5, м'язи-згиначі проявляли активність переважно у III секторі (напрямок вектора зусилля $180^\circ - 270^\circ$). Виняток становила активність *Br*, переважна активність якого була у I та IV секторах. Суттєвий внесок у генерацію як згинальних, так і розгинальних тонічних зусиль належить згиначеві ліктьового суглоба *Br*, на що вказує досить широкий сектор його активності для всіх 11 випробуваних. Можна стверджувати, що цей м'яз проявляв високий рівень коактивації в умовах створення зусиль переважно у напрямку розгинання у ліктьовому та плечовому суглобах. Це стосувалося ЕМГ двох протилежних напрямків вектора зусилля для згаданого м'яза. Дещо складніше реалізувалися зусилля у напрямку розгинання ліктьового та плечового суглобів. Слід відмітити, що сектори активності м'язів-розгиначів мали більш вибірковий характер, ніж такі для м'язів-згиначів (див. рис. 3.1.5, 3.1.6). У цьому разі зусилля створювалися внаслідок підвищення активності м'язів-розгиначів ліктьового та плечового суглобів (*TB clat*, *TB cl*, *D ps*) у I секторі ($0^\circ - 90^\circ$) та плеча (*D ps*) – у I та II секторах ($0^\circ - 180^\circ$). Але така генерація супроводжувалася досить помітною коактивацією згиначів (*Br*, *BB cl*, *BB cb*) зокрема у I секторі. Усереднення значень кутів ЕМГ протилежних напрямків вектора зусилля дало змогу порівняти дисперсії останніх (див. рис. 3.1.6).

Слід відзначити, що найбільший розкид значень кутів протилежного обходу мають двосуглобовий м'яз-згинач ліктьового та плечового суглобів *BB cb* та м'яз-згинач плеча. Найменша різниця у зміщенні значень кутів протилежного обходу була у двосуглобового м'яза-розгинача ліктьового та плечового суглобів *TB cl*.

Варто зауважити, що при створенні згинальних зусиль рівень коактивації м'язів-розгиначів був значно меншим порівняно із м'язами- згиначами.

Висновок

1. Виявлено синергічну взаємодію окремих функціональних груп м'язів в умовах певної силової реакції. У просторовому відношенні встановлені ділянки переважної активності досліджуваних м'язів у межах операційного простору.

2. Показано відмінності амплітуд ЕМГ при протилежних напрямках вектора зусилля та коактивація м'язів-згиначів, у той час як розгиначі проявляли свою активність лише в межах своїх функціональних секторів. Сектори активності м'язів-розгиначів мали більш вибіркового характеру, ніж такі для м'язів-згиначів

3. Для 4 з 8 досліджуваних м'язів характерне статистично значуще збільшення амплітуди електроміограм при напрямку вектора зусилля проти годинникової стрілки відносно амплітуди ЕМГ за годинниковою стрілкою.

4. Суттєвий внесок у генерацію як згинальних, так і розгинальних ізометричних зусиль належить згиначеві ліктьового суглоба *Br*, на що вказує досить широкий сектор його активності для всіх випробуваних. *Br* проявляв високий рівень коактивації в умовах створення зусиль переважно у напрямку розгинання у ліктьовому та плечовому суглобах.

5. Найбільший розкид значень кутів при протилежних напрямках руху вектора зусилля мають двосуглобовий м'яз-згинач ліктьового та плечового суглобів *BB cb* та м'яз-згинач плеча. Найменша різниця у зміщенні значень кутів протилежного обходу була у двосуглобового м'яза-розгинача ліктьового та плечового суглобів *TB cl*.

Основний зміст пункту 3.1.2 опубліковано в таких працях:

1. 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.

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.
3. Легедза, О.В., Горковенко, А.В., Абрамович, Т.І. (2015). *ЕМГ-активність м'язів руки в межах повного цикла 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.

3.1.3. Гістерезисні властивості ЕМГ-активності м'язів плечового поясу і плеча при розвитку ізометричних зусиль різного напрямку рукою людини

На рис. 3.1.7 наведено типовий приклад ЕМГ-активності восьми м'язів при виконанні тест-завдань (А) одним із добровольців. Найбільша активність флексорів під час розвитку ізометричного зусилля в напрямку лівої напівплощини операційного простору була цілком прогнозованою. Екстензори виявляли значно більшу активність, коли тестовані генерували зусилля, орієнтовані в праву напівплощину. Активність флексорів *Br*, *BB cb*, *BB cl* та *Pm* при розвитку зусилля в напрямку 255 град (тобто саме правої напівплощини) була значно більшою, ніж та, що спостерігалася при протилежному напрямку (75 град). У той же час патерн активності екстензорів *TB clat*, *TB cl*, *D ps* та *D pc* виявляв протилежні закономірності.

У тих випадках, коли досліджувані м'язи мали виступати в ролі антагоністів (наприклад, *Br* і *BB cl* при розвитку зусилля в напрямку 75 град), могла спостерігатися деяка коактивація м'язів-антагоністів.

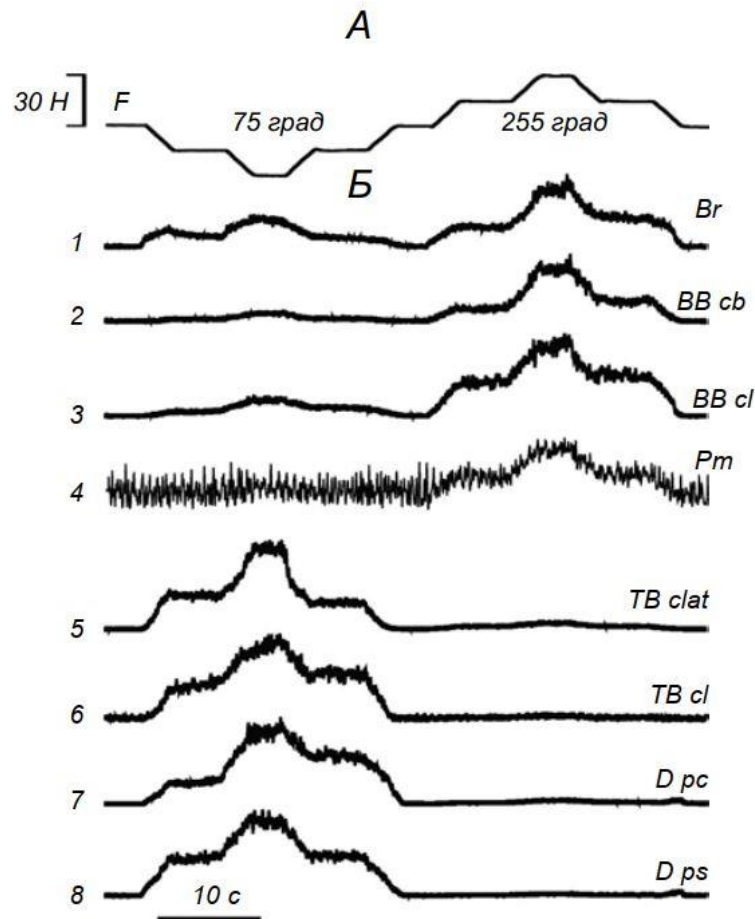


Рис. 3.1.7. Приклад усереднених ЕМГ усіх восьми (1–8) досліджених м'язів при виконанні завдання послідовного розвитку зусилля в напрямках 75 та 255 град.

F – механограма розвитку зусилля; 1–8 – ЕМГ, відведені від восьми м'язів плечового поясу і плеча (див. Методику досліджень).

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. 3.1.8). Так, на фрагменті *A* рис. 3.1.8 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).

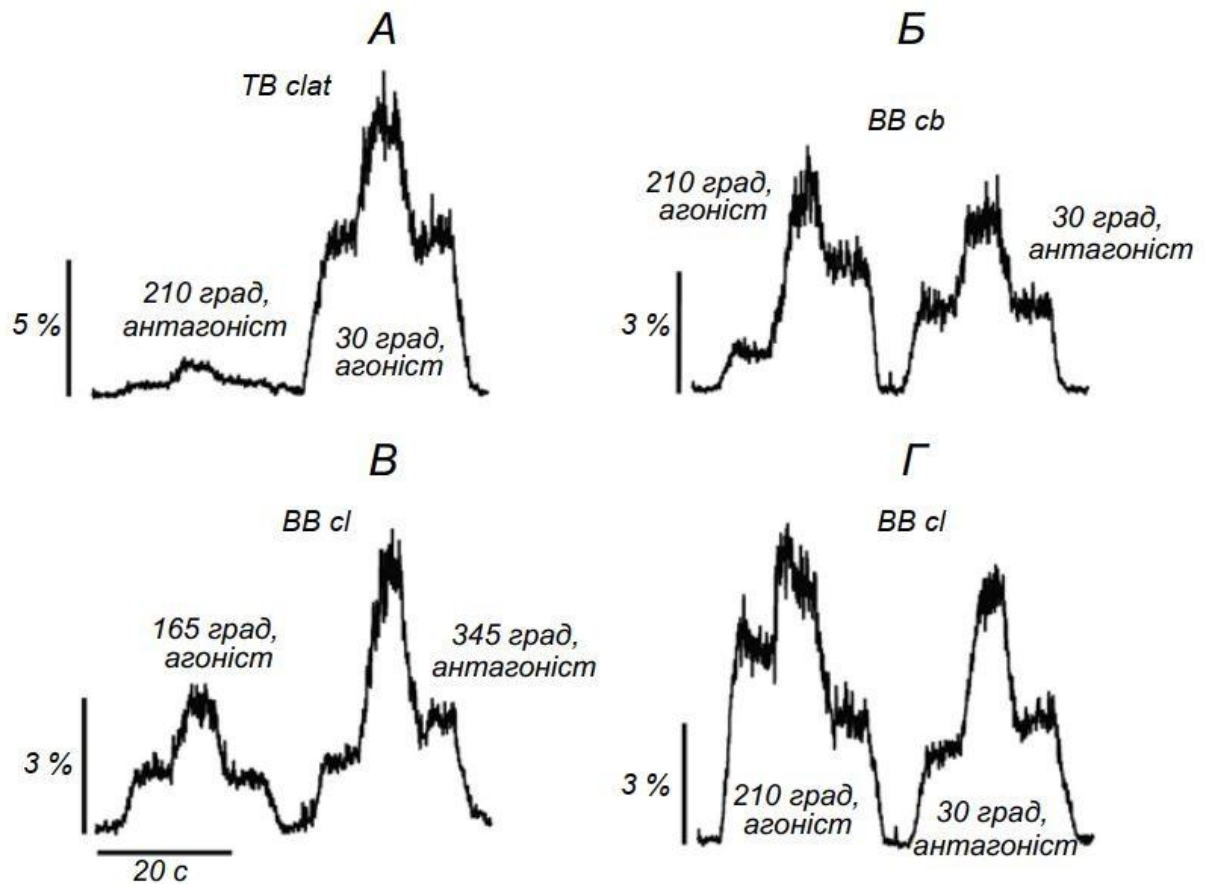


Рис. 3.1.8. Приклади різних типів гістерезисних властивостей електричної активності м'язів (А–Г) при змінах розвитку зусилля в протилежних напрямках.

Біля кожного запису вказані напрямки, в якому розвивалися зусилля, і функція м'яза як агоніста або антагоніста щодо даного напрямку. Позначення м'язів ті ж самі, що й на рис. 3.1.7.

Треба відмітити, що такий тип активації м'яза під час розвитку зусилля послідовно в протилежних напрямках був найбільш поширеним. Частими були й випадки, коли ЕМГ-активність м'яза демонструвала яскраво виражений гістерезис лише в разі функціонування м'яза в режимі агоніста, тобто при його безпосередньої задіяності в створенні зусилля в заданому напрямку. Такий приклад наведено на рис. 3.1.8, Б. Тут активність *BB cb* 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 відмітити, 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 цілком 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. 3.1.8, Г. Тут рівні ЕМГ *BB cl* були цілком співставними у разі обох протилежних режимів роботи (напрямки 210 та 30 град), причому вірогідні прояви гістерезису спостерігалися також в обох режимах. Цікавою особливістю цього прикладу є те, що в разі функціонування м'яза в режимі агоніста рівень активації на проміжному рівні висхідної ділянки силової траєкторії був вищим, ніж на аналогічному рівні низхідної ділянки. Доцільно спеціально відзначити, що такий патерн траплявся досить рідко. Значно частіше при наявності вірогідних проявів гістерезису рівень активації м'яза був більшим саме на низхідній ділянці траєкторії; це можна бачити на рис. 3.1.7, Б, 7; 3.1.8, Б. Дані особливості визначали спрямованість петель гістерезису залежності величина зусилля–амплітуда ЕМГ, про що докладніше буде сказано нижче. У незначній кількості випадків спостерігався такий тип активації м'яза, коли явище гістерезису реєструвалося тільки за умов функціонування цього м'яза в режимі антагоніста. Подібний приклад наведено на рис. 3.1.8, В, де представлена активність м'яза *BB cl* при розвитку зусилля послідовно в напрямках 165 та 345 град операційної площини. Потрібно звернути увагу на те, що ці напрямки розвитку зусилля приблизно співпадали з напрямком осі передпліччя. В даному випадку для згиначів і розгиначів ліктювого суглоба те, яку функцію реалізує даний м'яз – агоніста чи антагоніста, визначити важко. В згаданій ситуації ці м'язи, зокрема *BB cl*, працюють фактично як стабілізатори суглобового кута. Їх коактивація покликана підвищити жорсткість у ліктювому суглобі; цільове ж зусилля створюється головним

чином згиначами і розгиначами плечового суглоба. Подібний тип активації був зареєстрований тільки у м'язів *BB cl* та *BB cb*.

Рис. 3.1.9 ілюструє патерни явища гістерезису в ЕМГ-активності кожного м'яза залежно від напрямку генерованого зусилля. На наведених діаграмах зазначено, у скількох із чотирьох тестованих спостерігалися прояви гістерезису при розвитку зусилля в певному напрямку.

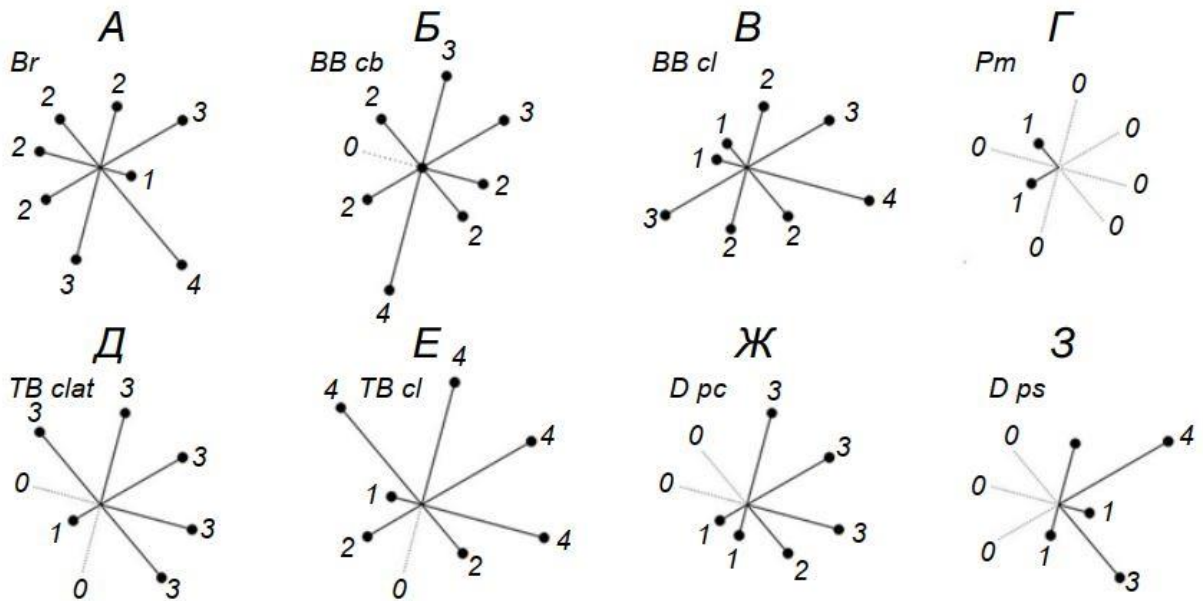


Рис. 3.1.9. Залежність гістерезисних властивостей ЕМГ-активності восьми досліджених м'язів (А–З) від напрямку розвитку ізометричних зусиль.

Біля чорних точок позначено кількість тестованих, у котрих спостерігалося явище гістерезису при розвитку зусилля в даному напрямку для окремого м'яза. Довжина відрізка пропорційна цій кількості. Напрямки, зображені пунктиром з позначкою „0”, свідчать про те, що в даному випадку вірогідні прояви гістерезису ЕМГ не були зареєстровані у жодного з учасників. Позначення м'язів ті ж самі, що й на рис. 3.1.7.

М'яз *Br* найбільш потужні прояви гістерезису демонстрував під час розвитку зусилля в напрямку 310 град (А); у даному разі в усіх учасників тестів виявлялася статистично значуща різниця рівнів ЕМГ на проміжних стаціонарних рівнях трапецієподібних силових траєкторій. Слід зауважити,

що при даному напрямку зусилля м'яз функціонував у режимі антагоніста. М'яз *BB cb* демонстрував вірогідні прояви гістерезису в усіх тестованих в умовах генерації зусилля в напрямку 255 град (Б), 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 *BB cl* найбільш виразний прояв гістерезису було зареєстровано в разі генерування зусилля в напрямках 345 град (усі тестовані; В) та 210 і 30 град (по три учасники; В). ЕМГ-активність м'яза *Pm* під час тестів практично не виявляла гістерезисних властивостей (Г). Оцінювати ЕМГ даного м'яза було важко через те, що на неї накладалися досить помітні коливання ЕКГ (рис. 3.1.7, Б, 4).

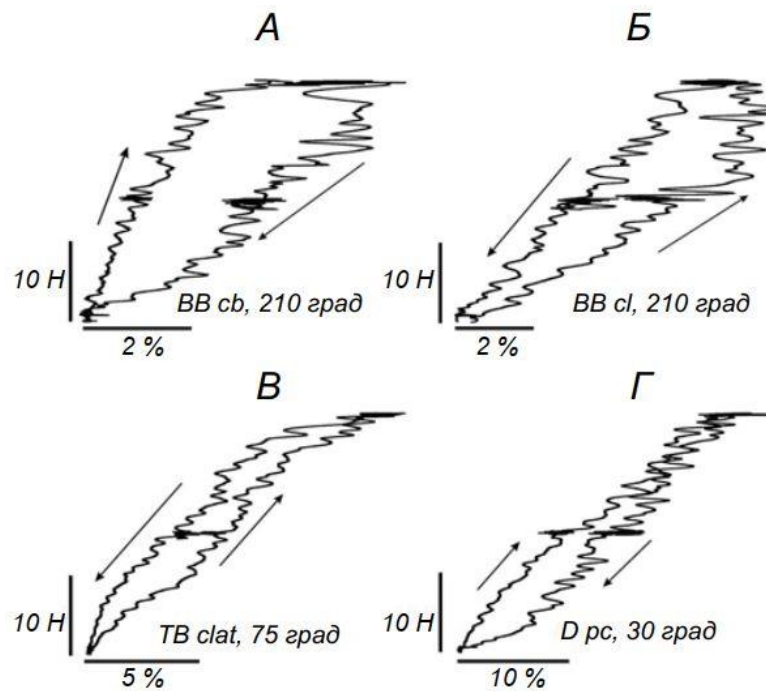


Рис. 3.1.10. Приклади петель гістерезису рівень ЕМГ-активності – зусилля для чотирьох окремих м'язів (А–Г).

Стрілками показані напрямки розвитку зусилля. Позначення м'язів ті ж самі, що й на рис. 3.1.7.

Аналіз отриманих результатів засвідчив, що м'язи-розгиначі ліктя *TB clat* і *TB cl* виявляли найбільш помітні гістерезисні властивості своєї активності (рис. 3.1.9, Д і Е відповідно). Здебільшого гістерезис в ЕМГ цих м'язів

спостерігався у випадках, коли дані м'язи функціонували в режимі агоністів. При цьому прояви гістерезису в активності *TB cl* були найсильнішими серед таких у всіх досліджуваних м'язів. Меншою мірою гістерезис виявлявся в ЕМГ-активності *D pc* та *D ps* (*Ж* та *З* відповідно). Так, активність першого з указаних м'язів демонструвала добре виражений гістерезис при напрямках 30, 75 та 345 град; це реєструвалось у трьох учасників дослідження. У всіх чотирьох тестованих було зареєстровано гістерезис ЕМГ м'яза *D ps* у разі напрямку 30 град (*З*).

Традиційною ілюстрацією наявності феномену гістерезису є петля активності досліджуваної системи, побудована у відповідних координатах. У нашому дослідженні ми розглядали петлі, які представлялись у координатах рівень ЕМГ-активності – значення зусилля. Приклад таких петель наведено на рис. 3.1.10. Орієнтація петлі гістерезису є однією з найважливіших характеристик цього явища. В нашому дослідженні спостерігалися петлі, орієнтовані як за ходом годинникової стрілки, так і проти нього. Можна порівняти хоча б рис. 3.1.10, *A* та *Г*, де петлі для м'язів *BB cb* та *D pc* орієнтовані за ходом годинникової стрілки, з *Б* та *В*, які є прикладами зворотної орієнтації петель у м'язів *BB cl* та *TB clat* відповідно. Випадками орієнтації за ходом годинникової стрілки вважалися такі, коли рівень активності ЕМГ на першому проміжному рівні трапецієподібної траєкторії був меншим за такий на другому (рис. 3.1.8, *Б*); орієнтацією проти ходу годинникової стрілки вважалася така, коли різниці між рівнями ЕМГ-активності на другому і першому проміжних рівнях траєкторії були від'ємними (рис. 3.1.8, *Г*, перша подвійна трапеція, а також рис. 2.5.1, *A*, *В*).

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* (як це можна бачити із рис. 3.1.7, де ЕМГ тільки цього м'яза демонструє істотну петлю гістерезису з перебігом проти ходу годинникової стрілки).

Висновок

1. Активність флексорів *Br*, *BB cb*, *BB cl* та *Pm* при розвитку зусилля в напрямку саме правої напівплощини (255 град) була значно більшою, ніж та, що спостерігалася при протилежному напрямку (75 град). У той же час патерн активності екстензорів *TB clat*, *TB cl*, *D ps* та *D pc* виявляв протилежні закономірності.

2. Були зареєстровані вірогідні прояви гістерезису у 118 випадках (46 %). Гістерезис, петля якого для співвідношення рівень ЕМГ–зусилля орієнтувалася за рухом годинникової стрілки, спостерігався в 107 випадках (або 91 %); в 11 випадках (9 %) відмічалася петля, орієнтована проти руху годинникової стрілки.

3. 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).

4. М'язи-розгиначі ліктя *TB clat* і *TB cl* виявляли найбільш помітні гістерезисні властивості своєї активності у випадках, коли дані м'язи функціонували в режимі агоністів. При цьому прояви гістерезису в активності *TB cl* були найсильнішими серед таких у всіх досліджуваних м'язів.

Основний зміст пункту 3.1.3 опубліковано в таких працях:

1. 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.

3.1.4. Прояви гістерезису в ЕМГ-активності м'язів верхньої кінцівки людини при генерації циклічних ізометричних зусиль

На рис. 3.1.11 наведено типовий приклад усередненої та обробленої ЕМГ-активності, відведеної від восьми м'язів плеча і плечового поясу одного з випробуваних при виконанні десяти реалізацій одного тест-завдання. Значення зовнішніх кутів у плечовому та ліктьовому суглобах при цьому складали 70 і 75 град, що відповідає вихідному положенню ланок руки щодо чотирьох інших конфігурацій останньої в окремому експерименті. Для кожного м'яза наведені усереднені ЕМГ для двох протилежних напрямів обходу траєкторії вектора зусилля – за годинниковою стрілкою та проти її ходу. Як видно, відбувалось акцентоване зростання амплітуд ЕМГ у межах позитивної фази змін моменту сили для згиначів та негативної фази змін моменту для розгиначів.

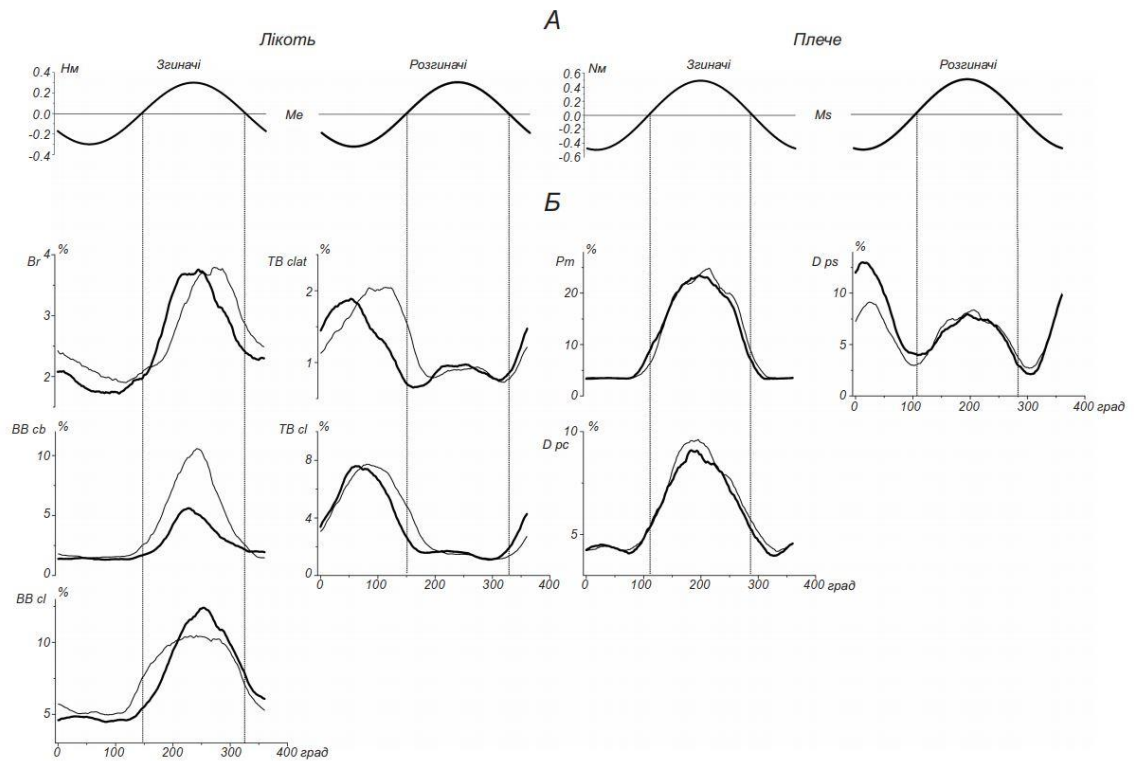


Рис. 3.1.11. ЕМГ-активність м'язів передпліччя, плеча та плечового поясу при значеннях кутів плечового та ліктьового суглобів 70 і 75 град.

А – моменти сил: M_e – щодо ліктьового, M_s щодо плечового суглоба. Б – нормована ЕМГ-активність м'язів. Тонкими лініями позначено дані для напрямку обходу вектора зусилля за годинниковою стрілкою, товстими – проти годинникової стрілки, тонкими сірими лініями – проекції нульових значень моментів сил щодо ЕМГ м'язів. Позначення м'язів див. у Методиці досліджень.

Такий характер ЕМГ-активності є досить прогнозованим; він притаманний м'язам як плеча (флексорам та екстензорам ліктя), так і м'язам плечового поясу (що згинають та розгинають плечовий суглоб). Слід звернути увагу на чітку невідповідність точок початку зростання або спаду амплітуди ЕМГ-активності для обох напрямів щодо перехідних значень моментів сил, котрі дорівнюють нулю (лінії проекції позначені сірими тонкими лініями). Отже, можна говорити про «запізнення» або «випередження» змін амплітуди ЕМГ щодо проекцій нульових точок моменту сил. Принципово подібний

патерн спостерігався у випадках усіх конфігурацій руки випробуваного. Згадані істотні прояви гістерезисних властивостей ЕМГ-активності при різних конфігураціях ланок руки демонстрували більшість досліджуваних м'язів. Варто зауважити, що отримані петлі гістерезису відрізнялись одна від одної не тільки різницею амплітуди між ділянками ЕМГ, котрі відповідали протилежним фазам зміни моменту сили (зростання та спаду). В деяких випадках амплітуда ЕМГ, що відповідала фазі спаду, демонструвала нехарактерне збільшення щодо такої у фазі зростання моменту сили. Даний феномен був причиною зміни напрямку початкової активації ЕМГ (далі – напрям) у часовому перебігу окремої спроби в координатах «ЕМГ – момент сили». На рис. 3.1.12 наведено приклад двох петель гістерезису для ЕМГ одного із м'язів (Pm) при двох різних конфігураціях ланок руки; роль функції відігравала амплітуда ЕМГ, роль аргументу – момент сили, обчислений щодо плечового суглоба випробуваного. Невідповідність рівня амплітуди ЕМГ-активності щодо нульової позиції моменту сили прослідковується досить чітко. Особливо яскраво це видно із графіка *Б*, де зміни ЕМГ-активності (позначено тонкою лінією) істотно випереджають по фазі позитивну зміну моменту сили; при зворотному напрямі зменшення амплітуди до початкового мінімуму відбувається з певним запізненням. Така тенденція спостерігалась і для зворотного напрямку змін зусилля (позначено товстою лінією). В даному випадку варто особливо зауважити, що початок ЕМГ-активації не завжди мав однаковий напрям. Рис. 3.1.12 чітко демонструє, що напрями петель гістерезису для одного м'яза при різних конфігураціях ланок руки можуть розрізнятися. На графіку *А* обидві петлі мають однаковий напрям активації – за годинниковою стрілкою. Рис. 3.1.12 чітко демонструє, що напрями петель гістерезису для одного м'яза при різних конфігураціях ланок руки можуть розрізнятися. На графіку *А* обидві петлі мають однаковий напрям активації – за годинниковою стрілкою.

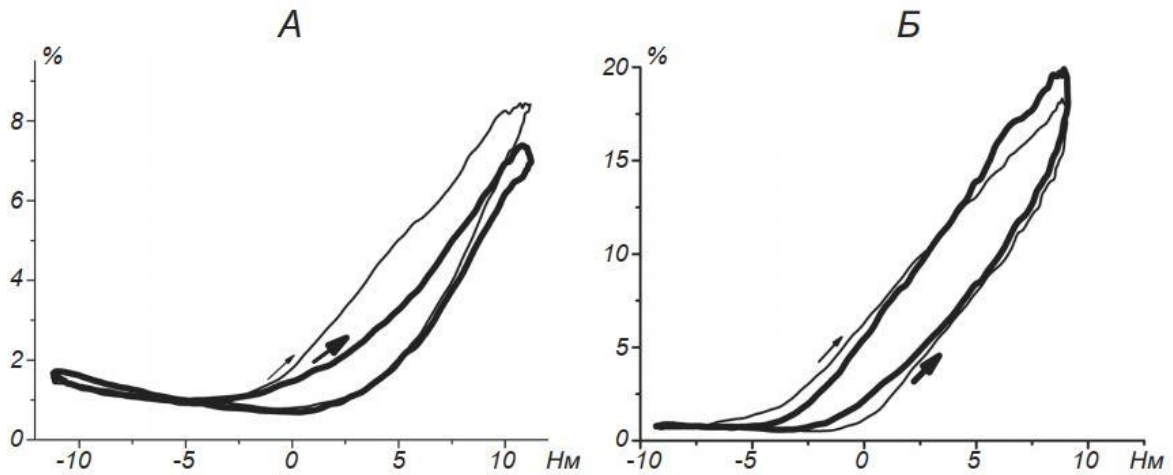


Рис. 3.1.12. Петлі гістерезису для ЕМГ, відведених від *m. pectoralis major*.

А – «правильна», *Б* – «неправильна» петля. Тонкою лінією позначено напрям обходу вектора зусилля за годинниковою стрілкою, товстою – проти неї. Стрілками вказано початковий напрям ЕМГ-активації для відповідних петель.

Ми кваліфікували це як приклад «правильної» петлі. На графіку ж *Б* петля, позначена товстою лінією, змінює свій напрям на протилежний – проти годинникової стрілки (приклад «неправильної» петлі). При цьому амплітуда ЕМГ у тій фазі, коли момент сили прямує до нуля, була більшою в межах фази зростання моменту. Загалом кількісне співвідношення «правильних» та «неправильних» петель у сукупності всіх експериментів для восьми досліджуваних м'язів не демонструвало чітких статистично значущих закономірностей для певних конфігурацій ланок руки або тільки для окремих м'язів.

Висновок

1. Виявлено істотні невідповідності ділянок зростання («випередження») або спаду («запізнення») амплітуди ЕМГ щодо нульових

значень відповідних моментів сил. Принципово подібний патерн спостерігався у випадках усіх конфігурацій руки випробуваного.

2. При цьому напрями параметричних петель гістерезису ЕМГ-активності могли істотно розрізнятись і у певного м'яза на тлі різних конфігурацій ланок руки, і у різних випробуваних, що на тлі великої варіативності не виявляло статистично значущої чіткої кореляції.

3. Не виключено, що стандартної стратегії врахування гістерезисних ефектів в умовах керування моторними феноменами не існує. ЦНС обирає таку конкретну індивідуальну стратегію, котра виправдала себе при набутті моторного досвіду.

Основний зміст пункту 3.1.4 опубліковано в таких працях:

1. 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.

2. 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.

3. 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.

3.1.5. Гістерезис ЕМГ-активності м'язів руки людини при поворотах вектора ізометричного зусилля

Як уже зазначалося, ми оцінили залежність рівня випрямленої (повнохвильове випрямлення) та згладженої ЕМГ м'язів від напрямку зусиль,

що створюються випробуванням. У цьому випадку опорна точка системи координат операційного простору співпадала з центром руків'я динамометра, тоді як осі координат X та Y співпадали з парафронтальною та парасагітальною площинами тіла випробовуваної людини відповідно.

Значення кута орієнтації створюваного зусилля були побудовані від осі X, тоді як напрямок обертання вектора цього зусилля проти годинникової стрілки вважався позитивним. Максимальні рівні активності кожного м'яза спостерігались у певних досить вузьких секторах орієнтації вектора зусилля. Середньою точкою такого сектора вважався кут максимальної активності (АМА) м'яза. Середні значення АМА для всіх м'язів тестованої людини наведені на рис. 3.1.13. Слід зазначити, що значення АМА для м'язів-артикуляторів ліктьового і плечового суглобів суттєво залежать від анатомічних характеристик та функціональної ролі цих м'язів. Наприклад, середні значення АМА для згиначів були близько 180 градусів, тоді як відповідні значення для розгиначів були близькі до 0 градусів. Такі результати повністю узгоджуються з функціональною роллю відповідних м'язів. Слід також зазначити, що певні значення АМА залежали від величини суглобових кутів. Ми виявили помітну залежність АМА у більшій частині м'язів від напрямку обертання вектора зусилля.

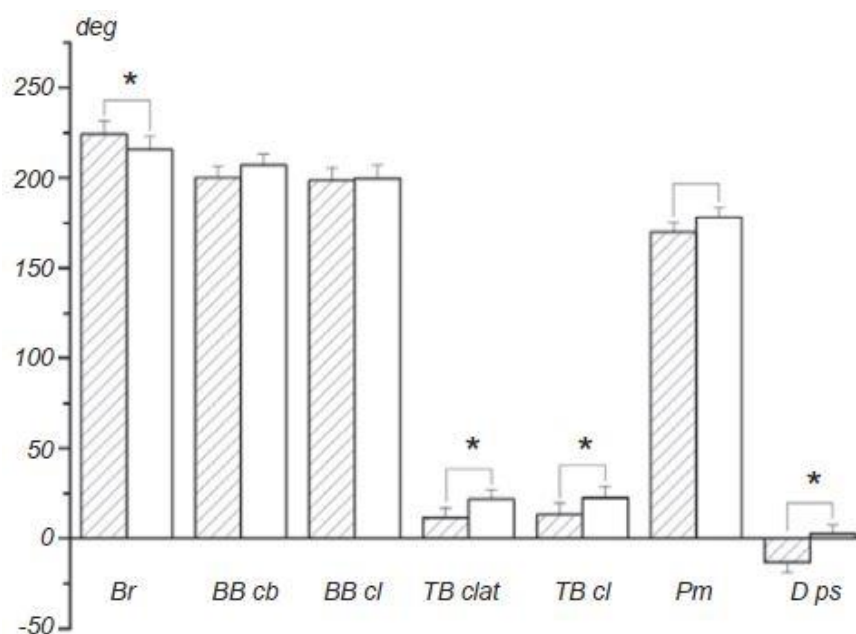


Рис. 3.1.13. Значення кутів максимальної активності (АМА) для м'язів плеча та плечового поясу при протилежних напрямках обертання вектора ізометричного зусилля.

Пунктирна та відкрита колонки показують відповідно значення АМА при обертанні вектора зусилля проти годинникової стрілки та за годинниковою стрілкою. Представлені середні значення АМА та їх стандартні помилки. Зірочками позначені випадки значних відмінностей між значеннями АМА при протилежних напрямках обертання.

На рисунку 3.1.13 видно, що значення АМА для *TB clat*, *TB cl*, *Pm* та *D ps* були в тій чи іншій мірі більшими у напрямку обертання за годинниковою стрілкою (відкриті колонки), тоді як *Br* демонстрував протилежну тенденцію. Статистична значущість цих результатів також підтверджена парним t-критерієм (табл. 3.1.4). Відповідні результати представлені на рис. 3.1.14 більш чітко. Статистичний аналіз активності *BB cb* та *BB cl* показав, що залежність АМА для цих м'язів від напрямку циркуляції не досягла рівня значущості. Слід зазначити, однак, що різниця в значеннях АМА при різних напрямках обертання для *BB cb* була досить значною; індекс значущості ($p = 0,058$) був близький до критичного значення. У той же час відповідна різниця в *BB cl* була мінімальною (близькою до нуля).

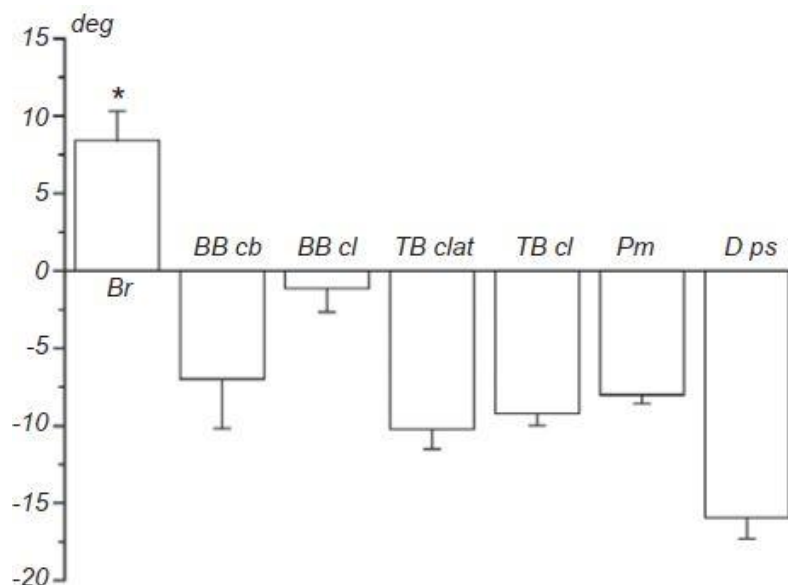


Рис. 3.1.14. Різниця середніх значень кутів максимальної активності для м'язів у процесі виконання різних рухових завдань.

Позначення такі ж, як на рис. 3.1.13.

Таблиця 3.1.4.

Різниця між середніми значеннями кутів максимальної активності м'язів плеча та плечового поясу при обертанні вектора ізометричного зусилля проти- та за годинниковою стрілкою.

Показники	<i>Br</i>	<i>BB cb</i>	<i>BB cl</i>	<i>TB clat</i>	<i>TB cl</i>	<i>Pm</i>	<i>D ps</i>
Різниця, градус	8.4	-7.0	-1.1	-10.2	-9.2	-8.0	-15.9
t-значення	4.24	-2.21	-0.76	-7.92	-11.60	-13.83	-11.78
p-значення	0.003	0.058	0.471	0.000	0.000	0.000	0.000

Примітка: відмінності між значеннями кутів інтерпретували як значущі при $p < 0,05$.

Висновок

1. Порівнювали середні значення кутів максимальної активності (АМА) м'яза під час повільних обертань проти годинникової стрілки та за годинниковою стрілкою вектора ізометричного зусилля.

2. Значна кількість досліджуваних м'язів демонструвала статистично значущу залежність АМА від напрямку руху вектора ізометричного зусилля вздовж цільової траєкторії; ця залежність, швидше за все, зумовлена проявами гістерезису в діяльності досліджуваних м'язів.

3. У випадку, коли аналіз проводився більш докладно, значення АМА для *mm. triceps brachii*, *pectoralis major* та *deltoideus pars scapularis* були значно більшими при обертанні за годинниковою стрілкою, тоді як для *m. brachioradialis* продемонстрував протилежну тенденцію.

Основний зміст пункту 3.1.5 опубліковано в таких працях:

1. 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.
2. 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.
3. 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.

3.2. Активація м'язів плечового поясу та плеча під час парафронтальних рухів в умовах постійного ізотонічного навантаження

3.2.1. Структура ЕМГ ліктьових та плечових м'язів в умовах повільних парафронтальних рухів верхньої кінцівки при ізотонічному навантаженні

Розглядаючи зворотно-поступальний характер тестових рухів ($A - B - A$) та їх виконання при послідовних прикладаннях двох протилежно спрямованих зовнішніх навантажень (F_r та F_l), ми мали можливість проаналізувати всі можливі комбінації напрямків навантаження та руху (рис. 3.2.1). І згиначі плеча (рис. 3.2.1, $A - C$), і ліктя (рис. 3.2.1, $F - J$) демонстрували переважну активацію під дією F_r . За цих умов розгиначі були або повністю пасивними, або виявляли незначну коактивацію. Навпаки, у випадку сил F_l в основному активувались розгиначі, тоді як згиначі були переважно неактивними. Між дослідженими м'язами плеча Pm (згинач) та D_{ps} (розгинач) показали найбільш чітку відповідну специфічність, тоді як D_{ps}

продемонстрував “змішаний” патерн активності. Остання особливість може бути пов’язана зі складною природою цього м’яза, який бере участь як у згинанні, так і в розгинанні плеча.

У групі досліджених згиначів ліктя активність Br була менш передбачуваною; як амплітуди, так і поточні зміни в його ЕМГ під час дії F_r у різних випробуваних були різними. З іншого боку, коактивація цього м’яза під час дії F_l була більш вираженою порівняно з відповідною активністю обох голівок біцепса. Різні частини біцепса демонстрували досить подібну ЕМГ-активність, незважаючи на те, що одна частина цього м’яза, $BB\ cl$, діє виключно в ліктьовому суглобі, тоді як інша частина, $BB\ cb$, є двосуглобовим м’язом; він хоча б частково бере участь у рухах навколо плечового суглоба. Подібно до розгиначів плечей, ліктьові ($TB\ clat$ і $TB\ cl$) демонстрували переважну активацію під час дії сили F_l (рис. 3.2.1, I-J). Однак їх коактивація із згиначами була помітна також у протилежному напрямку сили, F_r (товсті лінії на тих же панелях).

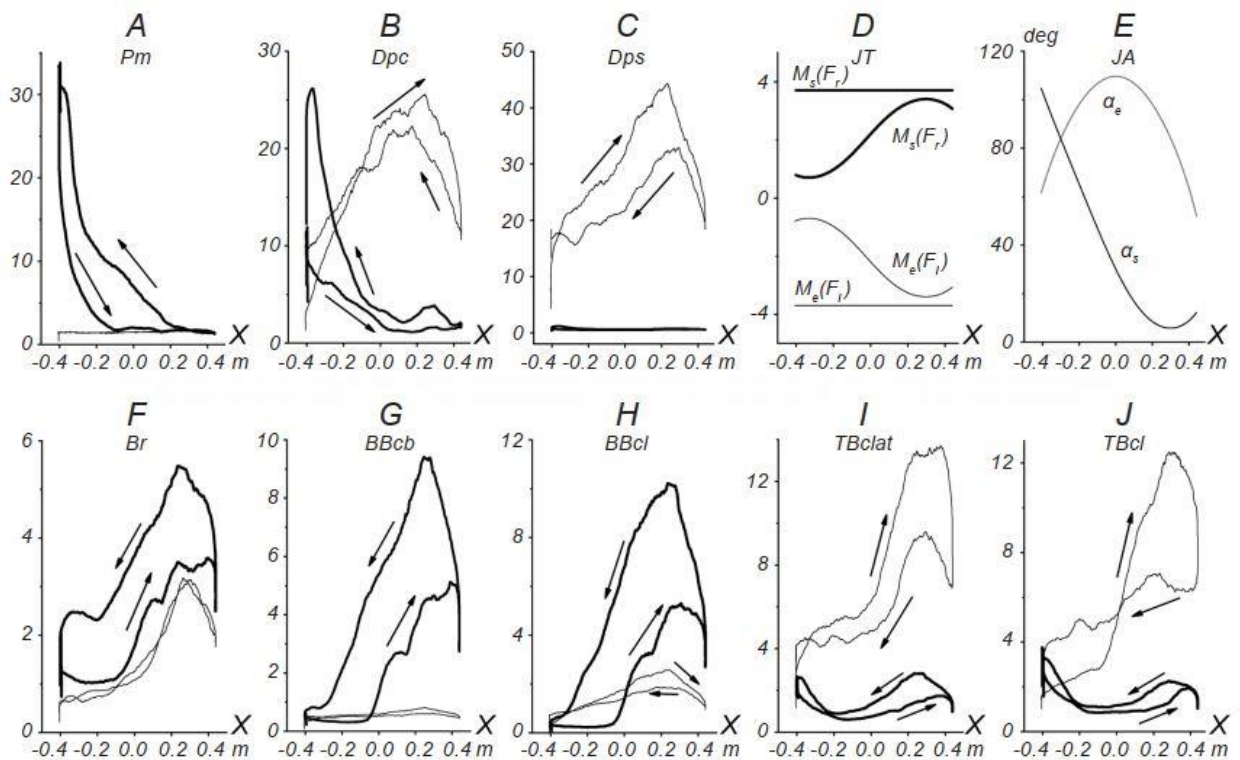


Рис. 3.2.1. Усереднені ЕМГ, записані з м’язів, що оперують плечовим (А – С) та ліктьовим (F – J) суглобами, під час шести повторень

стандартних тестових рухів із зовнішніми навантаженнями вправо та вліво (F_l та F_r , як показано на рис. 1) та відповідні біомеханічні характеристики.

Панелі D і E ілюструють результати теоретичного розрахунку крутних моментів суглобів, що діють навколо плечових і ліктьових суглобів (JT , M_s і M_e) та відповідних кутів суглобів (JA , α_s та α_e). Абсциса на всіх ділянках визначає позиціонування вздовж траєкторії руху, m ; нульова точка відповідає проекції осі правого плечового суглоба на траєкторію руху. EMG ($A - C$ та $F - G$) та обчислені треки крутного моменту (D) відображаються товстими та тонкими лініями для навантажень F_r та F_l відповідно. Стрілки на записаних петлях EMG позначають напрямки їх обходу в рамках стандартної схеми руху: $A - B - A$. Значення ординат: EMG вимірюються у % відносно MVC; JT вказуються в Н·м, а JA в градусах.

Можна помітити, що всі EMG, записані з м'язів, що активуються прикладанням сили даного напрямку, демонстрували чітко виражений гістерезис. Це було типово як для згиначів у випадку F_r так і розгиначів, коли сила діяла в протилежному напрямку (F_l). Цікаво, що петлі гістерезису в згиначах обох суглобів мали напрямок проти годинникової стрілки щодо положення кінцевої точки (X), тоді як для розгиначів напрямок петель був спрямований за годинниковою стрілкою.

Здається, очевидно, що патерни гістерезису, які проявляються на рівні центральних команд, що надходять до м'язів суглобів (за умов наших тестів амплітуди EMG є корелятами цих команд), в першу чергу залежать від напрямку дії сил у кінцевій точці; водночас ці команди були істотно модифіковані напрямком зміни довжини м'язів. Чисто якісно, поєднання змін сили та довжини може бути оцінено позиційними залежностями суглобових моментів сил (JT) (рис. 3.2.1, D) та кутів (JA) (рис. 3.2.1, E). Методи обчислення цих параметрів були описані в попередніх роботах [313, 314]. Через недостатність відповідної анатомічної інформації ми не шукали

детально як специфікації процесів генерації сили, так і точні зміни довжини м'язів та швидкості цих показників. Однак спрощена геометрична модель для м'язів, що працюють на рівні плечового та ліктьового суглобів (рис. 3.2.2), може надати нам інформацію про напрямок руху в різних сегментах тестових траєкторій. Постійна величина L_T плеча показує, що ці плечові м'язи фактично працюють у суто ізотонічних умовах. Значні зміни в ЕМГ як згиначів, так і розгиначів плеча (рис. 3.2.1, $A - C$), ймовірно, пов'язані із суттєвими змінами довжини цих м'язів, як це можна зробити у висновку при аналізі відповідних J_A (рис. 3.2.1, E). Сильне зменшення кута на початку тестового руху супроводжувалось відповідно збільшенням довжини згиначів плеча (L_s^{flex} на рис. 3.2.2, C). Згідно з класичними твердженнями нервово-м'язової фізіології, ізотонічно подовжений м'яз створює більшу силу порівняно із силою при ізометричних скороченнях; остання сила, у свою чергу, більша, ніж сила під час руху, викликаного скороченням вкороченого м'язу. Отже, в рамках цієї фази руху м'язи плеча можуть бути менш активними, що відповідає швидкому зменшенню інтенсивності їх ЕМГ (рис. 3.2.1, A).

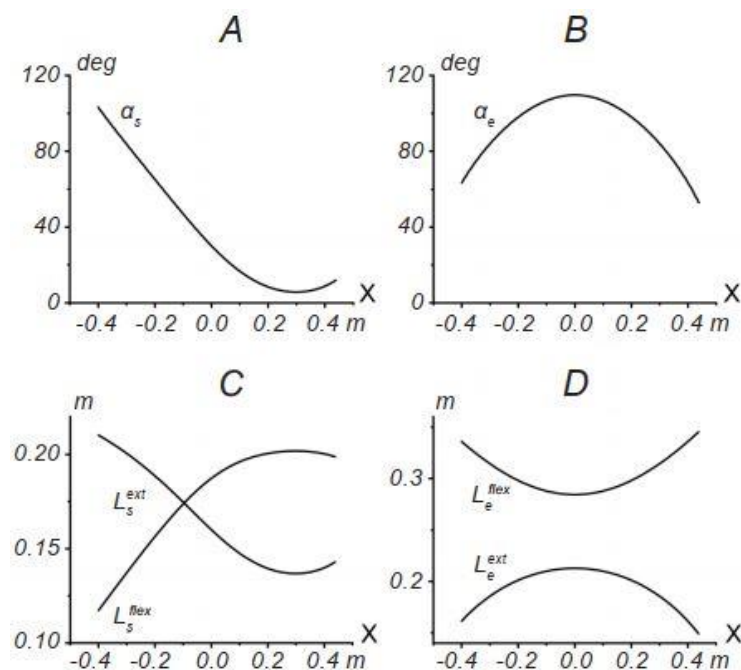


Рис. 3.2.2. Траєкторії змін суглобового кута (A і B , град) та змодельовані довжини плечових (C) та ліктьових (D) згиначів та

розгиначів (м; для простоти враховуються лише односуглобові головки м'язів).

Розрахунок кутів суглобів на основі добре відкаліброваного сигналу положення (X, t) в експериментальній установці є достатньо точним, тоді як оцінки довжини м'язів плеча та передпліччя L (C і D) є лише приблизними через відсутність основних анатомічних параметрів, необхідних для моделювання. Тим не менше, графіки C і D створюють правильне враження щодо напрямків руху в різних сегментах тестових траєкторій.

Більш того, падіння активації цих м'язів відбувається настільки швидко, що їх ЕМГ повністю зникають; цей факт корелює з більш помітним залученням згиначів ліктя до формування сили (рис. 3.2.1, F – H, нижні гілки петель гістерезису). У фазі зворотного руху (B – A) модель активації згиначів плеча була протилежною. По сусідству з точкою B м'язи були максимально подовжені, а потім вони почали активно скорочуватися, що неминуче вимагало їх додаткової активації. В результаті інтенсивності ЕМГ під час зворотної фази руху зростали набагато вище, ніж відповідні частини кривих, що належать до прямої фази. Тому, якщо ми розглянемо повний цикл тестових рухів (A – B – A), ми помітимо, що зміни інтенсивності активності ЕМГ виглядали як петлі гістерезису з напрямом проти годинникової стрілки.

Патерни змін довжини плечових розгиначів були протилежними таким, як у згиначів (L_s^{ext} на рис. 3.2.2, C). У межах фази прямого руху (A – B) ці м'язи вкорочувались, а подовжувались у межах зворотної фази (у B – A), що відповідає гістерезису інтенсивності ЕМГ за годинниковою стрілкою щодо координати положення (рис. 3.2.1, C). Цікаво, що активність D_{rc} продемонструвала наявність двох петель гістерезису майже однакової амплітуди для обох сил (F_r та F_l); більше того, напрямки петель збігалися із звичними напрямками в згиначах і розгиначах. Цей факт може свідчити про змішаний характер даного м'яза з наявністю незалежних, як згинаючих, так і розгинаючих, функціональних частин (рис. 3.2.2, B). Динаміка рухів у

ліктьовому суглобі дещо складніша, ніж описана вище; це пов'язано з тим, що як довжина м'язів, так і сили, що діють на них, змінюються під час тестового руху. Це не стосується м'язів плеча, для яких дії зовнішніх сил незмінні протягом усього руху (порівняйте криві M_s та M_e на рис. 3.2.1, D). Замість чисто ізотонічних рухів, описаних вище для випадку згиначів плеча, довжина згиначів ліктя збільшується під дією фонових хвилеподібних змін зовнішньої сили. Таке подовження в меншій мірі залежить від еферентної активації; тому ЕМГ усіх згиначів у початковій фазі руху (A – B) демонструють очевидне уповільнення (рис. 3.2.1, F – H). Можна помітити, що перехід до подовження згиначів ліктя (після досягнення вершини кривою α_e) призводить до зменшення купола кривої в приростах їх ЕМГ (рис. 3.2.1, E, 3.2.2, D). Початок зворотного руху з точки B супроводжувався швидким активним укороченням згиначів ліктя; ці м'язи генерували роботу проти зовнішнього навантаження. Це вимагає швидкого зростання м'язової активності (і, природно, інтенсивності ЕМГ). Потім ЕМГ досягли екстремальних значень, що супроводжувалося чіткими падіннями, незважаючи на продовження укорочення м'язів, яке доходить приблизно до нульового положення. Це падіння інтенсивності активації може бути пов'язане із помітним зменшенням значень крутного моменту в лікті (рис. 3.2.1, D). Потім згиначі ліктя почали подовжуватися; однак усереднені записи ЕМГ продовжували значно перевищувати відповідні значення, досягнуті в першій фазі (A – B) руху. Можна припустити, що такий приріст проявляється внаслідок наявності однотипних після-ефектів у дії центральних команд.

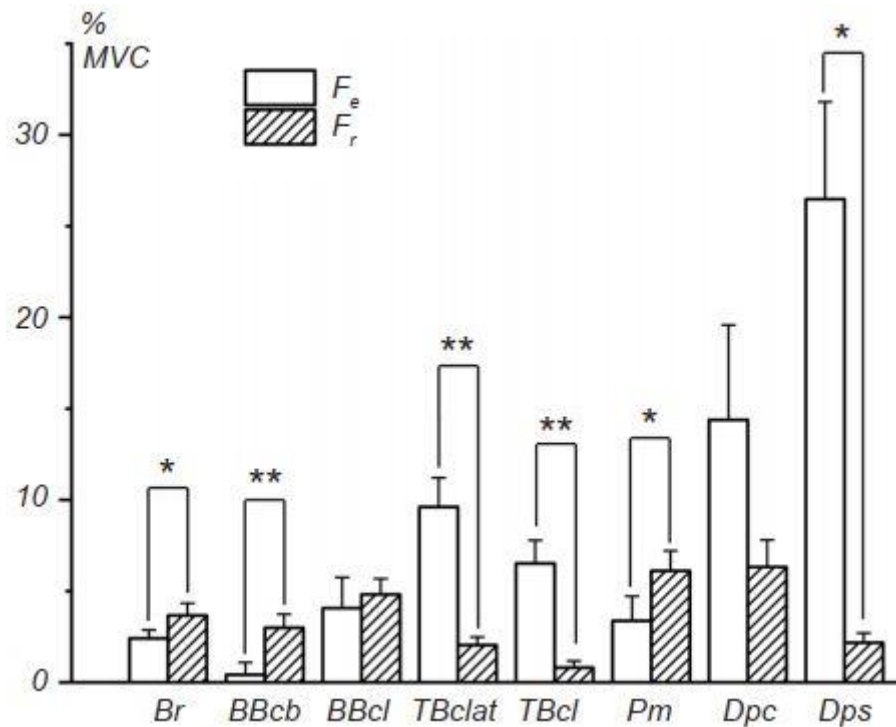


Рис. 3.2.3. Стовпчикова діаграма середніх величин ЕМГ (% відносно MVC), що генеруються м'язами під час тестових рухів в умовах навантажень F_r та F_l .

Дані для всієї групи (десять випробовуваних) та 10 тестових рухів для кожного з навантажень. Зірочками позначені випадки, коли різниця між рівнями ЕМГ для протилежних навантажень (F_r та F_l) була статистично значущою (парний t -тест, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$).

Подібно до м'язів плечового суглоба, розгиначі ліктя в більшій мірі піддаються дії сил F_l . У цьому випадку обидві досліджувані головки трицепса продемонстрували протилежні напрямки петель гістерезису положення – ЕМГ, порівняно з напрямками згиначів ліктя під дією сил F_r . З іншого боку, ефекти гістерезису були добре помітні при активації цих скорочень головних м'язів у відповідь на навантаження F_r (ЕМГ, позначені товстими лініями на рис. 3.2.1, I-J). Здається важливим, що петлі гістерезису змінили свій напрямок на протилежний у патернах коактивації (коли антагоністи переважно активовані); таким чином, у цьому випадку напрям гістерезису співпадав із напрямком антагоністів. Статистичний аналіз параметрів ЕМГ у

досліджуваній групі з десяти випробовуваних (рис. 3.2.3) показав, що тип патернів ЕМГ, описаний вище для одного з випробовуваних, є досить типовим. Для порівняння інтенсивності ЕМГ у різних м'язах ми розраховали середні рівні ЕМГ (визначені у % щодо MVC), використовуючи алгоритм чисельного інтегрування (рівняння 2.4.2.1). Ці відмінності краще виражалися в згиначах обох суглобів, коли зовнішня сила була спрямована вправо, тобто на F_r (штриховані стовпці для *Br*, *BB cb*, *BB cl* та *Pm* на рис. 3.2.3), тоді як розгиначі були більш активними під час дії лівоспрямованих навантажень, F_l (порожні стовпці для *TB clat*, *TB cl* та *D ps*). Незважаючи на значні амплітуди ЕМГ *D ps*, їх відмінності, пов'язані з протилежними напрямками навантаження, були статистично незначними. Цей факт можна пояснити складною будовою цього м'яза з наявністю у його структурі як згинальних, так і розгинальних функціональних груп волокон. Відсутність значної різниці між ЕМГ м'яза *BB cl* при протилежних навантаженнях може бути пов'язано з високим рівнем індивідуальної мінливості моделі активації цього м'яза.

Наступний вираз можна використовувати для визначення нормованих інтегральних значень (площі) петель гістерезису в записах ЕМГ (див. рів. 2.4.2.2):

$$H_i^{(n)} = \frac{\int_{X_A}^{X_B} E_i(X) dX - \int_{X_B}^{X_A} E_i(X) dX}{(X_B - X_A) \bar{E}_i}, \quad (3.2.1)$$

де інтеграли визначають площі під записами ЕМГ у першій (A – B) та другій (B – A) фазах тестового руху, тоді як E визначається рівнянням (2.4.2.1). Можна бачити, що параметр, визначений рівнянням (3.2.1) дорівнює нулю за відсутності гістерезису; він є негативним для петель гістерезису проти годинникової стрілки і позитивним для петель гістерезису за годинниковою стрілкою. Статистичні характеристики параметра порівнювали для ситуацій із дією навантажень F_r та F_l у групі всіх десяти випробовуваних; парний t-тест використовували для оцінки статистичної значущості відмінностей між відповідними значеннями (рис. 3.2.8).

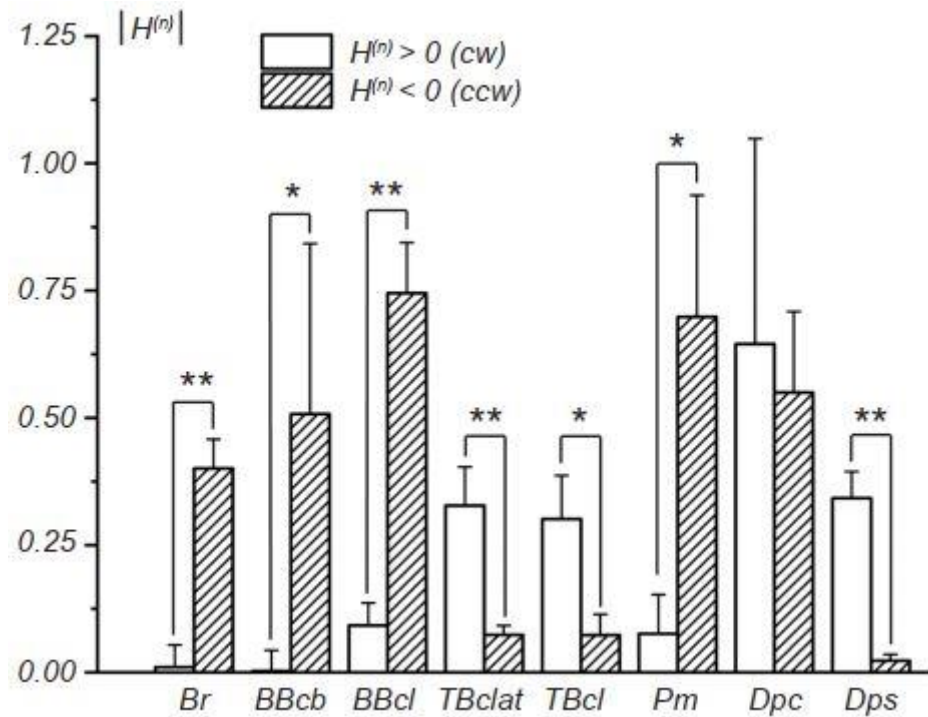


Рис. 3.2.8. Стовпчикова діаграма абсолютних значень нормованих площ петель гістерезису інтенсивності ЕМГ-положення, зареєстрованих під час тестових рухів у досліджуваній групі (десять випробуваних).

Параметр був визначений рівнянням (3.2.1) для відповідей, записаних під час дії навантажень F_r (штриховані стовпці) та F_l (порожні стовпці) (парний t -тест; * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$). Зверніть увагу на поширеність негативних значень параметра у активності м'язів згиначів в обох суглобах (петлі проти годинникової стрілки, навантаження F_r); навпаки, розгиначі демонструють переважання позитивності параметра (петлі за годинниковою стрілкою; навантаження F_l).

Можна помітити явне переважання негативних значень аналізованого параметра в ЕМГ м'язів-згиначів, що працюють в обох суглобах під час дії сил F_r (петлі проти годинникової стрілки). У той же час розгиначі продемонстрували позитивність параметра (петлі за годинниковою стрілкою; переважання реакцій під дією сил F_l). Здається важливим, що наше дослідження продемонструвало досить цікавий перелом у напрямку петель гістерезису, який спостерігався після переходу від переважної сили (F_r у

згиначах та F_1 у розгиначах) до протилежної (F_1 у згиначах та F_r у розгиначах). Якщо нехтувати активністю “змішаного” *D ps* м’яза, ми бачимо, що протилежний характер подій був більш вираженим у згиначах (*BB cl* та *Pm*) та розгиначах (*TB clat*, *TB cl* та *D ps*) (рис. 3.2.8). З іншого боку, такий розворот гістерезису можна легко пояснити допоміжною функцією антагоністів щодо їх агоністів, які є головними «виконавцями» в даному руховому завданні. Антагоністи генерують сили коактивації, що “відображає” закономірності скорочень агоністів.

Висновок

1. Згиначі ліктя та плеча продемонстрували синергічну уніфікацію, реагуючи переважно на навантаження F_r ; подібна синергія проявилася розгиначами обох суглобів у реакціях на навантаження F_1 .

2. Під дією відповідних навантажень ЕМГ як м’язів згиначів, так і розгиначів демонстрували сильний гістерезис (петлі проти та проти годинникової стрілки відповідно). М’язи, що діють як агоністи для даного напрямку навантаження (згиначі для навантажень F_r , розгиначі для навантажень F_1), також брали участь у режимі спільного скорочення в якості антагоністів у рухах, виконуваних при протилежно спрямованих навантаженнях. Напрямок петель гістерезису в цьому випадку був зворотним, а їх амплітуда зменшувалась.

3. Наше дослідження продемонструвало досить цікавий перелом у напрямку петель гістерезису, який спостерігався після переходу від переважної сили (F_r у згиначах та F_1 у розгиначах) до протилежної (F_1 у згиначах та F_r у розгиначах). Якщо нехтувати активністю “змішаного” *D ps* м’яза, ми бачимо, що протилежний характер подій був більш вираженим у згиначах (*BB cl* та *Pm*) та розгиначах (*TB clat*, *TB cl* та *D ps*).

Основний зміст пункту 3.2.1 опубліковано в таких працях:

1. 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.

3.2.2. Гістерезис та синергія центральних команд до м'язів, що беруть участь у парафронтальних рухах верхніх кінцівок

Сучасний методичний підхід дозволяє проаналізувати: ЕМГ, записані з м'язів ліктьового та плечового суглобів під час повільних парафронтальних змінних рухів (гістерезис положення - інтенсивності ЕМГ); залежність ЕМГ патернів від напрямку навантаження; зміни в патернах ЕМГ із збільшенням відстані траєкторій руху в сагітальному напрямку (рис. 3.2.5). Тип гістерезису ЕМГ-активності добре помітний як у плечових, так і в ліктьових м'язах; водночас параметри форми та амплітуди відповідних петель гістерезису помітно змінюються під час сагітальних зсувів траєкторій руху: I → II → III. У тестах на рух із застосуванням правоспрямованих сил (F_r) м'язи-згиначі як у лікті, так і в плечі демонстрували переважну активацію згиначів, тоді як розгиначі були або повністю пасивними, або демонстрували слабку коактивацію з меншими амплітудами ЕМГ. На відміну від них, за наявності лівоспрямованих сил (F_l) активувались переважно розгиначі, тоді як згиначі залишалися неактивними. У випробуваного ці реакції представлені на рисунку 3.2.5; відхилення від вищезазначеної спрощеної схеми можна помітити в діяльності Br та $BB cl$ для тестових рухів, що проходять найбільш близько до тулуба (траєкторія I). В цьому випадку під дією сил F_l спостерігається досить сильна коактивація цих м'язів. Однак коактивація майже зникає при переходах до дистальних траєкторій II і III.

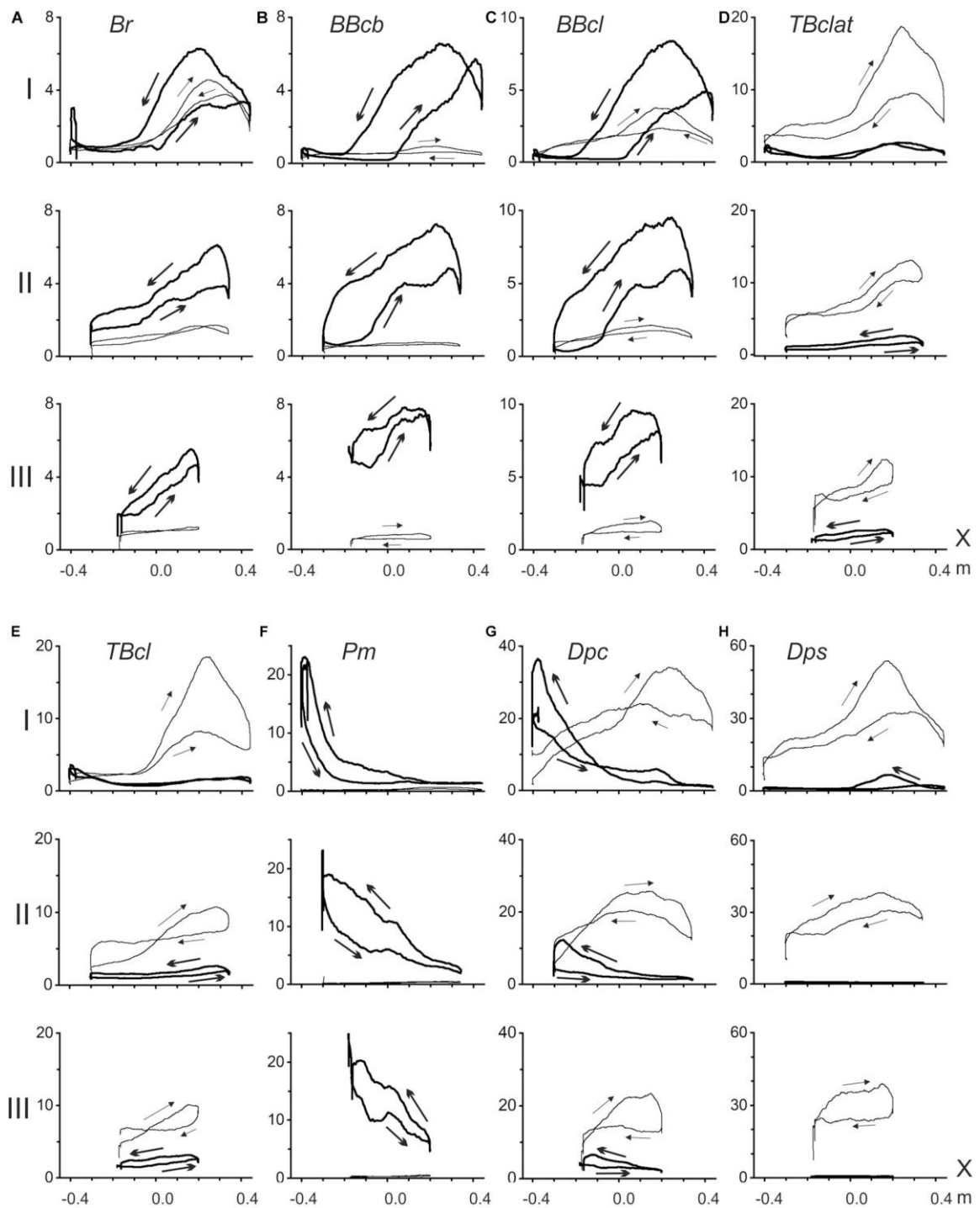


Рис. 3.2.5. Усереднені ЕМГ, записані з м'язів ліктя (А – Е) та плеча (F – H) під час десяти повторень стандартних тестових рухів із зовнішніми навантаженнями вправо та вліво (F_r та F_l), як показано на рисунку 2.3.2.

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 $X^{(1)}$

→ $X^{(2)}$ → $X^{(1)}$. Інтенсивність ЕМГ представлена у % від *MVC*, визначеного для кожного з м'язів під час їх максимальних ізометричних скорочень перед основною процедурою тесту.

Подібне добре виражене відхилення можна виявити у реакціях плечового м'яза *Drc* (рис. 3.2.5, *G*); більше того, у дистальних траєкторіях II та III реакції цього м'яза під час дії сил F_l навіть перевищували реакції, зареєстровані при застосуванні навантажень F_r . Швидше за все, такий «змішаний» тип реакції в *Drc* м'язі може бути пов'язаний з наявністю окремих його частин, що беруть участь у згинальних та розгинальних рухах.

На основі позиційного розташування ЕМГ, зосередженого на м'язах різних функціональних груп, можна відзначити певне перекриття зон активації як згиначів, так і розгиначів ліктьового суглоба, а також розгиначів плеча. Як добре видно на проксимальних рухах (I), більш помітна активність у цих м'язах пов'язана з правою половиною треків (рис. 3.2.5, *A – E, H*), тоді як плечові згиначі демонструють більш високий рівень активації в лівих частинах треків (рисунок 3.2.5, *F*). Подібний поділ "ліворуч-праворуч" між фокусами активності під час дії навантажень F_r та F_l також добре спостерігається в реакціях "змішаного" плечового м'яза *Drc* (рис. 3.2.5, *G*).

Всі записані ЕМГ демонструють добре виражений гістерезис. Для навантажень F_r та F_l , що викликають переважні реакції в згиначах і розгиначах, відповідні петлі гістерезису спрямовані протилежно одна одній. У згиначах (навантаження F_r) та розгиначах (навантаження F_l) петлі завжди мають напрямок проти годинникової стрілки та за годинниковою стрілкою відповідно (рисунок 3.2.5).

Для спрощеного моделювання довжини та сили м'язів, що беруть участь у тестових рухах, ми обмежили розгляд лише м'язами, які працюють у кожному з двох суглобів ізольовано (рис. 3.2.6). Принаймні для ліктьового суглоба таке обмеження видається цілком обґрунтованим через високу ступінь подібності реакцій дво- та односуглобових м'язів як згиначів, так і

розгиначів (порівняйте пари *BB cb* і *BB cl* і *TB clat* і *TB cl* на рисунку 3.2.6). Для імітації м'язів ліктьового суглоба подавали його прямолінійну схему (рис. 2.3.2, *B*); для плечових м'язів ми застосували метод групи перешкод, докладно описаний Гарнером та Пенді [317] (рис. 3.2.6, *B*).

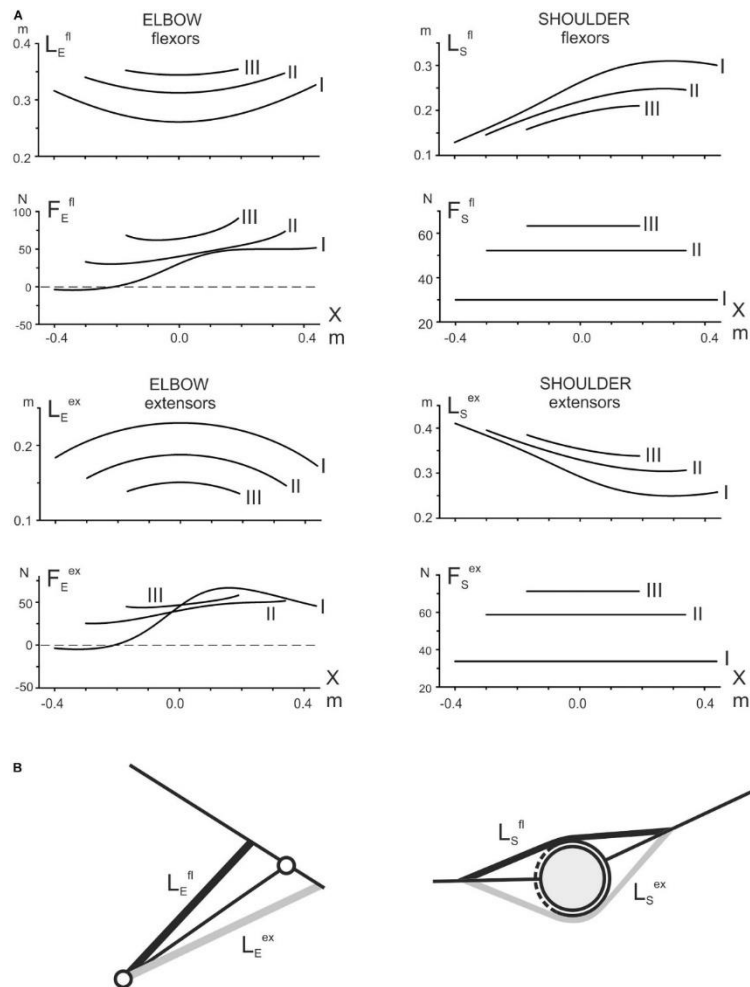


Рис. 3.2.6. (А) Теоретична оцінка змін довжини ліктьових та плечових м'язів та передбачення сил, що діють на них у тестових рухах.

Для простоти моделюються лише одноступеневі м'язи (**В**); для імітації м'язів ліктя застосовано лінійну модель (ліва панель у **В**); м'язи плеча моделюються методом групи перешкод [317] (права панель в **В**). Слід зазначити, що змодельовані криві неминуче дуже приблизні через відсутність основних анатомічних параметрів. Тим не менше, передбачається, що отримані графіки можуть створити загальне враження про характер змін параметрів під час тестових рухів, тим самим допомагаючи якісно обробляти зареєстровані сигнали ЕМГ (рис.3.2.5).

Результати моделювання неминуче приблизні; однак графіки можуть створити загальне враження про тенденції зміни параметрів у межах трьох тестів I – III. Принаймні щодо довжини м'язів можна порівняти графіки з візуальним оглядом їх можливих змін у різних положеннях кінцевих точок траєкторій руху.

Моделювання, представлене на рисунку 3.2.6, *A*, демонструє суттєві відмінності у змінах відповідних параметрів, що належать до м'язів двох суглобів. По-перше, враховуючи зміни довжини щодо розташування вздовж траєкторій руху, ми можемо вказати на їх симетрію з м'язами ліктя та асиметрію з м'язами плеча. По-друге, порівнюючи зміни довжини при переході до більш дистальних траєкторій, можна відзначити протилежний напрямок їх змін для однакових функціональних груп м'язів у різних суглобах; згиначі ліктя подовжуються, тоді як плечові згиначі вкорочуються; розгиначі демонструють зворотний порядок змін. По-третє, парафронтальні траєкторії руху пов'язані з незмінним значенням сил, що діють на м'язи плеча, як згиначі, так і розгиначі, тоді як сили, що діють на м'язи ліктя, по суті нелінійні; водночас сили, що діють на м'язи обох суглобів, мають подібні тенденції до збільшення при дистальному зсуві траєкторій руху. Всі усереднені записи ЕМГ, зареєстровані в м'язах обох суглобів, демонструють очевидний гістерезис при чергуванні тестових рухів (рис. 3.2.5). Петлі положення - інтенсивності ЕМГ, які реєструються в м'язах під час дії сил, що викликають їх максимальну активацію (F_r у згиначах та F_l у розгиначах), мають напрямки, які суворо залежать від їх функціональної належності: проти годинникової стрілки в згиначах та за годинниковою стрілкою в розгиначах. Отже, напрямки петель гістерезису ЕМГ залежить від напрямку сили. У той же час реальні форми петель гістерезису вважаються тісно пов'язаними із передбачуваними змінами довжини м'язів та сил, що діють на м'язи, які оцінюються за допомогою вищенаведеного моделювання (рис. 3.2.6). Спочатку ми можемо розглянути реакції м'язів плеча, в яких діючі сили

представлені постійними лініями, що зміщуються вертикально для більш дистальних траєкторій (рис. 3.2.6). Отже, м'язи плечей, як згиначі, так і розгиначі, скорочуються в цих випадках 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 (рисунок 3.2.5, *F*). Подальші рухи в тестах I – III супроводжуються ізотонічним подовженням цих м'язів; оскільки подовжені м'язи створюють більші сили, інтенсивність ЕМГ у цих м'язах швидко зменшується. Більше того, завдяки зменшенню швидкості подовження у послідовних тестах I – III (L_s^{fl} на рисунку 3.2.6, *A*), ми можемо спостерігати зниження швидкості зменшення інтенсивності ЕМГ у траєкторій II та III на початку рухових тестів (рис. 3.2.5, *F*). Навпаки, зворотні фази руху протікають шляхом укорочення цих м'язів, вимагаючи додаткового припливу збудження; тому зворотні гілки ЕМГ перевищують прямі. Отже, у координатах положення кінцевої точки – інтенсивність ЕМГ-петлі гістерезису мають напрямок проти годинникової стрілки.

Розгиначі плеча змінюють свою довжину протилежно згиначам (L_s^{ex} на рисунку 3.2.6, *A*). Ці м'язи скорочуються під час фази прямого руху і подовжуються у зворотній фазі, що призводить до зміни напрямку гістерезису порівняно з згиначами (рис. 3.2.5, *H*). «Змішаний» м'яз *D pc* (рис. 3.2.5, *G*) демонструє наявність двох петель гістерезису, кожна з яких відповідає дії відповідного напрямку сили. Напрямки петель визначаються функціональністю відповідних м'язових компартментів; тобто вони проти годинникової стрілки для тих функціональних частин м'язу, що відповідають за згинання і за годинниковою стрілкою для частин, що відповідають за розгинальні рухи.

Можна очікувати, що ліктьові м'язи можуть виявляти дещо складніші ЕМГ-реакції, ймовірно, тому що сили, що діють на ці м'язи, також змінюються разом зі зміною їх довжини. Тому замість ізотонічних скорочень, як у м'язах

плеча, змінюються і зовнішні сили, що діють на м'язи ліктя. Більше того, позиційні залежності сил також демонструють складні модифікації з дистальними зсувами траєкторій. Криві навантаження, реконструйовані за допомогою моделювання як згиначів ліктя, так і розгиначів, вказують на наявність негативних значень на початку самого проксимального тестового руху (I), що може означати відсутність навантаження для цих м'язів на початку руху, в свою чергу пояснюючи загальмованість ЕМГ-реакцій у цих м'язах (рисунки 3.2.5, A – E). У ліктьових згиначах підйом активності в середній частині траєкторії може супроводжуватися подовженням м'язів. Зупинка на правому кінці траєкторії зменшує інтенсивність ЕМГ у згиначах ліктя, тоді як наступний зворотний рух, що супроводжується активним укороченням м'язів, викликає швидке зростання ЕМГ. Таким чином, складна взаємодія змін навантаження та довжини, ймовірно, є основною причиною появи локального максимуму в записі активності ЕМГ з подальшим його зниженням. Петлі гістерезису в обох головках біцепса демонструють чітку тенденцію до збільшення у висоту при більш дистальних траєкторіях руху (II, III), тоді як реакції *brachioradialis* не демонструють подібного зростання. Ця знахідка може бути пов'язана з очевидною невідповідністю цього м'яза моделі біцепса, передбачаючи збільшення як траєкторій довжини м'язів, так і відповідних кривих навантаження в дистальних рухових тестах II та III (рисунок 3.2.6).

Розгиначі ліктя, як правило, переважно піддаються дії сил F_i ; за умови чергування тестових рухів обидві головки трицепса демонструють досить подібні петлі гістерезису, що мають протилежний напрямок щодо петель згиначів, записаних під дією сил F_r . Навпаки, при переході до більш дистальних траєкторій реакції ЕМГ зменшуються, і відповідні петлі гістерезису зменшуються, що суттєво відрізняється від ЕМГ-активності у згиначах. Однак можна легко пояснити, чи аналізуватимуть ці реакції, використовуючи відповідну змодельовану довжину та траєкторії навантаження (рисунок 3.2.6, A). У розгиначах треки довжини (L_E^{ex})

зменшуються в більшій частині дистальних траєкторій; тобто цей порядок протилежний порядку в згиначах. Через близькість відповідних силових залежностей (F_E^{ex}), характер змін довжини може зіграти ключову роль у описаному вище розвитку петель гістерезису ЕМГ.

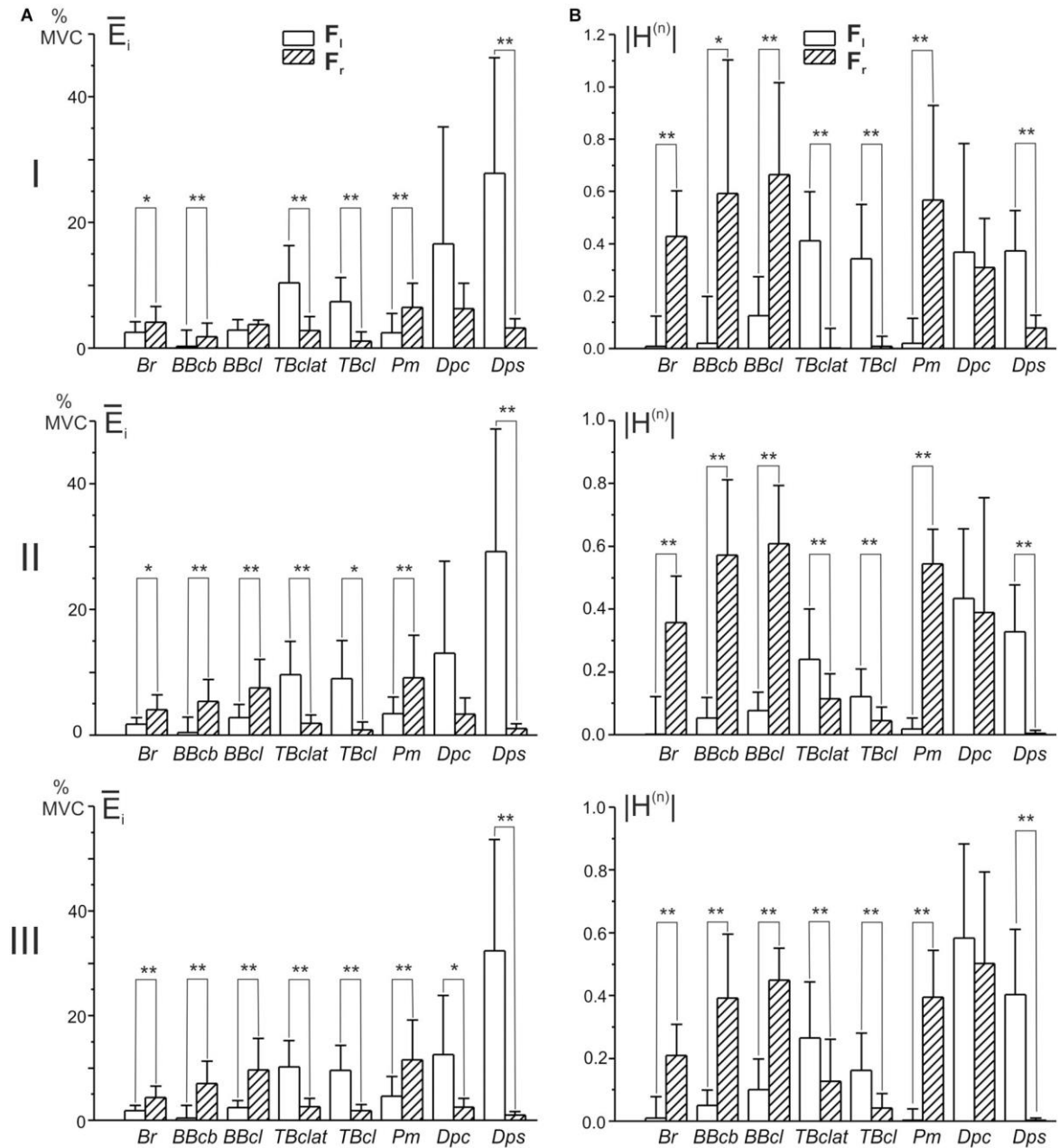


Рис. 3.2.7. Стовпчасті діаграми середніх величин ЕМГ (А) та нормованих площ петель гістерезису (В) в координатах положення - інтенсивність ЕМГ, визначені в групі з десяти випробовуваних.

ЕМГ реєструвались у кожного випробовуваного під час рухів, виконуваних в умовах послідовної дії протилежно спрямованих навантажень F_r та F_1

(десять повторень для кожного тесту); параметри розраховувались за допомогою рівнянь 8 та 9 відповідно. Через різницю в знаках нормалізованих площ петель гістерезису їх абсолютні значення $|H^{(n)}|$ були використані для статистичних порівнянь. Зірочками позначені випадки, коли різниця у відповідних параметрах була статистично значущою для різних навантажень (F_r та F_l) (парний t -тест, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$).

Відповідно до графіків, представлених на рисунку 3.2.7, А, реакції ЕМГ краще виражаються в згиначах обох суглобів, коли зовнішня сила спрямована вправо (F_r , заштриховані колонки); розгиначі демонструють більш помітну активність при протилежних навантаженнях (F_l , порожні колонки). Статистично значуща різниця між ЕМГ при різних навантаженнях не спостерігалася не лише у плечовому м'язі Drc (тести I та II), а й у згиначі ліктя $BBcl$ (тест I). У першому випадку така реакція м'яза Drc , як ми вже вказували вище (див. опис рисунка 3.2.5), може бути пов'язана зі складною будовою цього м'яза, що містить як згинальний, так і розгинальний компоненти. Відсутність різниці для м'язу $BBcl$ спостерігалася лише в тесті I і могла бути пов'язана з місцевою мінливістю активації цього м'яза у різних випробуваннях.

Можна помітити, що $H_i^{(n)}$ дорівнює нулю, коли прямий та зворотний сегменти треків ЕМГ збігаються між собою, тоді як цей параметр отримує негативні (позитивні) значення для циклів гістерезису проти годинникової стрілки (за годинниковою стрілкою). Через різницю в знаках $H_i^{(n)}$ для протилежно спрямованих навантажень їх абсолютні значення $|H_i^{(n)}|$ використовуються для статистичного порівняння ефектів гістерезису в цих випадках (рисунк 3.2.7, В). У всіх досліджуваних м'язах, за винятком "змішаного" Drc , можна спостерігати перевищення цього параметра в реакціях м'язів, які є основними "реалізаторами" в даному руховому завданні, виконуваному під дією переважно сили, F_r у згиначах та F_l у розгиначах. Отже, ефекти гістерезису краще виражені у первинних «реалізаторах» і менше

у «помічниках», що коактивуються, і ці відмінності прямо пов'язані з відповідними розворотами петель гістерезису (рис. 3.2.7, *B*).

Результати статистичного аналізу усереднених ЕМГ та нормалізованих площ петель гістерезису за допомогою ANOVA з повторними вимірами підсумовані в таблицях 3.2.1, 3.2.2. Розглянуто два фактори в межах групи: відстань траєкторій руху від фронтальної площини і напрямок прикладеної сили; додатково аналізується також можливість взаємодії факторів. Перший фактор включає три рівні змін залежно від їхнього положення в робочому просторі (I – III); другий фактор складається з двох рівнів залежно від напрямків сили (F_r , F_l). Аналіз демонструє найсильнішу дію фактора напрямку сили як на усереднені ЕМГ, так і на їх властивості гістерезису (таблиці 3.2.1, 3.2.2); в обох випадках статистично значущі ефекти виявляються для відповідних дій на сім з восьми м'язів. Невизначеність, що стосується *D pc* м'яза, імовірно, пов'язана зі складною композицією цього м'яза, як вже зазначалося раніше. Фактор відстані чинить слабший вплив на аналізовані параметри чотирьох та трьох м'язів відповідно у таблицях 3.2.1, 3.2.2. Слабкість цих ефектів може стати ключовою причиною відносної неоднозначності у взаємодії факторів, коли реєструється статистична значимість лише в половині м'язів для усереднених ЕМГ (табл. 3.2.1) і в одному випадку для гістерезису ЕМГ (табл. 3.2.2).

Представлені вище характеристики ЕМГ-активності демонструють переважання співпадаючого патерну синергії у діяльності м'язів, що належать до різних суглобів. Коли зовнішня сила направлена вправо, м'язи-згиначі активніші; навпаки, лівонаправлені сили викликають переважну активацію розгиначів. Однак такий опис, швидше за все, спрощений, і він не враховує можливі варіації залежно від положення у відношенні 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. Його суть продемонстрована на

рисунку 3.2.8, А–С. На панелях А та В представлені суперпозиції нормованих ЕМГ-активностей згиначів ліктя та плеча (*BB cb* та *Pm*), зареєстрованих у тестах руху I – III (дані експерименту наведені на рис. 3.2.5). За умов стійкого лінійного руху MIS (t) може бути представлений у вигляді координатної залежності MIS (X) (рис. 3.2.8, С).

Таблиця 3.2.1.

Статистичний аналіз усереднених ЕМГ (визначених за рівнянням 2.4.2.1) за допомогою ANOVA з повторними вимірами для групи з десяти випробовуваних.

М'язи	DIST			DIR			DIST × DIR		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p
Br	2	1.546	0.247	1	11.495	0.012	2	6.095	0.012
BB cb	2	21.531	0.000	1	40.993	0.000	2	16.764	0.000
BB cl	2	6.719	0.009	1	19.796	0.003	2	8.976	0.003
TB clat	2	3.391	0.063	1	24.965	0.002	2	0.021	0.979
TB cl	2	3.438	0.061	1	21.460	0.002	2	1.100	0.360
Pm	2	6.328	0.011	1	17.123	0.004	2	2.933	0.086
D pc	2	6.606	0.010	1	4.980	0.061	2	0.046	0.955
D ps	2	3.534	0.057	1	16.547	0.005	2	13.201	0.001

Розглядаються три фактори всередині групи: відстань траєкторій руху від фронтальної площини (DIST), напрямок прикладеної сили (DIR) та взаємодія факторів: DIST × DIR. Перший фактор включає три рівні змін залежно від положення траєкторій у робочому просторі: проксимальний (I), медіальний (II) та дистальний (III); другий фактор складається з двох рівнів: правого та лівого напрямків сили (F_r , F_l). Post hoc аналіз базується на тесті Бонферроні; передбачається, що міжгрупові відмінності будуть статистично значущими при $p \leq 0,05$ (клітинки, позначені жирним шрифтом).

Як і у оригінальних записів $E(X)$, траєкторії $MIS(X)$ мають вигляд петель гістерезису, що демонструє разючу різницю для послідовних тестів руху. Ці петлі мають мінімальні розміри в більшості проксимальних рухів (I); їх площі збільшуються на більш дистальних траєкторіях II і III, зсуваючись вгору в останньому випадку. Здається, що спостерігаємий патерн $MIS(X)$ петель задовільно відображає особливості синергічної взаємодії між згиначами ліктя та плеча. У більшості проксимальних рухів діяльність у згиначах плеча та ліктя переважно розподілена по різних ділянках траєкторії; якщо $BB\ cb$ активується здебільшого у середній та правій частинах траєкторії, активність Pm розташована переважно з лівого боку та спадає праворуч. Поділ зон активності призводить до незначного вираження ефектів синергії. Навпаки, дистальні зсуви до траєкторій II та III спричиняють помітне перекриття зон, отже, вираження ефектів синергії стає більш помітним (рис 3.2.8, C). Збіг напрямків гістерезису в м'язах-згиначах обох суглобів призводить до формування однакового напрямку проти годинникової стрілки петель $MIS(X)$, що описує синергічну взаємодію цих м'язів. Протилежні нахили петель гістерезису в м'язах $BBcb$ та Pm можуть зменшити їх вираження у петлях $MIS(X)$, орієнтованих переважно горизонтально. Подібна картина петель $MIS(X)$ спостерігається і в інших комбінаціях м'язів-агоністів, наприклад, Br і Pm (рис. 3.2.8, D).

Досить сильні ефекти синергії можна спостерігати при порівнянні активності близьких агоністів, що належать до одного і того ж суглоба, як у випадку з $BB\ cb$ та Br (рис. 3.2.8, E). Можна також зазначити, що синергія по-різному проявляється в розгиначах, що належать до ліктя та плеча (рис. 3.2.8, F), порівняно з описаними вище парами згиначів (рис. 3.2.8, C, D). 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 (рисунок 3.2.8, F). Цей характер синергії, ймовірно, пов'язаний з тісною подібністю реакцій ЕМГ у м'язах-розгиначах, що належать до різних суглобів (рис. 3.2.5, D, H).

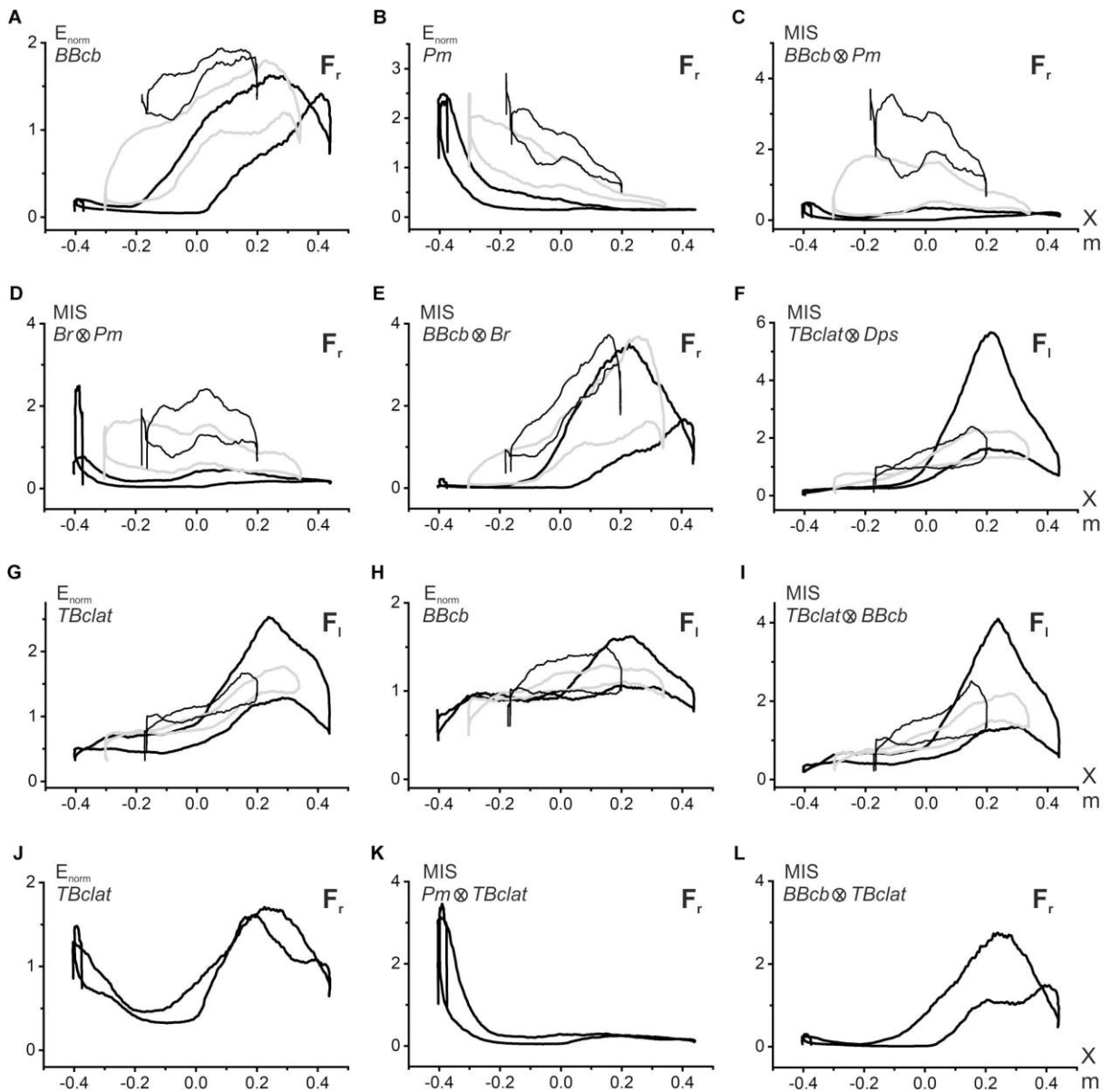


Рис. 3.2.8. Оцінка синергетичної взаємодії м'язів, що належать до тих самих або різних суглобів під час виконання парафронтальних тестових рухів.

Процедура обчислення мультиплікаційного індексу синергії (MIS) пояснюється в тексті. Графіки, пов'язані з різними тестами руху I – III, виділяються на графіках (A – I) такими рядками: I - товстий, чорний; II - густий, сірий; III - тонкий, чорний; графіки (J – L) містять лише тест I. 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 3.2.5.

Запропонований підхід також може бути застосований для оцінки синергії між переважною активацією м'язів-розгиначів та слабковираженими коактиваціями згиначів ліктя, які супроводжують цю діяльність (рисунки 3.2.8, *G – I*). Петлі MIS, зареєстровані в цьому випадку (рис. 3.2.8, *I*), демонструють загальну схожість із початковими петлями EMG у розгиначах (рис. 3.2.8, *G*); напрямки петель гістерезису збігаються між собою.

Таблиця 3.2.2.

Статистичний аналіз нормованих площ петель гістерезису (визначених рівнянням 2.4.2.2) за допомогою ANOVA з повторними вимірами для групи з десяти випробуваних.

М'язи	DIST			DIR			DIST × DIR		
	df	<i>F</i>	<i>p</i>	df	<i>F</i>	<i>p</i>	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Br	2	10.051	0.002	1	17.528	0.004	2	4.523	0.031
BB cb	2	2.871	0.090	1	5.591	0.050	2	3.419	0.062
BB cl	2	1.721	0.215	1	49.860	0.000	2	0.209	0.814
TB	2	14.169	0.000	1	31.386	0.001	2	1.292	0.306
TB cl	2	6.879	0.008	1	24.166	0.002	2	3.209	0.071
Pm	2	2.856	0.091	1	55.503	0.000	2	0.728	0.500
D pc	2	0.183	0.834	1	13.108	0.09	2	1.208	0.328
D ps	2	1.570	0.243	1	35.489	0.001	2	3.720	0.051

Розглядаються три фактори всередині групи: відстань траєкторій руху від фронтальної площини (DIST), напрямок прикладеної сили (DIR) та взаємодія факторів: DIST × DIR. Перший фактор включає три рівні змін залежно від положення траєкторій у робочому просторі: проксимальний (I), медіальний (II) та дистальний (III); другий фактор складається з двох рівнів: правого та лівого напрямків сили (F_r , F_l). Post hoc аналіз базується на тесті Бонферроні; передбачається, що міжгрупові відмінності будуть

статистично значущими при $p \leq 0,05$ (клітинки, позначені жирним шрифтом).

У деяких випадках запропонований спосіб дозволяє відокремлювати різні синергетичні компоненти у співвідношеннях м'язів-антагоністів, наприклад, *TB clat* на рисунку 3.2.8, *J*. Перший компонент можна розглядати як відповідь на активність агоніста, що належить до даного суглоба (*BB cb*, рисунок 3.2.8, *L*), тоді як другий представляє реакцію на скорочення м'яза-агоніста, що діє на інший суглоб (*Pm*, рисунок 3.2.8, *K*).

Висновок

1. Згиначі ліктя та плеча реагували переважно на навантаження F_r ; розгиначі в основному активувалися під навантаженням F_l . Більше того, позиційні залежності сил також демонструють складні модифікації з дистальними зсувами траєкторій.

2. Позиційні зміни усереднених ЕМГ як м'язів згиначів, так і розгиначів, що належать до різних суглобів, продемонстрували гістерезисні властивості; відповідні петлі гістерезису мали напрямок проти годинникової стрілки у згиначах та за годинниковою стрілкою у розгиначах. М'язи, переважно протилежні силам навантаження в даному напрямку, беруть участь у режимі скорочення як антагоністи при зміні напрямку навантаження; в цьому випадку разом зі зменшенням амплітуди петель гістерезису їх напрямок також змінюється.

3. У випадках чітко вираженої коактивації антагоністів під час дії сил, що викликають переважну активність агоністів, напрямки менших петель гістерезису в антагоністах завжди протилежні напрямкам більших петель, зареєстрованих в реакціях переважного типу агоністів. Ця важлива властивість гістерезису в антагоністичних м'язових групах проявляється як у ліктьових, так і в плечових м'язах, і стосується як згиначів, так і розгиначів.

4. Індекс множення синергії (MIS), який базується на множенні відповідних нормованих усереднених записів ЕМГ, пропонується для оцінки кількісних змін ефектів синергії між різними групами м'язів. Для дистальних положень траєкторій руху показано, що ефекти синергії змінюються в різних напрямках, збільшуючись в згиначах та зменшуючись в розгиначах. Отримані результати демонструють, що гістерезис м'язів призводить до сильної модифікації центральних команд під час рухів.

Основний зміст пункту 3.2.2 опубліковано в таких працях:

1. 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.

РОЗДІЛ 4

АНАЛІЗ І УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Активність м'язів плечового поясу та плеча при створенні кистю руки ізометричного зусилля з циклічною зміною його напрямку

Нами було застосовано такий експериментальний підхід, який дав змогу дослідити ЕМГ-активність м'язів плечового поясу та плеча в ізометричному режимі при створенні двосуглобових зусиль у двох взаємно перпендикулярних напрямках горизонтальної площини. Такий підхід суттєво відрізняє це дослідження від проведених нами раніше, а також доповнює та розширяє отримані дані щодо організації двосуглобових ізометричних рухів [318–**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Наведені вище результати свідчать, що при створенні кистю постійних за амплітудою циклічних зусиль у напрямку згинання відбувається значна активація згиначів та значно менше – розгиначів, а при спрямуванні зусилля у бік розгинання домінує активність розгиначів при одночасній відносно невеликій активації згиначів. Це 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 зовнішніх навантажень, що забезпечує необхідну жорсткість руки, яка зменшується в умовах повторення рухів, тобто під час навчання [8, 321]. Окремо слід зазначити, що ЕМГ *Br* мала стабільну амплітуду в усіх 4 секторах операційного простору відносно ЕМГ інших м'язів, що вказує на приблизно однакову активацію цього м'яза в усіх напрямках реалізації зусилля. Наші результати узгоджуються з літературними даними, що одна з функцій *Br* полягає в стабілізації ліктьового суглоба [6]. Фіксація прямого кута між осями плеча та передпліччя (це передбачено протоколом досліджу) потребувала, можливо, постійної ЕМГ-активності *Br*, яка була однаковою за

амплітудою. Відомо, що стабільність плечового суглоба в реальних рухах переважно зумовлена м'язовою активністю [3, 322, 323, 324]. В роботі досліджено три м'язи плечового поясу (*Pm*, *D pc*, *D ps*), які виявляли активність тільки в окремих секторах. Водночас завдяки функціонуванню м'язів так званої обертової манжетки (від англ. *rotator cuff*) досягається постійна співвісність головки плечової кістки та лопатки [3, 324]. Вищезгадані м'язи забезпечують не тільки стабілізацію плечового суглоба, але виявляють значну активність при відведенні плеча [325].

Результати свідчать, що створення двосуглобових ізометричних зусиль м'язами плечового поясу та плеча були наслідком одночасної активації агоністів та антагоністів. Це призводило до характерних синергічних взаємопов'язаних змін ЕМГ у досліджених м'язах. Так, при спрямуванні зусилля у напрямку згинання плеча і передпліччя (III сектор) значна активність згиначів останнього супроводжувалася в декілька разів меншою активацією розгиначів, а у разі створення розгинальних зусиль подібні синергічні співвідношення, але зворотного характеру, спостерігали в I секторі. В II та IV секторах, де амплітуди ЕМГ були меншими, ніж їх максимальні амплітуди у відповідних секторах, відносно більшим значенням ЕМГ одних м'язів відповідали менші значення ЕМГ їх антагоністів. У м'язів плечового поясу синергічні відношення продемонстровані для *D pc* і *D ps*. Таким чином, отримані в нашій роботі результати відповідають сучасним уявленням, що ЦНС може генерувати ізометричні зусилля за рахунок невеликої кількості м'язових синергій, відповідно пов'язаних з тестовим завданням [2, 5, 7, 119, 326, 327].

Одна з причин відмінностей в управлінні м'язами-згиначами та розгиначами може бути поєднана зі здійсненням антигравітаційної функції останніми [328]. Ймовірно, вказана функція у м'язах верхньої кінцівки людини у зв'язку з переходом від квадропедальної локомоції до біпедальної частково втрачена, проте цілком можливо, що елементи асиметричного принципу управління антагоністичними групами м'язів верхньої кінцівки

(коактивація згиначів у відповідь на тонічну активацію розгиначів) могли зберегтися.

Порівняльний аналіз електроміографічної активності м'язів руки людини в умовах циклічних поворотів вектора ізометричного зусилля кисті у протилежних напрямках

Результати дослідження свідчать про високо скоординовані дії ЦМК стосовно напрямку вектора зусилля, що розвивається рукою в режимі, близькому до ізометричного (за відсутності значних змін положення ланок кінцівки). Головним аргументом на користь цього твердження є факт вибіркового зміщення амплітуди ЕМГ щодо центру координат операційного кола для м'язів-згиначів і розгиначів суглобів руки. Це може свідчити про те, що в умовах постійного, повільного (небалістичного) ізометричного скорочення м'язів плеча і плечового поясу, зусилля генерувалися внаслідок активації м'язів-агоністів. Під час руху годографа вектора зусилля вздовж цільової траєкторії, у разі генерації зусилля, орієнтованого у напрямі згинання двох суглобів, більшою мірою коактивувалися м'язи-згиначі передпліччя (*Br*, *BB cl*), двосуглобовий м'яз-згинач (*BB cb*), м'яз-згинач плеча (*Pm*) і меншою мірою м'язи-розгиначі плеча та передпліччя (або при повній відсутності їх активності). Під час реалізації розгинальних зусиль більшою мірою активувалися м'язи-розгиначі плечового та ліктьового суглобів при незначній коактивації м'язів-антагоністів. Отримані результати в повній відповідності можна порівняти з результатами попередніх праць [8, 321], які свідчать про те, що реалізація повільних (небалістичних) зусиль переважно активує м'язи агоністи в простих цілеспрямованих рухах. Аналіз ускладнюється тим, що цільова траєкторія руху включає доцентрове прискорення (рух вектора по кривій). Ця умова створює додаткові труднощі у визначенні точної спрямованості амплітуди ЕМГ м'яза, але одночасно демонструє процеси послідовної коактивації м'язів антагоністів на всьому діапазоні операційного

простору. При цьому наші експерименти показали, що під час розвитку зусилля, годограф вектора якого рухається по колу, для всіх напрямків створення зусилля, була характерна та чи інша ступінь коактивації м'язів, які є антагоністами для конкретного напрямку вектора зусилля. Скоріш за все цей факт пояснюється недостатнім реципрокним гальмуванням м'язів антагоністів, що викликано поступовою активацією м'язів різних функціональних груп, під час руху годографа вектора по колу. Усі 8 м'язів виявляли певну ступінь активації в залежності від напрямку вектора зусилля. Таким чином, під час реалізації ізометричних моторних реакцій, які забезпечувалися спробами згинання в плечовому і ліктьовому суглобах, була отримана комбінація ЕМГ-активності м'язів-згиначів і розгиначів цих суглобів, яка вказувала на підвищення активності групи м'язів- згиначів , в той час як м'язи-розгиначі відповідних суглобів виявляли незначну тонічну активність. Навпаки, в умовах генерації зусиль, орієнтованих у напрямі розгинання обох суглобів, суттєвий внесок робили м'язи-розгиначі. Важливо відзначити, що м'язи-згиначі при виконанні розгинальних зусиль демонстрували деяку ступінь коактивації в секторах окружності, характерних для м'язів-розгиначів. Причому ступінь коактивації у м'язів-згиначів у відсотковому співвідношенні була значно вище, ніж у м'язів-розгиначів. Така особливість характерна для ЕМГ м'язів-антагоністів при різній спрямованості вектора зусилля. Можливо, це пов'язано з переважною роллю м'язів-згиначів у стабілізації розгинальних рухів, виробленої в процесі еволюції у чотириногих тварин для підтримки обраної пози. М'яз-згинач передпліччя *Br* збільшував свою ЕМГ-активність при створенні зусиль у більшості напрямків, у тому числі і тих, при яких зусилля спрямоване у бік розгинання. Ймовірно, цей факт пов'язаний з тим, що згаданий м'яз не тільки виконує функцію згинача передпліччя, а й стабілізує головку плечової кістки, притискаючи її своїм сухожиллям до суглобової поверхні лопатки [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Активна участь *Br* при створенні двосуглобових ізометричних зусиль, у тому числі зусиль, орієнтованих уздовж осі

передпліччя (нульовий момент сили для ліктьового суглоба), може бути результатом мультифункціональності цього м'яза і його участі як у згинанні передпліччя, так і в його пронації та стабілізації кута в ліктьовому суглобі [323, 324]. У наших дослідженнях з'ясувався той факт, що під час створення рукою ізометричного зусилля по колу, під час збігу напрямків рухів у ліктьовому і плечовому суглобах, генерація сили реалізовувалася в основному м'язами-агоністами відносно складних моторних реакцій. Ймовірно, така структура напрямків створюваних зусиль, що збігаються, найбільш ефективна для реалізації. Більш складний характер демонструє організація моторних команд при протилежній спрямованості можливих рухів у ліктьовому і плечовому суглобах, коли для реалізації двосуглобового зусилля суперпозиція сил, які створюються м'язами-агоністами для певних напрямків руху, потребувала залучення додаткових сил. Можливо, в розвитку таких зусиль брали участь м'язи, ЕМГ-активність яких не реєструвалася під час дослідів. Це відноситься до глибоких м'язів плечового поясу – надостьового (*m. supraspinatus*), підлопаткового (*m. subscapularis*) і великого круглого м'яза (*m. teres major*), які не тільки керують положенням голівки плечової кістки, але також беруть участь у формуванні зусиль, спрямованих на згинання плеча, його відведенні, приведенні та обертанні назовні. Найважливішою особливістю наших досліджень є відмінність амплітуди ЕМГ при протилежних напрямках обходу цільової траєкторії зусилля. Слід зазначити, що в більшості випадків збільшення амплітуди ЕМГ було характерно для напрямку проти 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, що в свою чергу ускладнює рух по колу. Описаний феномен призводить до більшої активації м'язів-агоністів для збереження стабільності в ліктьовому і плечовому суглобах. Можливо, що такі особливості активації м'язів в умовах ізометричного скорочення потрібні

не тільки для генерації заданого зусилля, а й для забезпечення параметрів, необхідних для здійснення деякої силової протидії. Іншими словами, для створення потрібної механічної жорсткості системи тіло – плече – передпліччя. Отримані нами закономірності коактивації м'язів можуть вказувати на комплексний характер ЦМК, що координують складну структуру моторних реакцій. Ті дослідження, які свідчать про синергічність роботи м'язів плеча і плечового поясу однієї функціональної групи за умов створення ізометричних двосуглобових зусиль, підтверджуються більш ранніми дослідженнями на приматах [119, 325]. Автори свідчать, що нейрони, які контролюють довільні скорочення окремих м'язів кінцівки, досить широко розподілені на поверхні моторної кори. Таким чином, один і той самий м'яз може активуватися від різних ділянок неокортекса. Також показано, що терміналі кортикоспінальних аксонів дивергують на багатьох спінальних мотонейронах, які в свою чергу іннервують більше ніж один м'яз. Саме наявність відносно широкого кортикального представництва окремих м'язів та перекриття ділянок кори, які іннервують ці м'язи, може пояснити такі спостережувані моторні ефекти, як ізометричні двосуглобові зусилля циклічно мінливого напрямку, викликані скороченням різних або одних і тих самих м'язів, але з різною інтенсивністю. Така просторова складність структури ЦМК і моторного контролю, ймовірно, може забезпечити функціональну пластичність і високоточну координацію здійснюваних рухових актів.

Гістерезисні властивості ЕМГ-активності м'язів плечового поясу і плеча при розвитку ізометричних зусиль різного напрямку рукою людини

У тестах на чотирьох здорових досліджуваних ми вивчали наявність/відсутність феномену гістерезису в ЕМГ-активності м'язів плеча і плечового поясу при розвитку рукою „двосуглобових” ізометричних зусиль,

які орієнтовані у восьми напрямках операційного простору в горизонтальній площині.

Можна констатувати, що істотні прояви гістерезису в ЕМГ-активності досліджених м'язів спостерігалися в даних умовах досить часто (майже в половині реалізацій), але якоїсь простої чіткої закономірності тут не виявлялося.

Як зазначалося вище, рівень ЕМГ-активності всіх м'язів істотно залежав від напрямку розвитку зусилля, що цілком співпадає з результатами наших попередніх досліджень [330–333]. Результати описаних вище тестів у цілому підтвердили висновки, зроблені в наших попередніх роботах на тваринах. Гістерезис є істотною властивістю виконавчої системи моторного контролю у ссавців. Зокрема, відповідне дослідження проводилося в експериментах на тваринах із використанням моделі взаємодії м'язів-антагоністів, приєднаних до штучного суглоба. Було показано, що різні режими активації м'язів антагоністів істотно впливають на прояви гістерезису під час зміни кутів у такому штучному суглобі [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Це давало підстави вважати, що ЦНС, обираючи стратегію управління тим або іншим рухом, має враховувати гістерезис при формуванні моторних команд, причому відповідні закономірності можуть виявитися досить складними. В попередніх дослідженнях ЕМГ-активності у людей під час виконання рухів в ліктьовому суглобі також спостерігались ознаки гістерезису в ЕМГ-активності працюючих м'язів [10, 11]. Треба відмітити, що різниця між рівнями ЕМГ у цих роботах виявлялася при реалізації циклічних рухів, пов'язаних із активним скороченням і подовженням м'язів. У нашому ж дослідженні, описаному вище, довжина м'язів практично не змінювалася. Феномен гістерезису в ЕМГ-активності таких м'язів міг зумовлюватися лише тією обставиною, що ЦНС вже на етапі підготовки до виконання руху може враховувати дане явище, притаманне як активному скороченню/розслабленню м'яза, так і активності пропріоцептивної сигнальної системи.

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 [335]. Під час розвитку ізометричного зусилля вказана проблема формулюється як проблема розподілу сил у механічній системі з надлишком ступенів свободи [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. У цьому аспекті наша робота перекликається з великою кількістю досліджень контролю синергічного розподілу сил, що реалізуються при розвитку зусиль окремими пальцями, та активності відповідних м'язів у завданнях із розвитком зусилля стискання кистю [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. У зазначених роботах для вирішення проблеми розподілу сил використовувалося припущення про лінійність суперпозиції зусиль та активності м'язів, а наявність нелінійних властивостей рухової системи, зокрема гістерезису, традиційно не бралася до уваги. Як приклад можна процитувати роботу Катча та співавт. [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**], в якій досліджувалися флуктуації кінчика вказівного пальця при створенні останнім цілеспрямованих зусиль. Проблема надлишку ступенів свободи вивчалася на основі концепції синергічного розподілення сил між м'язами, в якій використовувались уявлення про лінійність суперпозиції сил окремих м'язів. У цитованій вище роботі флуктуації досліджувалися після того, як людина поступово збільшувала зусилля, розвинуте вказівним пальцем, до певного цільового рівня. Цікаво було б провести аналогічне дослідження в умовах, коли зусилля виходило б на цільовий рівень після проміжного досягнення більшого рівня. Чи були б результати вивчення синергій тоді іншими?

В іншій роботі тієї ж самої дослідницької групи [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**] оцінювався силовий внесок окремих м'язів у створення зусилля кінчиком вказівного пальця з реєстрацією інтегральної ЕМГ залучених м'язів. У цьому разі явище гістерезису ЕМГ-активності м'язів при створенні ізометричних зусиль, яке ми спостерігали в нашому дослідженні, також не враховувалося. Як варто відмітити, біартикулярні м'язи, що керують

рухами пальців, також можуть бути задіяні у виконання рухів у ліктьовому суглобі. Отже, при намаганнях вирішити проблему розподілення сил у всіх моделях явище гістерезису жодним чином не бралось до уваги.

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 тип нелінійного низхідного контролю. При цьому серед інших факторів має бути врахованим і напрямок орієнтації петлі гістерезису. Традиційно проблему розподілення сил вирішують через оптимізацію параметрів спеціальної цільової функції, залежних від сил, що розвивають окремі м'язи. Прикладом такої цільової функції може слугувати сума квадратів зусиль, розвинутих окремими м'язами [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Знову ж таки зазначимо, що подібні функції жодним чином не враховують передісторії розвитку відповідного тест-зусилля.

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 *TB cl* (рис. 3.1.9). 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 [340]. Зокрема, зазначалося, що двосуглобові м'язи забезпечують оптимізацію переносу енергії від проксимальних до дистальних суглобів. Гіпотеза про різну роль одно- та двосуглобових м'язів при повільних рухах руки людини проти дії зовнішніх сил знайшла експериментальне підтвердження [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Двосуглобові м'язи здебільшого задіяні у визначення напрямку, в якому прикладається зусилля в кінцевій точці. В наших тестах напрямок розвитку зусилля в окремих завданнях змінювався послідовно в двох протилежних напрямках. Можливо, що гістерезис ЕМГ-активності *TB cl* якраз має особливе

відношення до завдань зміни напрямку цільового зусилля. Варто також відзначити, що м'яз *BB cl* (двосуглобовий антагоніст *TB cl*) не виявляв таких значних гістерезисних властивостей порівняно з активністю інших м'язів. Можливо, що в умовах наших тестів саме двосуглобовий розгинач відіграє істотнішу роль при визначенні напрямку цільового зусилля в кінцевій точці.

Не можна виключити, що на результати наших дослідів вплинуло передтестове навчання. Перед проведенням експерименту кожна людина мала змогу потренуватися на установці, і виконання тест-завдань звичайно не викликало якихось істотних труднощів. У той же час видається цілком можливим, що під час виконання завдань відбувалося певне додаткове навчання. Було показано [Ошибка! Источник ссылки не найден.], що людина в перебігу реалізації складного моторного завдання генерації спрямованого зусилля ногою здатна навчатися, змінюючи напрямок прикладання сили до педалі, оптимізуючи динаміку суглобових моментів сили і поліпшуючи координацію активності одно- та двосуглобових м'язів. Можна припустити, що ЦНС реалізує нелінійний контроль при генерації ізометричного зусилля й удосконалює його саме в перебігу навчання, причому гістерезисні властивості ЕМГ-активності всіх м'язів (не тільки *TB cl*) у такому разі можуть помітно змінюватися. Очевидно, що даний аспект потребує окремого дослідження.

Як зазначалося вище, важливою характеристикою гістерезисних властивостей м'язової активності є напрямок петлі гістерезису. В наших дослідженнях найчастіше траплялися випадки, коли напрямок петлі гістерезису для співвідношення рівень ЕМГ–амплітуда зусилля відповідав руху годинникової стрілки (рис. 3.1.10, *A, Г*). Це спостереження суперечить даним, отриманим нами в експериментах на тваринах із використанням розподіленої стимуляції окремого м'яза [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. У даних експериментах було виявлено, що петля гістерезису для співвідношення частота стимуляції–амплітуда зусилля в режимі ізометрії орієнтувалася проти руху годинникової стрілки. Таку орієнтацію ми

спостерігали і в частині наших реалізацій, але у відносно невеликій кількості випадків. Варто також відзначити, що в значній частині реалізацій (дещо більше половини) можливі прояви гістерезису ЕМГ не досягали рівня статистичної вірогідності. Це також суперечить даним, отриманим у дослідженнях із застосуванням стимуляції окремого м'яза. Вказане протиріччя може бути пов'язане з тією обставиною, що гістерезис показників ЕМГ у значній мірі відображує не тільки гістерезисні властивості самого м'яза як такого. Прояви гістерезису також залежать від тієї або іншої стратегії рекрутування і дерекрутування окремих рухових одиниць при наростанні і зменшенні рівня генерованого сумарного зусилля. Така відмінність рекрутування/дерекрутування була встановлена в дослідках із внутрішньом'язовим відведенням активності окремих моторних одиниць під час реалізації ізометричних зусиль і рухів у просторі [Ошибка! Источник ссылки не найден.–Ошибка! Источник ссылки не найден.]. У дослідках із розподіленою стимуляцією м'яза паралельно активуються всі рухові одиниці м'яза, і задавати ту або іншу стратегію рекрутування/дерекрутування м'язових одиниць не є можливим. На відміну від цього, функціональними одиницями, з якими оперує ЦНС під час створення довільного зусилля, можуть бути саме окремі рухові одиниці, а не м'яз у цілому.

Таким чином, результати проведеного нами дослідження в цілому узгоджуються з положенням про те, що явище гістерезису є невід'ємною властивістю реалізації моторного контролю навіть у відносно спрощених завданнях створення ізометричного зусилля. В той же час у даних експериментальних умовах ця властивість далеко не в усіх випадках проявляється з достатньою вірогідністю. Якихось очевидних простих закономірностей у феноменології вказаного явища встановити не вдається. Гістерезис ЕМГ-активності в усіх учасників демонстрували практично всі досліджені м'язи (за виключенням, можливо, *Pm*). У той же час більш ніж у половині випадків виконання конкретних моторних завдань в умовах наших тестів прояви гістерезису не досягали рівня вірогідності. Орієнтація петлі

гістерезису співвідношення рівень ЕМГ–амплітуда зусилля часто суперечила такій, що спостерігалася при дослідженні ефектів штучної стимуляції окремого м'яза в експериментах на тваринах. Дана обставина, можливо, пов'язана з тим, що процеси рекрутування/дерекрутування рухових одиниць у перебігу природної активації м'язів відрізняються від таких у вищезгаданих експериментальних умовах. Вірогідно, в перебігу наших тестів ЦНС виявляє високу гнучкість не тільки у виборі конкретної стратегії розподілу активності між окремими м'язами в разі створення цільового ізометричного зусилля, але й у визначенні типу нелінійної активації цих м'язів.

Докладніше виявлення закономірностей використання різноманітних стратегій нелінійного контролю м'язової активності з боку ЦНС, безумовно, потребує подальших досліджень.

Прояви гістерезису в ЕМГ-активності м'язів верхньої кінцівки людини при генерації циклічних ізометричних зусиль

У тестах на семи здорових випробуваних ми очікували отримати певну відповідь на запитання, наскільки є вираженим феномен гістерезису в ЕМГ-активності м'язів плеча та плечового поясу (згиначів та розгиначів ліктьового і плечового суглобів) у режимі розвитку «двосуглобового» зусилля в результаті ізометричного скорочення м'язів при п'яти різних кутових конфігураціях ланок руки.

Істотні прояви гістерезису в ЕМГ-активності досліджених м'язів спостерігалися в умовах різних згаданих конфігурацій у всіх випробуваних, причому в більшості реалізацій. Слід, проте, визнати, що якоїсь явної закономірності в даному разі виявлено не було. Розподіл петель гістерезису у всіх м'язів демонстрував дуже велику варіативність за напрямом, і при цьому не виявлялося статистично значущої чіткої кореляції з конфігурацією ланок руки випробуваного. Слід визнати, що напрям петель гістерезису ЕМГ-активності міг істотно розрізнятися як у певного м'яза на тлі різних

конфігурацій ланок руки в одного і того ж самого випробуваного, так і у різних випробуваних. Рівень амплітуди ЕМГ усіх м'язів явно залежав від напрямку розвитку зусилля та відповідної фази змін моменту сили, що узгоджується з результатами наших попередніх досліджень [330–333], але ця залежність не була однозначною.

Результати наших попередніх робіт [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**, 348] та дані, отримані в перебігу описаних тестів, свідчать про те, що гістерезис є досить важливою складовою функціонування системи моторного контролю у ссавців. Зміни напряму петель гістерезису та випадки істотного «запізнення» або «випередження» змін ЕМГ-активності щодо нульових значень моментів сил свідчать про значну нелінійність властивостей процесів рухового контролю. Як можна на підставі цього думати, ЦНС, адресуючи еферентні сигнали відповідним м'язовим групам, при реалізації моторного феномену (руху та/або генерації зусилля) обирає таку стратегію управління, яка при формуванні певних моторних команд враховує конкретні гістерезисні ефекти. Останні виникають не тільки на рівні формування пропріоцептивних сенсорних сигналів, але й на рівні процесів скорочення/розслаблення м'яза як таких. Не виключено, що якоїсь стандартної стратегії урахування гістерезисних ефектів при керуванні моторними феноменами (насамперед довільними рухами) взагалі не існує. ЦНС конкретного індивідуума обирає таку стратегію, котра виправдала себе в перебігу набуття даним індивідуумом моторного досвіду. Саме в цьому може полягати причина крайньої варіабельності проявів ефектів гістерезису.

Отже, результати проведеного нами дослідження поки є в основному описовими, феноменологічними. У той же час вони узгоджуються з констатацією того, що гістерезис є невід'ємною властивістю системи моторного контролю, причому його прояви очевидні навіть у відносно спрощених умовах, зокрема при реалізації цілеспрямованого довільного ізометричного зусилля. В таких експериментальних умовах прояви цієї властивості далеко не в усіх випадках дозволяють чітко сформулювати

статистично значущі висновки. Струнких закономірностей у феноменології описаних явищ встановити не вдається. Практично всі досліджені м'язи в усіх випробуваних демонстрували гістерезисні властивості, але ступінь і характер їх прояву були доволі різними. Очевидно, навіть в умовах реалізації наших досить спрощених моторних тестів ЦНС виявляє високу гнучкість як у виборі певної стратегії розподілу активності між окремими м'язами, так і у визначенні типу урахування нелінійності характеристик активності цих м'язів.

Зрозуміло, що детальніше виявлення закономірностей у нелінійностях моторного контролю, реалізованого ЦНС, потребує подальших досліджень.

Гістерезис ЕМГ-активності м'язів руки людини при поворотах вектора ізометричного зусилля

Слід зазначити, що з біомеханічної точки зору модель активації м'язів верхньої кінцівки в умовах наших тестів може не залежати від змін напрямку руху циркуляції траєкторії годографа цільового вектора зусилля. Ситуацію, коли послідовність активації м'язів просто відтворюється у зворотному напрямку, можна легко уявити.

Значення АМА повинні майже збігатися при протилежних напрямках обертання (принаймні, в межах статистичної значущості для результатів t-тесту). Тим не менше, ми спостерігали значні відмінності між значеннями АМА для більшості досліджуваних м'язів. Такі відмінності повинні, принаймні частково, визначатися наявністю гістерезису в системі еферентної активації м'яза, коли зусилля, що створюються м'язом, залежать не тільки від рівня центральної активації, але і від передісторії скорочення та подовження цього м'яза.

На представленому прикладі ми також можемо побачити, що гістерезисні властивості скорочення м'язів можуть проявлятися не тільки в умовах просторових рухів сегментів кінцівок, але і у випадку ізометричних скорочень

м'язів. Ми також підтвердили, що під час виконання циклічних рухових завдань в ізометричному режимі сектори активації окремих м'язів можуть помітно змінювати свої напрямки. Логічно припустити, що загалом це пов'язано саме з явищем гістерезису м'язових скорочень. У той же час можна припустити, що неоднакові моделі активації м'язів на різних етапах тестування повністю або частково визначаються специфікою центральної програми, що визначає інтегральне виконання рухового завдання. Такий сценарій опосередковано підтверджується специфічними особливостями активації різних м'язів (наприклад, відсутністю статистично значущих відмінностей між значеннями АМА для $BB\ cl$ та наявністю помітних позитивних відмінностей цих значень для Br). Функція Br не обмежується виключно згинанням ліктьового суглоба. Крім того, цей м'яз забезпечує супінацію передпліччя; це, в свою чергу, може сприяти специфічним особливостям характеру відповідної низхідної активації.

Наші результати в цілому погоджуються з даними останніх досліджень, а також з припущенням [349], що ЦНС, в ході реалізації рухового контролю, обирає найбільш підходящу (адекватну) стратегію такого контролю з урахуванням ефектів гістерезису на двох рівнях рухового акту, а саме на рівні скорочення м'язів та на рівні генерації відповідних пропріоцептивних сигналів. Значна мінливість відповідних проявів зумовлена, мабуть, тим, що така адекватна стратегія розвивається в процесі зберігання рухового досвіду індивідом.

Слід ще раз зауважити, що явище гістерезису м'язів багато разів було виявлено в дослідженнях рухового контролю [**Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. У той же час гістерезис не враховувався в достатній мірі при спробах побудови теоретичних узагальнень. Були лише одиничні приклади, коли цей фактор спеціально враховувався при моделюванні функціонування м'язів [351]. Наші нещодавні результати ще раз доводять, що ефект гістерезису м'язових скорочень суттєво впливає на формування центральних рухових команд під час виконання

цілісних рухових завдань. Цей аспект потребує подальшого вивчення як в експериментах, так і в теоретичних дослідженнях.

Структура ЕМГ ліктьових та плечових м'язів в умовах повільних парафронтальних рухів верхньої кінцівки при ізотонічному навантаженні

У нашому повідомленні описуються результати подальшого аналізу контролю двосуглобових рухів верхньої кінцівки, який був розпочатий у наших попередніх дослідженнях [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**, 349, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**–354]. У цьому дослідженні ми розглянули парафронтальні рухи кінцевою точкою верхньої кінцівки в горизонтальній площині та порівняли ЕМГ, записані від плечових та ліктьових м'язів під час послідовного прикладання протилежних за напрямком зовнішніх навантажень до руки випробуваного, спрямовані вздовж траєкторії руху. Такі тести на рух дозволили нам розглянути одночасні дії змін в JT і JA і проаналізувати ефекти гістерезису при формуванні центральних команд, що супроводжують виконання цього виду рухів верхньою кінцівкою.

Усереднені інтегровані записи ЕМГ у нашому дослідженні слугували для оцінки центральних команд, що надходять до м'язів; відповідні сигнали ЕМГ змінювались залежно від навантаження та напрямків руху. Було корисним розглянути дії м'язів протягом усього циклу руху, включаючи його пряму (A – B) та зворотну (B – A) фази (рис. 2.1.2), і порівняти ці дії під час застосування право - та лівоспрямованого навантажень (F_r та F_l). У координатах положення - інтенсивності ЕМГ, спостерігалися добре виражені петлі гістерезису; амплітуди та напрямки петель сильно залежали від напрямку навантаження. Згиначі ліктя та плеча продемонстрували синергічну уніфікацію, переважно при навантаженнях F_r ; подібна синергія проявилася розгиначами обох суглобів у реакціях на навантаження F_l . Під дією відповідних навантажень

ЕМГ вищезазначених м'язів продемонстрували сильну гістерезисну залежність від положення кінцевої точки; напрямом відповідних петель гістерезису залежав від функціональної модальності м'язів, перебуваючи проти годинникової стрілки в згиначах та за годинниковою стрілкою в розгиначах обох суглобів. М'язи, що діють як агоністи для даного напрямку навантаження (згиначі для навантажень F_r та розгиначі для навантажень F_l), також були задіяні в режимі коактивації під дією протилежно спрямованих навантажень; напрямки петель гістерезису демонстрували реверсію в цьому випадку.

Раніше ми пропонували класифікацію силових синергій відповідно до функціональної модальності м'язів, що діють на різні суглоби, які активувались одночасно [355]. Синергія співпадіння відповідає одночасній активації м'язів однакової функціональної модальності в обох суглобах (згиначі-згиначі; розгиначі-розгиначі); у разі протилежної синергії одночасна активація розвивається в м'язах протилежної модальності (згиначів-розгиначів; розгиначів-згиначів). Комбінації м'язів в обох типах ефектів синергії залежали від напрямку сили в кінцевій точці; зміна напрямку призвела до природного обміну між активними та неактивними м'язами. Теоретичний аналіз м'язової динаміки та пов'язаних із цим синергій для генерації ізометричних сил [314, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**, 355] дозволив припустити, що патерни синергії співпадіння часто переважають, і експериментальні результати, отримані в цьому дослідженні, можуть розглядатися на користь цього припущення.

У цьому дослідженні ми використовували досить значний рівень м'язового навантаження для того, щоб реєструвати різні ЕМГ-сигнали. Коли прикладені сили малі або відсутні, система формально може перебувати в невизначеному стані; отже, у цьому випадку положення кінцевих точок у робочому просторі не визначені заздалегідь. Елементи невизначеності також можуть бути притаманні умовам еферентного контролю низької інтенсивності до розслаблених м'язів. З іншого боку, потужним джерелом

ефектів невизначеності може бути взаємодія агоністично-антагоністичних пар м'язів або м'язових груп, коли взаємні зміни їх довжини під час руху можуть у деяких випадках модифікувати вираження наслідків гістерезису [Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Дослідження поведінки з використанням постуральних тестових завдань продемонстрували, що випробувані можуть часто використовувати скорочення м'язів як стратегію стабілізації суглобів кінцівок за наявності зовнішніх навантажень [112]. Люди також здатні незалежно змінювати відносний баланс скорочення та жорсткості кінцівок в різних просторових напрямках [131] та в різних суглобах [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. У нашому дослідженні ми спостерігали інверсію напрямку гістерезису ЕМГ, коли синергічні групи м'язів брали участь у режимі коактивації як антагоністи. Здається, навряд чи можна знайти додаткові функціональні наслідки цього явища, за винятком загальної властивості коактивації для підтримки стабільності суглоба під час руху [131, Ошибка! Источник ссылки не найден., 355]. Водночас слід пам'ятати, що коактивація м'язів-антагоністів неминуче збільшує енергетичні витрати на виконання реальних рухів.

Незважаючи на існування тісних взаємозв'язків між JT та зміною довжини м'язів, з одного боку, та інтенсивності ЕМГ, з іншого (це було показано нашою групою раніше [Ошибка! Источник ссылки не найден.- 354] та в цьому дослідженні), помітна м'язова активність може зустрічатися поза межами, передбаченими вищезазначеними біомеханічними параметрами. Це явище може бути пов'язане із більш складним розташуванням суглобів та їх м'язів порівняно з таким у простій стрижневій моделі, що використовується для визначення JT або довжини м'язів. Здається, що біомеханіка ліктьового і плечового суглобів може вносити додаткові елементи невизначеності в процеси генерації сили; аналогічно, це може спричинити помітні помилки в оцінці довжини м'язів. Геометрія обертання в

плечовому суглобі не проста [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]; ліктьовий суглоб також вважається сукупністю трьох інтерактивних компонентів суглоба [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Слід зазначити, що модель двосуглобових рухів з м'язами, що працюють виключно із складними суглобами, безумовно, спрощена. Фіксовані ділянки прикладання сили можна розглядати лише для односуглобових м'язів, тоді як процедура їх ідентифікації для біартикулярних м'язів набагато складніша [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**].

В умовах відносно повільних парафронтальних рухів (як у нашому дослідженні) як залежні від положення зміни JT, так і напрямок змін довжини м'язів визначають закономірності відповідних ЕМГ (рис. 3.2.1). У випадку плечового суглоба JT залишаються незмінними; тому ЕМГ, що генеруються м'язами плеча, в основному визначаються необхідною траєкторією зміни довжини м'язів. Для дистальних м'язів програма активації дещо складніша; як довжина м'язів, так і пов'язані з ними JT змінюються одночасно і, на перший погляд, незалежно один від одного. Реальні рухи з ненульовими швидкостями неминуче потребують значних модифікацій центральних команд; тому в цьому випадку будуть потрібні динамічні методи аналізу [**Ошибка! Источник ссылки не найден.–Ошибка! Источник ссылки не найден.**].

Принаймні частково, наші результати, описані в цьому повідомленні, можуть узгоджуватися з так званою "ведучою" гіпотезою суглобів [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**], яка була введена для опису багатосуглобових рухів. Ця гіпотеза передбачає, що планування складного руху можна значно спростити, вибравши один "ведучий" суглоб, нервово-м'язовий контроль якого забезпечує динамічний фундамент для контролю всього руху. При рухах верхньою кінцівкою плечовий суглоб зазвичай вважається «провідним» через більш масивну мускулатуру і більшу інерцію проксимальної ланки кінцівки (плеча) [**Ошибка! Источник ссылки не найден.–Ошибка! Источник ссылки не найден.**].

На закінчення ми хотіли б підкреслити, що отримані результати дозволяють припустити, що гістерезисні властивості скорочення м'язів та пов'язані з ними характеристики формування та передачі сигналу в системі управління рухом можуть призвести до пов'язаної з гістерезисом сильної модифікації центральних команд, що надходять до м'язів у різних рухових завданнях, що імітують природні рухи.

Гістерезис та синергія центральних команд до м'язів, що беруть участь у парафронтальних рухах верхніх кінцівок

У цій роботі раніше розроблені методи аналізу парафронтальних рухів рук [367] були розширені для порівняння траєкторій з різною відстанню від тіла випробуваного. Це розширення дозволило застосовувати багатофакторний дисперсійний аналіз ANOVA для кількісного опису ЕМГ-активності в м'язах, що забезпечують ці рухи. Крім того, наш аналіз був розширений шляхом моделювання позиційних залежностей довжин м'язів та діючих сил; незважаючи на неминуче приблизний характер оцінки 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-реакцій розглядали з точки зору нелінійної м'язової динаміки, включаючи гістерезисну поведінку м'язів **[Ошибка! Источник ссылки не найден.]**.

Ми бачимо, що м'язи, які належать різним суглобам та функціональна модальність яких співпадає (згиначі, розгиначі), демонструють певну схожість своїх гістерезисних властивостей. Згиначі обох суглобів реагують переважно на навантаження F_r ; реакції розгиначів максимальні під час дії навантажень F_l , а напрям відповідних петель гістерезису, зареєстрованих під дією цих сил, має орієнтацію проти годинникової стрілки (за годинниковою стрілкою) у згиначах (розгиначах). М'язи-агоністи при заданих

навантаженнях (F_r для згиначів та F_l для розгиначів) активуються в режимах коактивації під час дії протилежних навантажень; здається важливим, щоб петлі гістерезису змінили свій напрямок порівняно з переважаючими схемами активації. Статистичний аналіз амплітуд ЕМГ та пов'язаних з ними ефектів гістерезису за допомогою ANOVA з повторними вимірами демонструє найсильнішу дію фактора напрямку сили в обох випадках; фактор відстані чинить слабший вплив на параметри (табл. 3.2.1, 3.2.2).

Раніше ми припускали, що синергія активації, що відображає одночасну активацію м'язів, що належать до різних суглобів, може бути тісно пов'язана із закономірностями співпадіння/протидії у напрямках крутних моментів навколо відповідних суглобів [314, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**, 355]. Отже, можна запропонувати існування тісного взаємозв'язку між активацією та синергією. У той же час, нинішні результати показують наявність досить помітних змін інтенсивності ЕМГ як у згиначах, так і в розгиначах плечового суглоба (рис. 3.2.5, F , H), тоді як плечові моменти та відповідні сили, визначені процедурою моделювання, залишаються незмінними. Гіпотетично такий результат можна пояснити сильними залежними від довжини змінами сил скорочення м'язів плеча.

Незважаючи на суттєві позиційні впливи на ЕМГ у м'язах, що забезпечують двосуглобові рухи, просторовий розподіл сил, що діють на різні м'язи, та їх синергічні характеристики можуть відігравати переважну роль у формуванні синергії пов'язаних центральних процесів. У попередньому теоретичному дослідженні [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**] ми класифікували два типи синергії сил відповідно до одночасного збудження 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 переважає синергія співпадіння для ізометричних двосуглобових скорочень м'язів із повним поворотом вектора сили у кінцевій

точці в межах робочого простору (див. рисунок 6 у [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**]). Це 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 просто пов'язане з чисто геометричними обмеженнями для рухів суглобів. Видається ймовірним, що еквівалентність між двома типами синергії може бути досягнута лише в чисто гіпотетичному випадку повного, необмеженого обертання в суглобах, що насправді неможливо.

Це дослідження продемонструвало наявність відмінностей у напрямках петель гістерезису (положення – ЕМГ) у м'язах згиначах та розгиначах обох суглобів під дією право- чи лівоспрямованого навантаження. Ця різниця легко пояснюється загальними характеристиками гістерезису м'язів [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**] у поєднанні з протилежними напрямками зміни довжини м'язів-антагоністів (рис. 3.2.6, А). У той же час, це видається дуже важливим для порівняння подібних траєкторій руху в різних місцях робочого простору; можна бути впевненим, що центральні програми згиначів та розгиначів змінюватимуться зовсім по-різному, і це відношення м'язів належить до різних суглобів (рис. 3.2.5). Принаймні трансформацію петель гістерезису ЕМГ в антагоністах для таких траєкторій можна легко пояснити моделюючи ділянки зміни довжини м'язів (рис. 3.2.6, А). Під час дистальних зсувів траєкторій руху, незважаючи на загальне збереження форм траєкторій довжини, вони зсуваються в протилежному напрямку в згиначах і розгиначах. Тоді як траєкторії довжини в ліктьових (плечових) згиначах рухаються у напрямку м'язів, що подовжуються (вкорочуються), відповідні траєкторії в розгиначах зміщуються в протилежному напрямку.

Складна трансформація петель ЕМГ у м'язах обох суглобів свідчить про зміни їх синергічної взаємодії. Щоб кількісно описати ступінь синергічної взаємодії між м'язами, ми запропонували використовувати підхід MIS. Під час зсувів траєкторій руху в сагітальному напрямку ми відзначали суттєві відмінності в перетвореннях MIS (рис. 3.2.8, *C, F*). У парах згиначів петлі MIS змінюються на дуже низьких рівнях у проксимальних рухах; їх діапазони по суті підвищені в середній та дистальній траєкторіях. На відміну від цього, у розгиначах петлі MIS досягають максимальних значень у проксимальних рухах, зменшуючись у більш дистальних траєкторіях. 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 [**Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.**]. Вивчаючи постуральні рухи, було показано, що люди часто використовують скорочення м'язів для стабілізації суглобів кінцівок за наявності силових збурень [112]. У більшості випадків люди можуть самостійно контролювати відносний баланс скорочень у м'язах-антагоністах, змінюючи, таким чином, жорсткість суглобів у широких межах [131, **Ошибка! Источник ссылки не найден., 355**]. У нашому дослідженні ми спостерігали зміну 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 [131, **Ошибка! Источник ссылки не найден.**].

Спрощене моделювання довжини і сили м'язів при різних тестових рухах видається дуже корисним для якісного аналізу усереднених ЕМГ. У той же час ми розуміємо, що таке моделювання є недостатньо точним і може

представляти лише грубі оцінки параметрів. Справжня біомеханіка ліктьового та плечового суглобів може внести значну неточність у розрахунки як діючих сил, так і довжини м'язів. Відомо, що геометрія обертання в плечовому суглобі надзвичайно складна [Ошибка! Источник ссылки не найден.]; рухи навколо ліктьового суглоба, які можуть бути представлені групою з трьох інтерактивних елементів [Ошибка! Источник ссылки не найден.], також не простіші. Наша спрощена модель також не враховує участь біартикулярних м'язів; набагато складніше визначити місця прикладення сили в цьому випадку [Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Крім того, наша експериментальна модель відповідає лише повільним рухам з постійною швидкістю; тому будь-який реальний рух зі зміною швидкості неминуче потребуватиме динамічних методів аналізу [Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.-Ошибка! Источник ссылки не найден.].

Нинішні результати, схоже, узгоджуються з гіпотезою «ведучого суглобу», запропонованою Дунською (2005) [Ошибка! Источник ссылки не найден.] для аналізу багатосуглобових рухів. Ця гіпотеза передбачає, що складний багатосуглобовий рух можна дещо спростити, виокремивши «ведучий суглоб», а потім проаналізувавши на цій основі весь рух. Для верхньої кінцівки плечовий суглоб найбільше підходить для цієї ролі через більшу інерційність проксимальної частини верхньої кінцівки [Ошибка! Источник ссылки не найден.].

В даний час термін «синергія» допускає багатозначне трактування, яке залежить від рівня складності розглянутих рухових завдань; вичерпний розгляд проблем можна знайти в ряді теоретичних досліджень [206, Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Ймовірно, що найпростіший тип синергії може належати до односуглобових рухів, в яких можна розглянути синергічні взаємодії між агоністами та оцінити роль коактивації антагоністів [Ошибка! Источник ссылки не найден.]. Двосуглобові рухи [Ошибка! Источник ссылки не найден.,

Ошибка! Источник ссылки не найден., Ошибка! Источник ссылки не найден.] становлять наступний рівень синергічної взаємодії м'язів під час виконання більш складних рухових завдань із довільними площинними переходами кінцевих точок, що виникають під навантажувальною дією зовнішніх прикладених сил. Ефекти синергії у вищезазначених найпростіших типах довільних рухів не можна розглядати з точки зору зменшення кількості ступенів свободи **[Ошибка! Источник ссылки не найден.]**. Подібним чином, складові змінні, пов'язані з одно- або двосуглобовими рухами, навряд чи слід розглядати як коваріації, специфічні для завдання, що стабілізують вихідні характеристики системи управління рухом [206]. І навпаки, нинішні результати демонструють наявність основних нелінійних компонентів у синергічній взаємодії між м'язами. Аналіз синергії в реальних рухах, таких як локомоція, використовує метод РСА, заснований на процедурах кореляції, що застосовуються до ЕМГ у м'язах, що беруть участь у даній програмі рухів **[Ошибка! Источник ссылки не найден., 193]**. Очевидний недолік цього підходу може полягати у застосуванні методів лінійної кореляції для аналізу принципово нелінійної системи. Гістерезис ЕМГ безпосередньо пов'язаний з гістерезисом м'язів як такий, що відображає нелінійні залежності інтенсивності активації, що надходить до м'яза, з його довжиною та силою **[Ошибка! Источник ссылки не найден.]**. Отже, гістерезис ЕМГ неминуче містить статичні, нелінійні компоненти, які повинні охоплювати низькочастотний діапазон рухових команд у частотному домені, тим самим спотворюючи аналіз синергії та фазові зсуви, засновані на алгоритмах декомпозиції **[Ошибка! Источник ссылки не найден.]**.

Усереднені ЕМГ реєстрували з м'язів рук при ізотонічних парафронтальних рухах правої руки в горизонтальній площині. Повільні почергові переходи рук, спрямовані спочатку праворуч, а потім ліворуч, здійснювались під дією ізотонічних навантажень, прикладених до кисті в правому та лівому напрямках. Згиначі ліктя та плеча реагували переважно на навантаження праворуч; розгиначі в основному активувались

лівоспрямованими навантаженнями. Усереднені ЕМГ як м'язів згиначів, так і розгиначів, що належать до різних суглобів, продемонстрували гістерезисні властивості; напрямок проти годинникової стрілки петель гістерезису завжди реєстрували у згиначах, а за годинниковою стрілкою - у розгиначах. М'язи, переважно протидіючі навантажувальним силам даного напрямку, беруть участь у режимі скорочення як антагоністи при зміні напрямку навантаження; разом із зменшенням амплітуди петель гістерезису їх напрямок також змінювався. MIS було запропоновано як кількісну оцінку змін ефектів синергії між різними групами м'язів. Для дистальних зсувів траєкторій парафронтального руху показано, що ефекти синергії змінюються в різних напрямках, збільшуючись в згиначах та зменшуючись в розгиначах. Отримані результати демонструють, що гістерезис м'язів призводить до сильної модифікації центральних команд під час рухів.

Основний зміст розділу 4 опубліковано в таких працях:

1. Верещака, І. В., Легедза, О. В., Дорновський, М., Горковенко, А. В., & Хоревін, В. І. (2014). Активність м'язів плечового поясу та плеча при створенні кистю ізометричного зусилля з циклічною зміною його напрямку. *Фізіологічний журнал*, 60(3), 89-97.
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.
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.
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.

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.
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.
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).

ВИСНОВКИ

Досліджено організацію центральних моторних команд, 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 функціювання 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 багатofакторного дисперсійного аналізу ANOVA доведено, що найбільший вплив на формування центральних команд до м'язів має фактор напрямку сили.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Бернштейн, Н. А. (1990). Физиология движений и активность / под ред. О. Г. Газенко; изд. подгот. И. М. Фейгенберг ; редкол. : А. А. Баев (пред.) и др. *АН СССР*. — М. : Наука, 494.
2. Cheung, V.C., Turolla, A., Agostini, M., Silvoni, S., Bennis, C., Kasi, P., Paganoni, S., Bonato, P., & Bizzi, E. (2012). Muscle synergy patterns as physiological markers of motor cortical damage. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *109*(36), 14652-6. doi: 10.1073/pnas.1212056109.
3. Culham, E., & Peat, M. (1993). Functional anatomy of the shoulder complex. *J Orthop Sports Phys Ther*, *18*(1), 342-50. doi: 10.2519/jospt.1993.18.1.342.
4. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека в 3 томах. Том 1. Учение о костях, суставах, связках и мышцах. 2-е изд. ГИМЛ 1963г. 477 с.
5. Muceli, S., Boye, A.T., d'Avella, A., & Farina, D. (2010). Identifying representative synergy matrices for describing muscular activation patterns during multidirectional reaching in the horizontal plane. *J Neurophysiol*, *103*(3), 1532-42. doi: 10.1152/jn.00559.2009.
6. Boland, M.R., Spigelman, T., & Uhl, T.L. (2008). The function of brachioradialis. *J Hand Surg Am*, *33*(10), 1853-9. doi: 10.1016/j.jhsa.2008.07.019.
7. Buchanan, T.S., Rovai, G.P., & Rymer, W.Z. (1989). Strategies for muscle activation during isometric torque generation at the human elbow. *J Neurophysiol*, *62*(6), 1201-12. doi: 10.1152/jn.1989.62.6.1201.
8. Gribble, P.L., Mullin, L.I., Cothros, N., & Mattar, A. (2003). Role of cocontraction in arm movement accuracy. *J Neurophysiol*, *89*(5), 2396-405. doi: 10.1152/jn.01020.2002.
9. Vereschaka, I.V., & Gorkovenko, A.V. (2011). Central Activation of the Upper Limb Muscles in Humans Related to Creation of an Isometric Effort: Dependence on the Position of the Point of Force Application within the Operational Space. *Neurophysiology*, *43*, 248-250. doi.org/10.1007/s11062-011-9212-6.

10. Tal'nov, A.N., & Kostyukov, A.I. (1994). Hysteresis aftereffects in human single-joint voluntary movements. *Neurophysiology*, 26, 65-71. doi.org/10.1007/BF01053081.
11. Tal'nov, A.N., Cherkassky, V.L., & Kostyukov, A.I. (1997). Movement-related and steady-state electromyographic activity of human elbow flexors in slow transition movements between two equilibrium states. *Neuroscience*, 79(3), 923-33. doi: 10.1016/s0306-4522(96)00702-6.
12. Politti, J.C., Felice, C.J., & Valentinuzzi, M.E. (2003). Arm EMG during abduction and adduction: hysteresis cycle. *Med Eng Phys*, 25(4), 317-20. doi: 10.1016/s1350-4533(02)00218-7.
13. Feldman, A.G., & Levin, M.F. (2009). The equilibrium-point hypothesis--past, present and future. *Adv Exp Med Biol*, 629, 699-726. doi: 10.1007/978-0-387-77064-2_38.
14. Tal'nov, A.N., Serenko, S.G., Strafun, S.S., & Kostyukov, A.I. (1999). Analysis of the electromyographic activity of human elbow joint muscles during slow linear flexion movements in isotorque conditions. *Neuroscience*, 90(3), 1123-36. doi: 10.1016/s0306-4522(98)00478-3.
15. Zasada, M., Gorkovenko, A.V., Strafun, S.S., Vasylenko, D.A., Pilewska, W., Kulyk, Yu.A., & Kostyukov, A.I. (2020). A New Approach to the Study of Two-Joint Upper Limb Movements in Humans: Independent Programming of the Positioning and Force. *Neurophysiology*, 52, 397-406. doi.org/10.1007/s11062-021-09896-3.
16. Smith, A.M. (1981). The coactivation of antagonist muscles. *Can J Physiol Pharmacol*, 59(7), 733-47. doi: 10.1139/y81-110.
17. Demeny, G. (1890). Du rôle mécanique des muscles antagonistes. *Archives de Physiologie Ser*, 52, 747.
18. Babinski, J. (1899). De l'asynergie cerebelleuse. *Rev Neurol (Paris)*, 7, 806-816.

19. Tilney, F., & Pike, F.H. (1925). Muscular coordination experimentally studied in its relation to the cerebellum. *Arch Neurol Psychiatry*, *13*, 289-334. doi:10.1001/archneurpsyc.1925.02200090003001.
20. Gottlieb, G.L., Corcos, D.M., & Agarwal, G.C. (1989a). Strategies for the control of voluntary movements with one mechanical degree of freedom. *Behav Brain Sci*, *12*, 189-250. doi:10.1017/S0140525X00048238.
21. Aruin, A.S., Almeida, G.L., & Latash, M.L. (1996). Organization of a simple two-joint synergy in individuals with Down syndrome. *Am J Ment Retard*, *101*(3), 256-68.
22. Latash, M.L. (2000). Motor coordination in Down syndrome: the role of adaptive changes. In: *Perceptual-Motor Behavior in Down Syndrome*, edited by Weeks, D.J., Chua, R., Elliott, D., & Urbana, I.L. *Human Kinetics*, 199-223.
23. Ting, L.H., & McKay, J.L. (2007). Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Curr Opin Neurobiol*, *17*(6), 622-8. doi: 10.1016/j.conb.2008.01.002.
24. Tresch, M.C., Cheung, V.C., & d'Avella, A. (2006). Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *J Neurophysiol*, *95*(4), 2199-212. doi: 10.1152/jn.00222.2005.
25. d'Avella, A., Saltiel, P., & Bizzi, E. (2003). Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat Neurosci*, *6*(3), 300-8. doi: 10.1038/nn1010.
26. Ivanenko, Y.P., Poppele, R.E., & Lacquaniti, F. (2004). Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *J Physiol*, *556*(Pt 1), 267-82. doi: 10.1113/jphysiol.2003.057174.
27. Krishnamoorthy, V., Goodman, S., Zatsiorsky, V., & Latash, M.L. (2003). Muscle synergies during shifts of the center of pressure by standing persons: identification of muscle modes. *Biol Cybern*, *89*(2), 152-61. doi: 10.1007/s00422-003-0419-5.

28. Landsmeer, J.M., & Long, C. (1965). The mechanism of finger control, based on electromyograms and location analysis. *Acta Anat (Basel)*, 60(3), 330-47. doi: 10.1159/000142668.
29. Long, C. 2nd. (1968). Intrinsic-extrinsic muscle control of the fingers. Electromyographic studies. *J Bone Joint Surg Am*, 50(5), 973-84.
30. Piscitelli, D., Falaki, A., Solnik, S., & Latash, M.L. (2017). Anticipatory postural adjustments and anticipatory synergy adjustments: preparing to a postural perturbation with predictable and unpredictable direction. *Exp Brain Res*, 235(3), 713-730. doi: 10.1007/s00221-016-4835-x.
31. Slijper, H., & Latash, M. (2000). The effects of instability and additional hand support on anticipatory postural adjustments in leg, trunk, and arm muscles during standing. *Exp Brain Res*, 135(1), 81-93. doi: 10.1007/s002210000492.
32. Gorassini, M., Eken, T., Bennett, D.J., Kiehn, O., & Hultborn, H. (2000). Activity of hindlimb motor units during locomotion in the conscious rat. *J Neurophysiol*, 83(4), 2002-11. doi: 10.1152/jn.2000.83.4.2002.
33. Hoffer, J.A., Sugano, N., Loeb, G.E., Marks, W.B., O'Donovan, M.J., & Pratt, C.A. (1987). Cat hindlimb motoneurons during locomotion. II. Normal activity patterns. *J Neurophysiol*, 57(2), 530-53. doi: 10.1152/jn.1987.57.2.530.
34. Granata, K.P., & Marras, W.S. (2000). Cost-benefit of muscle cocontraction in protecting against spinal instability. *Spine (Phila Pa 1976)*, 25(11), 1398-404. doi: 10.1097/00007632-200006010-00012.
35. Rosa, M.C., Marques, A., Demain, S., Metcalf, C.D., & Rodrigues, J. (2014). Methodologies to assess muscle co-contraction during gait in people with neurological impairment – a systematic literature review. *J Electromyogr Kinesiol*, 24(2), 179-91. doi: 10.1016/j.jelekin.2013.11.003.
36. Souissi, H., Zory, R., Bredin, J., & Gerus, P. (2017). Comparison of methodologies to assess muscle co-contraction during gait. *J Biomech*, 57, 141-145. doi: 10.1016/j.jbiomech.2017.03.029.

37. Latash, M.L. (2018). Muscle coactivation: definitions, mechanisms, and functions. *J Neurophysiol*, *120*(1), 88-104. doi: 10.1152/jn.00084.2018.
38. Angel, R.W., Eppler, W., & Iannone, A. (1965). Silent period produced by unloading of muscle during voluntary contraction. *J Physiol*, *180*(4), 864-70. doi: 10.1113/jphysiol.1965.sp007736.
39. Crago, P.E., Houk, J.C., & Hasan, Z. (1976). Regulatory actions of human stretch reflex. *J Neurophysiol*, *39*(5), 925-35. doi: 10.1152/jn.1976.39.5.925.
40. Feldman, A.G. (2015). Referent Control of Action and Perception: Challenging Conventional Theories in Behavioral Science. *New York: Springer*. doi:10.1007/978-1-4939-2736-4.
41. Corcos, D.M., Agarwal, G.C., Flaherty, B.P., & Gottlieb, G.L. (1990). Organizing principles for single-joint movements. IV. Implications for isometric contractions. *J Neurophysiol*, *64*(3), 1033-42. doi: 10.1152/jn.1990.64.3.1033.
42. Ghez, C., & Gordon, J. (1987). Trajectory control in targeted force impulses. I. Role of opposing muscles. *Exp Brain Res*, *67*(2), 225-40. doi: 10.1007/BF00248545.
43. Corcos, D.M., Gottlieb, G.L., & Agarwal, G.C. (1989). Organizing principles for single-joint movements. II. A speed-sensitive strategy. *J Neurophysiol*, *62*(2), 358-68. doi: 10.1152/jn.1989.62.2.358.
44. Gottlieb, G.L., Corcos, D.M., & Agarwal, G.C. (1989). Organizing principles for single-joint movements. I. A speed insensitive strategy. *J Neurophysiol*, *62*(2), 342-57. doi: 10.1152/jn.1989.62.2.342.
45. Hasan, Z. (1986). Optimized movement trajectories and joint stiffness in unperturbed, inertially loaded movements. *Biol Cybern*, *53*(6), 373-82. doi: 10.1007/BF00318203.
46. Suzuki, M., & Yamazaki, Y. (2005). Velocity-based planning of rapid elbow movements expands the control scheme of the equilibrium point hypothesis. *J Comput Neurosci*, *18*(2), 131-49. doi: 10.1007/s10827-005-6555-2.

47. Almeida, G.L., Hong, D.A., Corcos, D., & Gottlieb, G.L. (1995). Organizing principles for voluntary movement: extending single-joint rules. *J Neurophysiol*, *74*(4), 1374-81. doi: 10.1152/jn.1995.74.4.1374.
48. Latash, M.L., Aruin, A.S., & Shapiro, M.B. (1995). The relation between posture and movement: a study of a simple synergy in a two-joint task. *Hum Mov Sci*, *14*, 79-107. doi:10.1016/0167-9457(94)00046-H.
49. Asaka, T., Wang, Y., Fukushima, J., & Latash, M.L. (2008). Learning effects on muscle modes and multi-mode postural synergies. *Exp Brain Res*, *184*(3), 323-38. doi: 10.1007/s00221-007-1101-2.
50. Asaka, T., Yahata, K., Mani, H., & Wang, Y. (2011). Modulations of muscle modes in automatic postural responses induced by external surface translations. *J Mot Behav*, *43*(2), 165-72 . doi: 10.1080/00222895.2011.552079.
51. Berger, W., Trippel, M., Discher, M., & Dietz, V. (1992). Influence of subjects' height on the stabilization of posture. *Acta Otolaryngol*, *112*(1), 22-30. doi: 10.3109/00016489209100778.
52. Krishnamoorthy, V., Latash, M.L., Scholz, J.P., & Zatsiorsky, V.M. (2004). Muscle modes during shifts of the center of pressure by standing persons: effect of instability and additional support. *Exp Brain Res*, *157*(1), 18-31. doi: 10.1007/s00221-003-1812-y.
53. Shiratorim, T., & Latash, M. (2000). The roles of proximal and distal muscles in anticipatory postural adjustments under asymmetrical perturbations and during standing on rollerskates. *Clin Neurophysiol*, *111*(4), 613-23. doi: 10.1016/s1388-2457(99)00300-4.
54. Chen, B., Lee, Y.J., & Aruin, A.S. (2017). Role of point of application of perturbation in control of vertical posture. *Exp Brain Res*, *235*(11), 3449-3457. doi: 10.1007/s00221-017-5069-2.
55. Dietz, V., Quintern, J., & Berger, W. (1985). Neuronal control of ballistic finger movements in man: task specific electromyographic patterns. *Neurosci Lett*, *60*(3), 369-74. doi.org/10.1016/0304-3940(85)90605-6.

56. Lacquaniti, F., & Maioli, C. (1989). The role of preparation in tuning anticipatory and reflex responses during catching. *J Neurosci*, *9*(1), 134-48. doi: 10.1523/JNEUROSCI.09-01-00134.1989.
57. Shiratori, T., & Latash, M.L. (2001). Anticipatory postural adjustments during load catching by standing subjects. *Clin Neurophysiol*, *112*(7), 1250-65. doi: 10.1016/s1388-2457(01)00553-3.
58. Aruin, A.S., Almeida, G.L. (1997). A coactivation strategy in anticipatory postural adjustments in persons with Down syndrome. *Mot Contr*, *1*, 178-191. doi:10.1123/mcj.1.2.178.
59. Latash, M.L., Almeida, G.L., & Corcos, D.M. (1993). Preprogrammed reactions in individuals with Down syndrome: the effects of instruction and predictability of the perturbation. *Arch Phys Med Rehabil*, *74*(4), 391-9.
60. Lee, Y.J., Chen, B., & Aruin, A.S. (2015). Older adults utilize less efficient postural control when performing pushing task. *J Electromyogr Kinesiol*, *25*(6), 966-72. doi: 10.1016/j.jelekin.2015.09.002.
61. Nagai, K., Yamada, M., Uemura, K., Yamada, Y., Ichihashi, N., & Tsuboyama, T. (2011). Differences in muscle coactivation during postural control between healthy older and young adults. *Arch Gerontol Geriatr*, *53*(3), 338-43. doi: 10.1016/j.archger.2011.01.003.
62. Rozand, V., Senefeld, J.W., Hassanlouei, H., & Hunter, S.K. (2017). Voluntary activation and variability during maximal dynamic contractions with aging. *Eur J Appl Physiol*, *117*(12), 2493-2507. doi: 10.1007/s00421-017-3737-3.
63. Arias, P., Espinosa, N., Robles-García, V., Cao, R., & Cudeiro J. (2012). Antagonist muscle co-activation during straight walking and its relation to kinematics: insight from young, elderly and Parkinson's disease. *Brain Res*, *1455*, 124-31. doi: 10.1016/j.brainres.2012.03.033.
64. Hirai, H., Miyazaki, F., Naritomi, H., Koba, K., Oku, T., Uno, K., Uemura, M., Nishi, T., Kageyama, M., & Krebs, H.I. (2015). On the Origin of Muscle Synergies: Invariant Balance in the Co-activation of Agonist and Antagonist Muscle Pairs. *Front Bioeng Biotechnol*, *3*, 192. doi: 10.3389/fbioe.2015.00192.

65. Hammond, M.C., Fitts, S.S., Kraft, G.H., Nutter, P.B., Trotter, M.J., & Robinson, L.M. (1988). Co-contraction in the hemiparetic forearm: quantitative EMG evaluation. *Arch Phys Med Rehabil*, *69*(5), 348-51.
66. Rinaldi, M., Ranavolo, A., Conforto, S., Martino, G., Draicchio, F., Conte, C., Varrecchia, T., Bini, F., Casali, C., Pierelli, F., & Serrao, M. (2017). Increased lower limb muscle coactivation reduces gait performance and increases metabolic cost in patients with hereditary spastic paraparesis. *Clin Biomech (Bristol, Avon)*, *48*, 63-72. doi: 10.1016/j.clinbiomech.2017.07.013.
67. Richards, C.L., & Malouin, F. (2013). Cerebral palsy: definition, assessment and rehabilitation. *Handb Clin Neurol*, *111*, 183-95. doi: 10.1016/B978-0-444-52891-9.00018-X.
68. Hughes, M., & McLellan, D.L. (1985). Increased co-activation of the upper limb muscles in writer's cramp. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*, *48*(8), 782-7. doi: 10.1136/jnnp.48.8.782.
69. Keshner, E.A., Allum, J.H., & Pfaltz, C.R. (1987). Postural coactivation and adaptation in the sway stabilizing responses of normals and patients with bilateral vestibular deficit. *Exp Brain Res*, *69*(1), 77-92. doi: 10.1007/BF00247031.
70. Mari, S., Serrao, M., Casali, C., Conte, C., Martino, G., Ranavolo, A., Coppola, G., Draicchio, F., Padua, L., Sandrini, G., & Pierelli, F. (2014). Lower limb antagonist muscle co-activation and its relationship with gait parameters in cerebellar ataxia. *Cerebellum*, *13*(2), 226-36. doi: 10.1007/s12311-013-0533-4.
71. Kitatani, R., Ohata, K., Sakuma, K., Aga, Y., Yamakami, N., Hashiguchi, Y., & Yamada, S. (2016). Ankle muscle coactivation during gait is decreased immediately after anterior weight shift practice in adults after stroke. *Gait Posture*, *45*, 35-40. doi: 10.1016/j.gaitpost.2016.01.006.
72. Boudreau, S.A., & Falla, D. (2014). Chronic neck pain alters muscle activation patterns to sudden movements. *Exp Brain Res*, *232*(6), 2011-20. doi: 10.1007/s00221-014-3891-3.

73. Hubley-Kozey, C., Deluzio, K., & Dunbar, M. (2008). Muscle co-activation patterns during walking in those with severe knee osteoarthritis. *Clin Biomech (Bristol, Avon)*, 23(1), 71-80. doi: 10.1016/j.clinbiomech.2007.08.019.
74. Jones, S.L., Henry, S.M., Raasch, C.C., Hitt, J.R., & Bunn, J.Y. (2012). Individuals with non-specific low back pain use a trunk stiffening strategy to maintain upright posture. *J Electromyogr Kinesiol*, 22(1), 13-20. doi: 10.1016/j.jelekin.2011.10.006.
75. Hu, X., Tong, K.Y., Song, R., Tsang, V.S., Leung, P.O., Li, & L. (2007). Variation of muscle coactivation patterns in chronic stroke during robot-assisted elbow training. *Arch Phys Med Rehabil*, 88(8), 1022-9. doi: 10.1016/j.apmr.2007.05.006.
76. Nelson-Wong, E., & Callaghan, J.P. (2010). Is muscle co-activation a predisposing factor for low back pain development during standing? A multifactorial approach for early identification of at-risk individuals. *J Electromyogr Kinesiol*, 20(2), 256-63. doi: 10.1016/j.jelekin.2009.04.009.
77. Bazzucchi, I., Riccio, M.E., & Felici, F. (2008). Tennis players show a lower coactivation of the elbow antagonist muscles during isokinetic exercises. *J Electromyogr Kinesiol*, 18(5), 752-9. doi: 10.1016/j.jelekin.2007.03.004.
78. Teulier, C., Sansom, J.K., Muraszko, K., & Ulrich, B.D. (2012). Longitudinal changes in muscle activity during infants' treadmill stepping. *J Neurophysiol*, 108(3), 853-62. doi: 10.1152/jn.01037.2011.
79. Ziegler, M.D., Zhong, H., Roy, R.R., & Edgerton, V.R. (2010). Why variability facilitates spinal learning. *J Neurosci*, 30(32), 10720-6. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1938-10.2010.
80. Frysinger, R.C., Bourbonnais, D., Kalaska, J.F., & Smith, A.M. (1984). Cerebellar cortical activity during antagonist cocontraction and reciprocal inhibition of forearm muscles. *J Neurophysiol*, 51(1), 32-49. doi: 10.1152/jn.1984.51.1.32.
81. Ebner, T.J., Bloedel, J.R., Vitek, J.L., & Schwartz, A.B. (1982). The effects of cerebellar stimulation on the stretch reflex in the spastic monkey. *Brain*, 105(Pt 3), 425-42. doi: 10.1093/brain/105.3.425.

82. Wetts, R., Kalaska, J.F., & Smith, A.M. (1985). Cerebellar nuclear cell activity during antagonist cocontraction and reciprocal inhibition of forearm muscles. *J Neurophysiol*, *54*(2), 231-44. doi: 10.1152/jn.1985.54.2.231.
83. Neige, C., Massé-Alarie, H., Gagné, M., Bouyer, L.J., & Mercier, C. (2017). Modulation of corticospinal output in agonist and antagonist proximal arm muscles during motor preparation. *PLoS One*, *12*(11):e0188801. doi: 10.1371/journal.pone.0188801.
84. Penn, R.D., Gottlieb, G.L., & Agarwal, G.C. (1978). Cerebellar stimulation in man. Quantitative changes in spasticity. *J Neurosurg*, *48*(5), 779-86. doi: 10.3171/jns.1978.48.5.0779.
85. Sangani, S.G., Raptis, H.A., & Feldman, A.G. (2011). Subthreshold corticospinal control of anticipatory actions in humans. *Behav Brain Res*, *224*(1), 145-54. doi: 10.1016/j.bbr.2011.05.041.
86. Nielsen, J.B. (2016). Human Spinal Motor Control. *Annu Rev Neurosci*. *39*, 81-101. doi: 10.1146/annurev-neuro-070815-013913.
87. Nielsen, J., & Kagamihara, Y. (1992). The regulation of disynaptic reciprocal Ia inhibition during co-contraction of antagonistic muscles in man. *J Physiol*, *456*, 373-91. doi: 10.1113/jphysiol.1992.sp019341.
88. Nielsen, J., & Pierrot-Deseilligny, E. (1996). Evidence of facilitation of soleus-coupled Renshaw cells during voluntary co-contraction of antagonistic ankle muscles in man. *J Physiol*, *493* (Pt 2), 603-11. doi: 10.1113/jphysiol.1996.sp021407.
89. Hultborn, H., Jankowska, E., & Lindström, S. (1971). Recurrent inhibition from motor axon collaterals of transmission in the Ia inhibitory pathway to motoneurons. *J Physiol*, *215*(3), 591-612. doi: 10.1113/jphysiol.1971.sp009487.
90. Morita, H., Crone, C., Christenhuis, D., Petersen, N.T., & Nielsen, J.B. (2001). Modulation of presynaptic inhibition and disynaptic reciprocal Ia inhibition during voluntary movement in spasticity. *Brain*, *124*(Pt 4), 826-37. doi: 10.1093/brain/124.4.826.
91. Chow, J.W., Yablon, S.A., & Stokic, D.S. (2017). Intrathecal baclofen bolus reduces exaggerated extensor coactivation during pre-swing and early-swing

of gait after acquired brain injury. *Clin Neurophysiol*, 128(5), 725-733. doi: 10.1016/j.clinph.2017.02.017.

92. Hiebert, G.W., & Pearson, K.G. (1999). Contribution of sensory feedback to the generation of extensor activity during walking in the decerebrate Cat. *J Neurophysiol*, 81(2), 758-70. doi: 10.1152/jn.1999.81.2.758.

93. Lévénez, M., Garland, S.J., Klass, M., & Duchateau, J. (2008). Cortical and spinal modulation of antagonist coactivation during a submaximal fatiguing contraction in humans. *J Neurophysiol*, 99(2), 554-63. doi: 10.1152/jn.00963.2007.

94. Humphrey, D.R. (1982). Separate cell systems in the motor cortex of the monkey for the control of joint movement and of joint stiffness. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl*, 36, 393-408.

95. Humphrey, D.R., & Reed, D.J. (1983). Separate cortical systems for control of joint movement and joint stiffness: reciprocal activation and coactivation of antagonist muscles. *Adv Neurol*, 39, 347-72.

96. Ikai, T., Findley, T.W., Izumi, S., Hanayama, K., Kim, H., Daum, M.C., Andrews, J.F., & Diamond, B.J. (1996). Reciprocal inhibition in the forearm during voluntary contraction and thinking about movement. *Electromyogr Clin Neurophysiol*, 36(5), 295-304.

97. Bourbonnais, D., Krieger, C., & Smith, A.M. (1986). Cerebellar cortical activity during stretch of antagonist muscles. *Can J Physiol Pharmacol*, 64(9), 1202-13. doi: 10.1139/y86-204.

98. Jo, S., & Massaquoi, S.G. (2004). A model of cerebellum stabilized and scheduled hybrid long-loop control of upright balance. *Biol Cybern*, 91(3), 188-202. doi: 10.1007/s00422-004-0497-z.

99. Mink, J.W., & Thach, W.T. (1991). Basal ganglia motor control. III. Pallidal ablation: normal reaction time, muscle cocontraction, and slow movement. *J Neurophysiol*, 65(2), 330-51. doi: 10.1152/jn.1991.65.2.330.

100. Wickens, J.R., Alexander, M.E., & Miller, R. (1991). Two dynamic modes of striatal function under dopaminergic-cholinergic control: simulation and analysis of a model. *Synapse*, 8(1), 1-12. doi: 10.1002/syn.890080102.

101. Houk, J.C. (2005) Agents of the mind. *Biol Cybern*, 92(6):427-37. doi: 10.1007/s00422-005-0569-8.
102. Hirokawa, S., Solomonow, M., Luo, Z., Lu, Y., & D'Ambrosia, R. (1991). Muscular co-contraction and control of knee stability. *J Electromyogr Kinesiol*, 1(3), 199-208. doi: 10.1016/1050-6411(91)90035-4.
103. Tal'nov, A.N., & Kostiukov, A.I. (1991). The manifestation of the hysteresis effects of muscle contraction in the cortically evoked coactivation of muscle antagonists. *Neirofiziologiya*, 23(4), 481-4.
104. Feldman, A.G. (1966). Functional tuning of the nervous system with control of movement or maintenance of a steady posture. II. Controllable parameters of the muscle. *Biophysics*, 11, 565–578.
105. Zatsiorsky, V.M., & Prilutsky, B.I. (2012). Biomechanics of Skeletal Muscles. *Urbana, IL: Human Kinetics*.
106. Nichols, T.R., & Houk, J.C. (1976). Improvement in linearity and regulation of stiffness that results from actions of stretch reflex. *J Neurophysiol*, 39(1), 119-42. doi: 10.1152/jn.1976.39.1.119.
107. Feldman, A.G. (1980). Superposition of motor programs--I. Rhythmic forearm movements in man. *Neuroscience*, 5(1), 81-90. doi: 10.1016/0306-4522(80)90073-1.
108. Milner, T.E., & Cloutier, C. (1993). Compensation for mechanically unstable loading in voluntary wrist movement. *Exp Brain Res*, 94(3), 522-32. doi: 10.1007/BF00230210.
109. Bennett, D.J., Hollerbach, J.M., Xu, Y., & Hunter, I.W. (1992). Time-varying stiffness of human elbow joint during cyclic voluntary movement. *Exp Brain Res*, 88(2), 433-42. doi: 10.1007/BF02259118.
110. Heitmann, S., Ferns, N., & Breakspear, M. (2011). Muscle co-contraction modulates damping and joint stability in a three-link biomechanical limb. *Front Neurobot*, 5, 5. doi: 10.3389/fnbot.2011.00005.
111. Lee, Y., & Ashton-Miller, J.A. (2011). The effects of gender, level of co-contraction, and initial angle on elbow extensor muscle stiffness and damping

under a step increase in elbow flexion moment. *Ann Biomed Eng*, 39(10), 2542-9. doi: 10.1007/s10439-011-0308-3.

112. Milner, T.E., & Cloutier, C. (1998). Damping of the wrist joint during voluntary movement. *Exp Brain Res*, 122(3), 309-17. doi: 10.1007/s002210050519.

113. Milner, T.E. (2002). Adaptation to destabilizing dynamics by means of muscle cocontraction. *Exp Brain Res*, 143(4), 406-16. doi: 10.1007/s00221-002-1001-4.

114. Perreault, E.J., Kirsch, R.F., & Crago, P.E. (2004). Multijoint dynamics and postural stability of the human arm. *Exp Brain Res*, 157(4), 507-17. doi: 10.1007/s00221-004-1864-7.

115. Bizzi, E., Cheung, V.C., d'Avella, A., Saltiel, P., & Tresch, M. (2008). Combining modules for movement. *Brain Res Rev*, 57, 125-133. doi:10.1016/j.brainresrev.2007.08.004.

116. Cheung, V.C.K., D'Avella, A., & Bizzi, E. (2009). Adjustments of motor pattern for load compensation via modulated activations of muscle synergies during natural behaviors. *Journal of Neurophysiology*, 101(3), 1235-57. doi: 10.1152/jn.01387.2007.

117. Alessandro, C., Delis, I., Nori, F., Panzeri, S., & Berret, B. (2013). Muscle synergies in neuroscience and robotics: From input-space to task-space perspectives. *Frontiers in computational neuroscience*, 7(43), 1-16. doi: 10.3389/fncom.2013.00043.

118. Wojtara, T., Alnajjar, F., Shimoda, S., & Kimura, H. (2014). Muscle synergy stability and human balance maintenance. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, 11(1), 129. doi: 10.1186/1743-0003-11-129.

119. d'Avella, A., Portone, A., Fernandez, L., & Lacquaniti, F. (2006). Control of fast-reaching movements by muscle synergy combinations. *The Journal of neuroscience*, 26(30), 7791-810. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0830-06.2006.

120. Safavynia, S.A., Torres-Oviedo, G., & Ting, L.H. (2011). Muscle synergies: implications for clinical evaluation and rehabilitation of movement. *Topics in spinal cord injury rehabilitation*, 17(1), 16-24. doi: 10.1310/sci1701-16.

121. Torres-Oviedo, G., & Ting, L.H. (2007). Muscle synergies characterizing human postural responses. *Journal of Neurophysiology*, 98(4): 2144-56. doi: 10.1152/jn.01360.2006.
122. d'Avella, A., & Lacquaniti, F. (2013). Control of reaching movements by muscle synergy combinations. *Frontiers in computational neuroscience*. doi: 10.3389/fncom.2013.00042.
123. Bizzi, E., d'Avella, A., Saltiel, P., & Tresch, M. (2002). Book review: Modular organization of spinal motor systems. *The Neuroscientist*, 8(5), 437-42. doi: 10.1177/107385802236969.
124. D'Avella, A., & Pai, D.K. (2010). Modularity for sensorimotor control: evidence and a new prediction. *Journal of motor behavior*, 42(6), 361-9. doi: 10.1080/00222895.2010.526453.
125. Sabzevari, V.R., Jafari, A.H., & Boostani, R. (2017). Muscle synergy extraction during arm reaching movements at different speeds. *Technol Health Care*, 25(1), 123-136. doi: 10.3233/THC-161256.
126. d'Avella, A., Fernandez, L., Portone, A., & Lacquaniti, F. (2008). Modulation of phasic and tonic muscle synergies with reaching direction and speed. *Journal of Neurophysiology*, 100(3), 1433-54. doi: 10.1152/jn.01377.2007.
127. Delis, I., Berret, B., Pozzo, T., & Panzeri, S. (2013). Quantitative evaluation of muscle synergy models: a single-trial task decoding approach. *Frontiers in computational neuroscience*. doi: 10.3389/fncom.2013.00008.
128. Delis, I., Panzeri, S., Pozzo, T., & Berret, B. (2014). A unifying model of concurrent spatial and temporal modularity in muscle activity. *Journal of Neurophysiology*, 111(3), 675-93. doi: 10.1152/jn.00245.2013.
129. Muceli, S., Falla, D., & Farina, D. (2014). Reorganization of muscle synergies during multidirectional reaching in the horizontal plane with experimental muscle pain. *Journal of Neurophysiology*, 111(8), 1615-30. doi: 10.1152/jn.00147.2013.
130. Torres-Oviedo, G., & Ting, L.H. (2010). Subject-specific muscle synergies in human balance control are consistent across different biomechanical

contexts. *Journal of Neurophysiology*, 103(6): 3084-98. doi: 10.1152/jn.00960.2009.

131. Burdet, E., Osu, R., Franklin, D.W., Milner, T.E., & Kawato, M. (2001). The central nervous system stabilizes unstable dynamics by learning optimal impedance. *Nature*, 414(6862), 446-449. doi: 10.1038/35106566.

132. Burdet, E., Osu, R., Franklin, D.W., Yoshioka, T., Milner, T.E., & Kawato M. (2000). A method for measuring endpoint stiffness during multi-joint arm movements. *Journal of Biomechanics*, 33(12), 1705-1709. doi: 10.1016/S0021-9290(00)00142-1.

133. Flash, T., & Mussa-Ivaldi, F. (1990). Human arm stiffness characteristics during the maintenance of posture. *Experimental brain research*, 82(2), 315-326. doi: 10.1007/BF00231251.

134. Franklin, D.W., So, U., Kawato, M., & Milner, T.E. (2004). Impedance control balances stability with metabolically costly muscle activation. *Journal of Neurophysiology*, 92(5), 3097. doi: 10.1152/jn.00364.2004.

135. Franklin, D.W., Liaw, G., Milner, T.E., Osu, R., Burdet, E., & Kawato, M. (2007). Endpoint stiffness of the arm is directionally tuned to instability in the environment. *The Journal of Neuroscience*, 27(29),7705-7716. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0968-07.2007.

136. Hogan, N. (1984). Adaptive control of mechanical impedance by coactivation of antagonist muscles. *Automatic Control, IEEE Transactions on*, 29(8), 681-690. doi: 10.1109/TAC.1984.1103644.

137. Hogan, N. (1985). Impedance control-An approach to manipulation. I-Theory. II-Implementation. III-Applications. *ASME Transactions Journal of Dynamic Systems and Measurement Control B*, 107, 1-24. doi: 10.1115/1.3140702.

138. Hogan, N. (1985). The mechanics of multi-joint posture and movement control. *Biological cybernetics*, 52(5), 315-331. doi: 10.1007/BF00355754.

139. Hu, X., Murray, W.M., & Perreault, E.J. (2011). Muscle short-range stiffness can be used to estimate the endpoint stiffness of the human arm. *Journal of Neurophysiology*, 105(4), 1633-1641. doi: 10.1152/jn.00537.2010.

140. Kadiallah, A., Liaw, G., Kawato, M., Franklin, D. W., & Burdet, E. (2011). Impedance control is selectively tuned to multiple directions of movement. *Journal of neurophysiology*, *106*(5), 2737–2748. doi: 10.1152/jn.00079.2011

141. McIntyre, J., Mussa-Ivaldi, F.A., & Bizzi, E. (1996). The control of stable postures in the multijoint arm. *Experimental brain research*, *110*(2), 248-264. doi: 10.1007/BF00228556.

142. Milner, T.E. (2002). Contribution of geometry and joint stiffness to mechanical stability of the human arm. *Experimental brain research*, *143*(4), 515-519. doi: 10.1007/s00221-002-1049-1.

143. Mussa-Ivaldi, F.A., Hogan, N., & Bizzi, E. (1985). Neural, mechanical, and geometric factors subserving arm posture in humans. *The Journal of Neuroscience*, *5*(10), 2732-2743. doi: 10.1523/JNEUROSCI.05-10-02732.1985.

144. Perreault, E.J., Kirsch, R.F., & Crago, P.E. (2001). Effects of voluntary force generation on the elastic components of endpoint stiffness. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale*, *141*(3), 312. doi: 10.1007/s002210100880.

145. Perreault, E.J., Kirsch, R.F., & Crago, P.E. (2002). Voluntary control of static endpoint stiffness during force regulation tasks. *Journal of Neurophysiology*, *87*(6), 2808. doi: 10.1152/jn.2002.87.6.2808.

146. Stroeve, S. (1999). Impedance characteristics of a neuromusculoskeletal model of the human arm I. Posture control. *Biological cybernetics*, *81*(5), 475-494. doi: 10.1007/s004220050577.

147. Tee, K.P., Franklin, D.W., Kawato, M., Milner, T.E., & Burdet, E. (2010). Concurrent adaptation of force and impedance in the redundant muscle system. *Biological cybernetics*, *102*(1), 31-44. doi: 10.1007/s00422-009-0348-z.

148. Shin, D., Kim, J., & Koike, Y. (2009). A myokinetic arm model for estimating joint torque and stiffness from EMG signals during maintained posture. *Journal of Neurophysiology*, *101*(1), 387-401. doi: 10.1152/jn.00584.2007.

149. Osu, R., & Gomi, H. (1999). Multijoint muscle regulation mechanisms examined by measured human arm stiffness and EMG signals. *Journal of Neurophysiology*, *81*(4), 1458. doi: 10.1152/jn.1999.81.4.1458.
150. Gomi, H., & Osu, R. (1998). Task-dependent viscoelasticity of human multijoint arm and its spatial characteristics for interaction with environments. *The Journal of Neuroscience*, *18*(21), 8965–8978. doi: 10.1523/JNEUROSCI.18-21-08965.1998.
151. Darainy, M., Malfait, N., Gribble, P.L., Towhidkhal, F., & Ostry, D.J. (2004). Learning to control arm stiffness under static conditions. *Journal of Neurophysiology*, *92*(6), 3344. doi: 10.1152/jn.00596.2004.
152. Hu, X., Murray, W.M., & Perreault, E.J. (2012). Biomechanical constraints on the feedforward regulation of endpoint stiffness. *Journal of Neurophysiology*, *108*(8), 2083-2091. doi: 10.1152/jn.00330.2012.
153. Ciblak, N., & Lipkin, H. (1994). Asymmetric Cartesian stiffness for the modeling of compliant robotic systems. *Proc. ASME 23rd Biennial Mech. Conf., Des. Eng. Div.*, *72*, 197–204.
154. Ciblak, N., & Lipkin, H. (1999). Synthesis of Cartesian stiffness for robotic applications. *Robotics and Automation. Proceedings. IEEE International Conference on*, *3*, 2147–2152. doi: 10.1109/ROBOT.1999.770424.
155. Huang, S., & Schimmels, J.M. (2000). The bounds and realization of spatial compliances achieved with simple serial elastic mechanisms. *Robotics and Automation, IEEE Transactions on*, *16*(1), 99-103. doi: 10.1109/70.833197.
156. Kobayashi, H., Hyodo, K., & Ogane, D. (1998). On tendon-driven robotic mechanisms with redundant tendons. *The International Journal of Robotics Research*, *17*(5), 561. doi: 10.1177/027836499801700507.
157. Balasubramanian, R., & Matsuoka, Y. (2008). Biological stiffness control strategies for the anatomically correct testbed (ACT) hand. *In: Robotics and Automation. ICRA. IEEE International Conference on. IEEE*, 737-742. doi: 10.1109/ROBOT.2008.4543293.

158. Inouye, J.M., & Valero-Cuevas, F.J. (2016). Muscle synergies heavily influence the neural control of arm endpoint stiffness and energy consumption. *PLoS Comput Biol*, *12*(2), e1004737. doi: 10.1371/journal.pcbi.1004737.
159. Valero-Cuevas, F.J., Zajac, F.E., & Burgar, C.G. (1998). Large index-fingertip forces are produced by subject-independent patterns of muscle excitation. *Journal of Biomechanics*, *31*, 693-703. doi: 10.1016/S0021-9290(98)00082-7.
160. Valero-Cuevas, F.J. (2015). Fundamentals of Neuromechanics vol. 8 of Biosystems and Biorobotics Series. *Springer-Verlag, London*.
161. Valero-Cuevas, F.J., Cohn, B.A., Yngvason, H.F., & Lawrence, E.L. (2015). Exploring the high-dimensional structure of muscle redundancy via subject-specific and generic musculoskeletal models. *Journal of Biomechanics*, *48*(11), 2887-96. doi: 10.1016/j.jbiomech.2015.04.026.
162. Keenan, K., Santos, V., Venkadesan, M., & Valero-Cuevas, F. (2009). Maximal voluntary fingertip force production is not limited by movement speed in combined motion and force tasks. *Journal of Neuroscience*, *29*, 8784-8789. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0853-09.2009.
163. Casadio, M., Pressman, A., & Mussa-Ivaldi, F.A. (2015). Learning to push and learning to move: the adaptive control of contact forces. *Frontiers in Computational Neuroscience*, *9*, 118. doi: 10.3389/fncom.2015.00118.
164. Kutch, J.J., & Valero-Cuevas, F.J. (2011). Muscle redundancy does not imply robustness to muscle dysfunction. *Journal of biomechanics*, *44*(7), 1264-1270. doi: 10.1016/j.jbiomech.2011.02.014.
165. Sohn, M.H., McKay, J.L., & Ting, L.H. (2013). Defining feasible bounds on muscle activation in a redundant biomechanical task: practical implications of redundancy. *Journal of biomechanics*, *46*(7), 1363-1368. doi: 10.1016/j.jbiomech.2013.01.020.
166. Camhi, J.M. (1984). Neuroethology: nerve cells and the natural behavior of animals. *Sinauer Associates*. doi: 10.1002/neu.480160108.
167. Ewert, J. (1980). Neuroethology: an introduction to the neurophysiological fundamentals of behavior. *Springer-Verlag*.

168. Giszter, S., Patil, V., & Hart, C. (2007). Primitives, premotor drives, and pattern generation: a combined computational and neuroethological perspective. *Progress in brain research*, *165*, 323-346. doi: 10.1016/S0079-6123(06)65020-6.

169. Loeb, G.E. (2000). Overcomplete musculature or underspecified tasks? *Motor Control*, *4*(1), 81-83. doi:10.1123/mcj.4.1.81.

170. Selen, L.P., Franklin, D.W., & Wolpert, D.M. (2009). Impedance control reduces instability that arises from motor noise. *The Journal of Neuroscience*, *29*(40), 12606-12616. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2826-09.2009.

171. Prilutsky, B.I. (2000). Muscle coordination: the discussion continues. *Motor Control*, *4*(1), 97-116. doi: 10.1123/mcj.4.1.97.

172. Chao, E.Y., & An, K.N. (1978). Graphical interpretation of the solution to the redundant problem in biomechanics. *Journal of Biomechanical Engineering*, *100*, 159-67. doi: 10.1115/1.3426207.

173. Hultborn, H. (2006). Spinal reflexes, mechanisms and concepts from Eccles to Lundberg and beyond. *Progress in Neurobiology*. *78*(3), 215-232. doi: 10.1016/j.pneurobio.2006.04.001.

174. Sherrington, C.S. (1913). Reflex inhibition as a factor in the coordination of movements and postures. *Experimental Physiology*, *6*(3), 251-310. doi: 10.1113/expphysiol.1913.sp000142.

175. Zehr, E., & Stein, R. (1999). What functions do reflexes serve during human locomotion? *Progress in Neurobiology*, *58*(2), 185-205. doi: 10.1016/S0301-0082(98)00081-1.

176. Giszter, S.F. (2015). Motor primitives — new data and future questions. *Current opinion in neurobiology*, *33*, 156-165. doi: 10.1016/j.conb.2015.04.004.

177. Zajac, F.E. (1989). Muscle and tendon: properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control. *Critical Reviews in Biomedical Engineering*, *17*(4), 359-411.

178. Latash, M.L. (2012b). Elements of history. In: *Fundamentals of Motor Control*. Waltham, MA: Elsevier. doi:10.1016/B978-0-12-415956-3.00002-6.
179. Bernstein, N. (1996). *Dexterity and its Development*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
180. Profeta, V.L., & Turvey, M.T. (2017). Bernstein's levels of movement construction: a contemporary perspective. *Hum Mov Sci*, 57, 111-133. doi:10.1016/j.humov.2017.11.013.
181. Newell, K.M., & Vaillancourt, D.E. (2001). Dimensional change in motor learning. *Hum Mov Sci*, 20, 695-715. doi:10.1016/S0167-9457(01)00073-2.
182. Bernstein, N. (1967). *The Coordination and Regulation of Movements*. Oxford, UK: Pergamon.
183. Latash, M.L., Scholz, J.P., & Schöner, G. (2007). Toward a new theory of motor synergies. *Mot Contr*, 11, 276-308. doi:10.1123/mcj.11.3.276.
184. Tuller, B., Turvey, M.T., & Fitch, H.L. (1982). The Bernstein perspective: II. The concept of muscle linkage or coordinative structure. In: *Human Motor Behavior*, edited by Kelso, J., & Hillsdale, N.J. Erlbaum, 253-270.
185. Loeb, G.E. (2012). Optimal isn't good enough. *Biol Cybern*, 106, 757-765. doi:10.1007/s00422-012-0514-6.
186. Gelfand, I.M., & Tsetlin, M. (1966). On mathematical modelling of the mechanisms of the central nervous system. In: *Models of the structural-functional organisation of certain biological systems*, edited by Gelfand, I.M., Gurfinkel, V.S., Fomin, S.V., & Tsetlin, M. Moscow: Nauka, 9-26.
187. Macpherson, J.M. (1991). How flexible are muscle synergies? In: *Motor Control: Concepts and Issues*, edited by Humphrey, D.R., & Freund, H.J. New York: Wiley, 33-47.
188. Tresch, M.C., Saltiel, P., & Bizzi, E. (1999). The construction of movement by the spinal cord. *Nat Neurosci*, 2, 162-167. doi: 10.1038/5721.
189. Saltiel, P., Wyler-Duda, K., D'Avella, A., Tresch, M.C., & Bizzi, E. (2001). Muscle synergies encoded within the spinal cord: evidence from focal

intraspinal NMDA iontophoresis in the frog. *J Neurophysiol*, 85, 605-619. doi:10.1152/jn.2001.85.2.605.

190. Torres-Oviedo, G., & Ting, L.H. Subject-specific muscle synergies in human balance control are consistent across different biomechanical contexts. *J Neurophysiol*, 103, 3084-3098. doi:10.1152/jn.00960.2009.

191. Clarac, F., Massion, J., & Smith, A.M. (2009). Duchenne, Charcot and Babinski, three neurologists of La Salpêtrière Hospital, and their contribution to concepts of the central organization of motor synergy. *J Physiol Paris*, 103, 361-376. doi:10.1016/j.jphysparis.2009.09.001.

192. Vereijken, B., Van Emmerik, R.E.A., Bongaardt, R., Beek, W.J., & Newell, K.M. (1997). Changing coordinative structures in complex skill acquisition. *Hum Mov Sci*, 16, 823-844. doi:10.1016/S0167-9457(97)00021-3.

193. Wang, X., O'Dwyer, N., Halaki, M., & Smith, R. (2013b). Identifying coordinative structure using principal component analysis based on coherence derived from linear systems analysis. *J Mot Behav*, 45, 167-179. doi:10.1080/00222895.2013.770383.

194. Balasubramaniam, R., & Turvey, M.T. (2004). Coordination modes in the multisegmental dynamics of hula hooping. *Biol Cybern*, 90, 176-190. doi:10.1007/s00422-003-0460-4.

195. Clark, D.J., Ting, L.H., Zajac, F.E., Neptune, R.R., & Kautz, S.A. (2010). Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *J Neurophysiol*, 103, 844-857. doi:10.1152/jn.00825.2009.

196. Turvey, M.T. (2007). Action and perception at the level of synergies. *Hum Mov Sci*, 26, 657-697. doi:10.1016/j.humov.2007.04.002.

197. Sherrington, C.S. (1910). Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. *J Physiol*, 40, 28-121. doi:10.1113/jphysiol.1910.sp001362.

198. Grillner, S., & Wallén, P. (1985). Central pattern generators for locomotion, with special reference to vertebrates. *Annu Rev Neurosci*, *8*, 233-261. doi:10.1146/annurev.ne.08.030185.001313.
199. Giszter, S.F., Mussa-Ivaldi, & F.A., Bizzi, E. (1993). Convergent force fields organized in the frog's spinal cord. *J Neurosci*, *13*, 467-491. doi:10.1523/JNEUROSCI.13-02-00467.1993.
200. Saltiel, P., Tresch, M.C., & Bizzi, E. (1998). Spinal cord modular organization and rhythm generation: an NMDA iontophoretic study in the frog. *J Neurophysiol*, *80*, 2323-2339. doi:10.1152/jn.1998.80.5.2323.
201. Ting, L.H., & Macpherson, J.M. (2005). A limited set of muscle synergies for force control during a postural task. *J Neurophysiol*, *93*, 609-613. doi:10.1152/jn.00681.2004.
202. Lemay, M.A., & Grill, W.M. (2004). Modularity of motor output evoked by intraspinal microstimulation in cats. *J Neurophysiol*, *91*, 502-514. doi:10.1152/jn.00235.2003.
203. d'Avella, A., Giese, M., Ivanenko, Y.P., Schack, T., & Flash, T. (2015). Editorial: Modularity in motor control: from muscle synergies to cognitive action representation. *Front Comput Neurosci*, *9*, 126. doi:10.3389/fncom.2015.00126.
204. Feldman, A.G. (1986). Once more on the equilibrium-point hypothesis (λ -model) for motor control. *Journal of Motor Behavior*, *18*, 17-54. doi: 10.1080/00222895.1986.10735369.
205. Feldman, A.G., & Latash, M.L. (2005). Testing hypotheses and the advancement of science: recent attempts to falsify the equilibrium point hypothesis. *Exp Brain Res*, *161*(1), 91-103. doi: 10.1007/s00221-004-2049-0.
206. Latash, M.L. (2010). Motor Synergies and the Equilibrium-Point Hypothesis. *Motor Control*, *14*(3), 294-322. doi: 10.1123/mcj.14.3.294.
207. Latash, M.L., & Gottlieb, G.L. (1991). Reconstruction of shifting elbow joint compliant characteristics during fast and slow movements. *Neuroscience*, *43*(2-3), 697-712. doi: 10.1016/0306-4522(91)90328-1.

208. Latash, M.L. (1992). Virtual trajectories, joint stiffness, and changes in the limb natural frequency during single-joint oscillatory movements. *Neuroscience*, 49(1), 209-20. doi: 10.1016/0306-4522(92)90089-k.
209. Gribble, P.L., Ostry, D.J., Sanguineti, & V., Laboissière, R. (1998). Are complex control signals required for human arm movement? *J Neurophysiol*, 79(3), 1409-24. doi: 10.1152/jn.1998.79.3.1409.
210. Gelfand, I.M., & Latash, M.L. On the problem of adequate language in motor control. *Motor Control*, 2(4), 306-13. doi: 10.1123/mcj.2.4.306.
211. Bernstein, N.A. (1967). The co-ordination and regulation of movements. *Pergamon Press; Oxford*.
212. Gelfand, I.M., & Latash, M.L. (2002). On the problem of adequate language in biology. In: Latash, M.L., editor. Progress in Motor Control. vol. 2: structure-function relations in voluntary movement. *Human Kinetics; Urbana, IL*, 209-228.
213. Schöner, G. (1995). Recent developments and problems in human movement science and their conceptual implications. *Ecological Psychology*, 8, 291-314. doi: 10.1207/s15326969eco0704_5.
214. Scholz, J.P., & Schöner, G. (1999). The uncontrolled manifold concept: identifying control variables for a functional task. *Exp Brain Res*, 126(3), 289-306. doi: 10.1007/s002210050738.
215. Latash, M.L., Scholz, J.P., & Schöner, G. (2002). Motor control strategies revealed in the structure of motor variability. *Exerc Sport Sci Rev*, 30(1), 26-31. doi: 10.1097/00003677-200201000-00006.
216. Demers, D., & Kreutz-Delgado, K. (1996). Canonical parameterization of excess motor degrees of freedom with self-organizing maps. *IEEE Trans Neural Netw*, 7(1), 43-55. doi: 10.1109/72.478391.
217. Laboissière, R., Ostry, D.J., & Feldman, A.G. (1996). The control of multi-muscle systems: human jaw and hyoid movements. *Biol Cybern*, 74(4), 373-84. doi: 10.1007/BF00194930.

218. Scholz, J.P., Schöner, G., & Latash, M.L. (2000). Identifying the control structure of multijoint coordination during pistol shooting. *Exp Brain Res*, 135(3), 382-404. doi: 10.1007/s002210000540.
219. Gorniak, S.L., Zatsiorsky, V.M., & Latash, M.L. (2007). Hierarchies of synergies: an example of two-hand, multi-finger tasks. *Exp Brain Res*, 179(2), 167-80. doi: 10.1007/s00221-006-0777-z.
220. Zhang, W., Scholz, J.P., Zatsiorsky, V.M., & Latash, M.L. (2008). What do synergies do? Effects of secondary constraints on multidigit synergies in accurate force-production tasks. *J Neurophysiol*, 99(2), 500-13. doi: 10.1152/jn.01029.2007.
221. Yang, J.F., Scholz, J.P., & Latash, M.L. (2007). The role of kinematic redundancy in adaptation of reaching. *Exp Brain Res*, 176(1), 54-69. doi: 10.1007/s00221-006-0602-8.
222. de Freitas, S.M., Scholz, J.P., & Stehman, A.J. (2007). Effect of motor planning on use of motor abundance. *Neurosci Lett*, 417(1), 66-71. doi: 10.1016/j.neulet.2007.02.037.
223. Freitas, S.M., & Scholz, J.P. (2009). Does hand dominance affect the use of motor abundance when reaching to uncertain targets? *Hum Mov Sci*, 28(2), 169-90. doi: 10.1016/j.humov.2009.01.003.
224. Gritsenko, V., Hardesty, R.L., Boots, M.T., & Yakovenko, S. (2016). Biomechanical constraints underlying motor primitives derived from the musculoskeletal anatomy of the human arm. *PLoS ONE*, 11, 1-18. doi: 10.1371/journal.pone.0164050.
225. Yakovenko, S. (2011). A hierarchical perspective on rhythm generation for locomotor control. *Prog. Brain Res*, 188, 151-166. doi: 10.1016/B978-0-444-53825-3.00015-2.
226. Prochazka, A., & Yakovenko, S. (2007). The neuromechanical tuning hypothesis. In: Cisek, P., Drew, T., & Kalaska, J.F., editors. *Progress in Brain Research*. Amsterdam: Elsevier, 255-265. doi: 10.1016/S0079-6123(06)65016-4.

227. Nishikawa, K., et al. (2007). Neuromechanics: An integrative approach for understanding motor control. *Integr. Comp. Biol*, 47, 16-54. doi: 10.1093/icb/icm024.
228. Taga, G., Yamaguchi, Y., Shimizu, H. (1991). Self-organized control of bipedal locomotion by neural oscillators in unpredictable environment. *Biol. Cybern*, 65, 147-159. doi: 10.1007/BF00198086.
229. Schöner, G., & Kelso, J.A. (1988). Dynamic pattern generation in behavioral and neural systems. *Science (New York, NY)*, 239, 1513-1520. doi: 10.1126/science.3281253.
230. Ting, L.H., et al. (2015). Neuromechanical principles underlying movement modularity and their implications for rehabilitation. *Neuron*, 86, 38-54. doi: 10.1016/j.neuron.2015.02.042.
231. Thoroughman, K.A., & Shadmehr, R. (1999). Electromyographic correlates of learning an internal model of reaching movements. *J. Neurosci*, 19, 8573-8588. doi: 10.1523/JNEUROSCI.19-19-08573.1999.
232. Darainy, M., & Ostry, D.J. (2008). Muscle cocontraction following dynamics learning. *Exp. Brain Res*, 190, 153-163. doi: 10.1007/s00221-008-1457-y.
233. Damm, L., & McIntyre, J. (2008). Physiological basis of limb-impedance modulation during free and constrained movements. *J. Neurophysiol*, 100, 2577-2588. doi: 10.1152/jn.90471.2008.
234. De Serres, S.J., & Milner, T.E. (1991). Wrist muscle activation patterns and stiffness associated with stable and unstable mechanical loads. *Exp. Brain Res*, 86, 451-458. doi: 10.1007/BF00228972.
235. Wong, J., Wilson, E.T., Malfait, N., & Gribble, P.L. (2009). Limb stiffness is modulated with spatial accuracy requirements during movement in the absence of destabilizing forces. *J. Neurophysiol*, 101, 1542-1549. doi: 10.1152/jn.91188.2008.
236. Milner, T.E., & Franklin, D.W. (2005). Impedance control and internal model use during the initial stage of adaptation to novel dynamics in humans: Initial

stage of motor adaptation. *J. Physiol*, 567, 651-664. doi: 10.1113/jphysiol.2005.090449.

237. Angel, M.J., Guertin, P., Jiménez, I., & McCrea, D.A. (1996). Group I extensor afferents evoke disynaptic EPSPs in cat hindlimb extensor motoneurons during fictive locomotion. *J. Physiol. (Lond.)*, 494(Pt 3), 851-861. doi: 10.1113/jphysiol.1996.sp021538.

238. Hongo, T., Jankowska, E., & Lundberg, A. (1966). Convergence of excitatory and inhibitory action on interneurons in the lumbosacral cord. *Exp. Brain Res*, 1, 338-358. doi: 10.1007/BF00237706.

239. Lundberg, A. (1969). Convergence of excitatory and inhibitory action on interneurons in the spinal cord. *UCLA Forum Med. Sci*, 11, 231-265.

240. Boyd, I.A. (1985). *The Muscle Spindle*. Stockton: PR Agency.

241. Matthews, P.B.C. (1959). A study of certain factors influencing the stretch reflex of the decerebrate cat. *J. Physiol*, 147, 547-564. doi: 10.1113/jphysiol.1959.sp006261.

242. Prochazka, A. (2011). Proprioceptive feedback and movement regulation. In: Terjung, R., editor. *Comprehensive Physiology*. Hoboken: Wiley. doi: 10.1002/cphy.cp120103.

243. Macefield, V.G., & Knellwolf, T.P. (2018). Functional properties of human muscle spindles. *J. Neurophysiol*, 120, 452-467. doi: 10.1152/jn.00071.2018.

244. Prochazka, A., Hulliger, M., & Zangger, P. (1985). 'Fusimotor set': New evidence for α -independent control of γ -motoneurons during movement in the awake cat. *Brain Res*, 339, 136-140. doi: 10.1016/0006-8993(85)90632-8.

245. Prochazka, A. (1986). Proprioception during voluntary movement. *Can. J. Physiol. Pharmacol*, 64, 499-504. doi: 10.1139/y86-081.

246. Granit, R. (1970). *The basis of motor control: integrating the activity of muscles alpha and gamma motoneurons and their leading control systems*. Cambridge: Academic Press.

247. Hagbarth, K.E. (1993). Microneurography and applications to issues of motor control: Fifth Annual Stuart Reiner Memorial Lecture. *Muscle Nerve*, *16*, 693-705. doi: 10.1002/mus.880160702.

248. Kakuda, N., Miwa, T., & Nagaoka, M. (1998). Coupling between single muscle spindle afferent and EMG in human wrist extensor muscles: Physiological evidence of skeletofusimotor (beta) innervation. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol*, *109*, 360-363. doi: 10.1016/s0924-980x(98)00030-7.

249. Hardesty, R.L., Boots, M.T., Yakovenko, S., & Gritsenko, V. (2020). Computational evidence for nonlinear feedforward modulation of fusimotor drive to antagonistic co-contracting muscles. *Sci Rep*, *10*(1), 10625. doi: 10.1038/s41598-020-67403-w.

250. Liu, J.Z., Shan, Z.Y., Zhang, L.D. et al. (2003). Human brain activation during sustained and intermittent submaximal fatigue muscle contractions: an fMRI study. *J Neurophysiol*, *90*, 300-312. doi.org/10.1152/jn.00821.2002.

251. Gandevia, S.C. (2001). Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol Rev*, *81*, 1725-1789. doi: 10.1152/physrev.2001.81.4.1725.

252. Hodgson, M., Docherty, D., & Robbins, D. (2005). Post-activation potentiation: underlying physiology and implications for motor performance. *Sport Med*, *35*(7), 585-595. doi: 10.2165/00007256-200535070-00004.

253. Petersen, N.C., Butler, J.E., Taylor, J.L., & Gandevia, S.C. (2010). Probing the corticospinal link between the motor cortex and motoneurons: some neglected aspects of human motor cortical function. *Acta Physiol*, *198*, 403-416. doi.org/10.1111/j.1748-1716.2009.02066.x.

254. Proske, U.W.E., Morgan, L., Gregory, J.E., & Proske, U. (1993). Thixotropy in skeletal muscle and in muscle spindles: a review. *Prog Neurobiol*, *41*(6), 705-21. doi: 10.1016/0301-0082(93)90032-n.

255. Proske, U., Tsay, A., & Allen, T. (2014). Muscle thixotropy as a tool in the study of proprioception. *Exp Brain Res*, *232*, 3397-3412. doi: 10.1007/s00221-014-4088-5.

256. Wood, S.A., Gregory, J.E., & Proske, U. (1996). The influence of muscle spindle discharge on the human H reflex and the monosynaptic reflex in the cat. *J Physiol*, *497*, 279-290. doi: 10.1113/jphysiol.1996.sp021767.
257. Clark, F.J., Burgess, R.C., Chapin, J.W., & Lipscomb, W.T. (1985). Role of intramuscular receptors in the awareness of limb position. *J Neurophysiol*, *54*, 1529-1540. doi: 10.1152/jn.1985.54.6.1529.
258. Tsay, A., Savage, G., Allen, T.J., & Proske, U. (2014). Limb position sense, proprioceptive drift and muscle thixotropy at the human elbow joint. *J Physiol*, *592*, 2679-2794. doi: 10.1113/jphysiol.2013.269365.
259. Tsay, A., Allen, T.J., & Proske, U. (2015). Position sense at the human forearm after conditioning elbow muscles with isometric contractions. *Exp Brain Res*, *233*, 2635-2643. doi: 10.1007/s00221-015-4334-5.
260. De Havas, J., Gomi, H., & Haggard, P. (2017). Experimental investigations of control principles of involuntary movement: a comprehensive review of the Kohnstamm phenomenon. *Exp Brain Res*, *235*, 1953-1997. doi: 10.1007/s00221-017-4950-3.
261. Hagbarth, K.E., & Nordin, M. (1998). Postural after-contractions in man attributed to muscle spindle thixotropy. *J Physiol*, *506*, 875-883. doi: 10.1111/j.1469-7793.1998.875bv.x.
262. Stuart, M., Butler, J. E., Collins, D. F., Taylor, J. L., & Gandevia, S. C. (2002). The history of contraction of the wrist flexors can change cortical excitability. *The Journal of physiology*, *545*(3), 731-737. doi: 10.1113/jphysiol.2002.032854.
263. Luu, B.L., Day, B.L., Cole, J.D., & Fitzpatrick, R.C. (2011). The fusimotor and reafferent origin of the sense of force and weight. *J Physiol*, *589*, 3135-3147. doi: 10.1113/jphysiol.2011.208447.
264. Jahnke, M.T., Proske, U., & Struppler, A. (1989). Measurements of muscle stiffness, the electromyogram and activity in single muscle spindles of human flexor muscles following conditioning by passive stretch or contraction. *Brain Res*, *493*, 103-112. doi: 10.1016/0006-8993(89)91004-4.

265. Gregory, J. E., Wise, A. K., Wood, S. A., Prochazka, A., & Proske, U. (1998). Muscle history, fusimotor activity and the human stretch reflex. *The Journal of physiology*, *513*(Pt 3), 927-934. doi: 10.1111/j.1469-7793.1998.927ba.x.
266. Allen, T.J., Ansems, G.E., & Proske, U. (2008). Evidence from proprioception of fusimotor coactivation during voluntary contractions in humans. *Exp Physiol*, *93*, 391-398. doi: 10.1113/expphysiol.2007.040741.
267. Christensen, M.S., Lundbye-Jensen, J., Geertsen, S.S. et al (2007). Premotor cortex modulates somatosensory cortex during voluntary movements without proprioceptive feedback. *Nat Neurosci*, *10*, 417-419. doi: 10.1038/nn1873.
268. Carson, R.G., Riek, S., & Shahbazzpour, N. (2002). Central and peripheral mediation of human force sensation following eccentric or concentric contractions. *J Physiol*, *539*, 913-925. doi: 10.1013/jphysiol.2001.013385.
269. Weerakkody, N., Percival, P., Morgan, D.L. et al (2003). Matching different levels of isometric torque in elbow flexor muscles after eccentric exercise. *Exp Brain Res*, *149*, 141-150. doi: 10.1007/s00221-002-1341-0.
270. Simon, A.M., Kelly, B.M., & Ferris, D.P. (2009). Sense of effort determines lower limb force production during dynamic movement in individuals with poststroke hemiparesis. *Neurorehabil Neural Repair*, *23*, 811-818. doi: 10.1177/1545968308331163.
271. Brooks, J., Allen, T.J., & Proske, U. (2013). The senses of force and heaviness at the human elbow joint. *Exp Brain Res*, *226*, 617-629. doi: 10.1007/s00221-013-3476-6.
272. Partridge, L. D. (1965). Modifications of neural output signals by muscles: a frequency response study. *Journal of applied physiology*, *20*, 150-156. doi: 10.1152/jappl.1965.20.1.150
273. Podolsky, R.J. (1960). Kinetics of muscular contraction: the approach to the steady state. *Nature (Gr. Brit.)*, *188*(6), 666-668. doi: 10.1038/188666a0.
274. Civan, M.M., & Podolsky, R.J. (1966). Contraction kinetics of striated muscle fibres following quick changes in load. *J. Physiol. (Gr. Brit.)*, *184*(3), 511-534. doi: 10.1113/jphysiol.1966.sp007929.

275. Huxley, A.F., & Simmons, R.M. (1970). Rapid "give" and the tension "shoulder" in the relaxation of frog muscle fibres. *J. Physiol. (Gr. Brit.)*, 270(1), 32-33.
276. Huxley, A.F., & Simmons, R.M. (1971). Proposed mechanism of force generation in striated muscle. *Nature*, 233(5321), 533-538. doi: 10.1038/233533a0.
277. Heintz, P., Kuhn, H. J., & Ruegg, J.C. (1974). Tension responses to quick length changes of glycerinated skeletal muscle fibers from the frog and tortoise. *J. Physiol. (Gr. Brit.)*, 237(2), 243-258. doi: 10.1113/jphysiol.1974.sp010480.
278. Kuhn, H.J., Bletz, C., Guth, K., & Ruegg, J.C. (1985). The effect of MgATP on forming and breaking actin-myosin linkage in contracted skinned insect flight muscle fibres. *J. Muscle Res. Cell Motility*, 6(1), 5-27. doi: 10.1007/BF00712308.
279. Stein, R.B., & Parmiggiani, F. (1981). Nonlinear summation of contractions in cat muscles. *J. Gen. Physiol*, 78(3), 277-293. doi: 10.1085/jgp.78.3.295.
280. Standaert, F.G. (1964). The mechanisms of post-tetanic potentiation in cat soleus and gastrocnemius muscles. *J. Gen. Physiol*, 47, 987-1001. doi: 10.1085/jgp.47.5.987.
281. Close, R.I., & Hoh, J.F.Y. (1968). The after-effects of repetitive stimulation on the isometric twitch contraction of rat fast skeletal muscle. *J. Physiol. (Gr. Brit.)*, 197(4), 461-477. doi: 10.1113/jphysiol.1968.sp008570.
282. Desmedt, J.E., & Hainaut, K. (1968). Kinetics of myofilament activation in potentiated contraction: staircase phenomenon in human skeletal muscle. *Nature*, 217(5128), 529-532. doi: 10.1038/217529a0. PMID: 5641104.
283. Rosenfalck, P. (1968). Staircase phenomenon of human muscle: Relation to the active state. *Nature*, 218(6), 958-959. doi: 10.1038/218958a0.
284. Гурфинкель, В.С., Левик, Ю.С. (1985). Скелетная мышца: структура и функция. М.: Наука, 143.

285. Buchthal, F., & Kaizer, E. (1951). The rheology of the cross-striated muscle fibre with special reference to isotonic conditions. *Dan. Biol. Med*, 21(7), 5-307.
286. Reichel, H., Bleichert, A., & Wagner, R. (1957). Der Einfluss der Innervation auf die mechanischen Eigenschaften des Froschkenlettmuskels. *Z. Biol*, 109(3), 474-480.
287. Roberts, T.D.M. (1963). Rhythmic excitation of a stretch reflex, revealing: a) hysteresis and b) difference between the responses to pulling and to stretching. *Quart J. Exp. Physiol*, 48(4), 328-345. doi: 10.1113/expphysiol.1963.sp001676.
288. Roberts, T.D.M. (1967). Neurophysiology of postural mechanisms. *London: Butterworths*, 426.
289. Partridge, L.D., & Glasser, G.H. (1960). Adaptation is regulation of movement and posture. A study of stretch responses in spastic animals. *J. Neurophysiol*, 23(2), 257-268. doi: 10.1152/jn.1960.23.3.257.
290. Rack, P.M.H. (1966). The behaviour of a mammalian muscle during sinusoidal stretching. *J. Physiol. (Gr. Brit)*, 183(1), 114. doi: 10.1113/jphysiol.1966.sp007848.
291. Grillner, S. (1972). The role of muscle stiffness in meeting the changing postural and locomotor requirements for force development by ankle extensors. *Acta physiol, scand*, 86(1), 92-108. doi: 10.1111/j.1748-1716.1972.tb00227.x.
292. Rack, P. M., & Westbury, D. R. (1974). The short range stiffness of active mammalian muscle and its effect on mechanical properties. *The Journal of physiology*, 240(2), 331–350. doi: 10.1113/jphysiol.1974.sp010613.
293. Machin, K.E., & Pringle, J.W.S. (1959). The physiology of insect fibrillar muscle - II Mechanical properties of a beetle flight muscle. *Proc. Roy. Soc. London*, 151(943), 204-225. doi: 10.1098/rspb.1959.0060.
294. Talbot, S.A., & Gessner, U. (1973). System physiology. *New York, London, Sydney, Toronto: John Wiley and Sons*, 511.

295. Abbot, B.C., Aubert, X.M. (1952). The force exerted by active striated muscle during and after change of length. *J. Physiol. (Gr. Brit.)*, 117(1), 77-86.

296. Pollack, J.H. (1983). The cross-bridge theory. *Physiol. Rev*, 63(5), 1049-1113. doi: 10.1152/physrev.1983.63.3.1049.

297. Попов, Е.П. (1979). Теория нелинейных систем автоматического регулирования и управления. М.: Наука, 255.

298. Stein, R.B. (1974). Peripheral control of movement. *Physiol. Rev*, 51(1), 215-243. doi: 10.1152/physrev.1974.54.1.215.

299. 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.)*, 353, 265-285. doi: 10.1113/jphysiol.1984.sp015335.

300. Taylor, S.R., & Rudel, R. (1970). Striated muscle fibers: Inactivation of contraction induced by shortening. *Science*, 167(9), 882-884. doi: 10.1126/science.167.3919.882.

301. Edman, K. A., Elzinga, G., & Noble, M. I. (1978). Enhancement of mechanical performance by stretch during tetanic contractions of vertebrate skeletal muscle fibres. *The Journal of physiology*, 281, 139–155. doi: 10.1113/jphysiol.1978.sp012413.

302. Edman, K. A., & Tsuchiya, T. (1996). Strain of passive elements during force enhancement by stretch in frog muscle fibres. *The Journal of physiology*, 490(Pt 1), 191-205. doi: 10.1113/jphysiol.1996.sp021135.

303. Edman, K. A. P. (1975). Mechanical deactivation induced by active shortening in isolated muscle fibres of the frog. *J. Physiol. (Gr. Brit.)*, 246(1), 255-275. doi: 10.1113/jphysiol.1975.sp010889.

304. Huxley, A. F. (1974). Muscular contraction. *The Journal of physiology*, 243(1), 1-43.

305. Kostyukov, A. I., Hellström, F., Korchak, O. E., Radovanovic, S., Ljubisavljevic, M., Windhorst, U., & Johansson, H. (2000). Fatigue effects in the cat gastrocnemius during frequency-modulated efferent stimulation. *Neuroscience*, 97(4), 789-799. doi: 10.1016/s0306-4522(00)00066-x.

306. Kostyukov, A. I., Day, S., Hellström, F., Radovanovic, S., Ljubisavljevic, M., Windhorst, U., & Johansson, H. (2000). Fatigue-related changes in electromyogram activity of the cat gastrocnemius during frequency-modulated efferent stimulation. *Neuroscience*, *97*(4), 801-809. doi: 10.1016/s0306-4522(00)00064-6.

307. Kostyukov, A. I., Kalezic, I., Serenko, S. G., Ljubisavljevic, M., Windhorst, U., & Johansson, H. (2002). Spreading of fatigue-related effects from active to inactive parts in the medial gastrocnemius muscle of the cat. *European journal of applied physiology*, *86*(4), 295-307. doi: 10.1007/s00421-001-0550-8.

308. Kalezic, I., Bugaychenko, L. A., Kostyukov, A. I., Pilyavskii, A. I., Ljubisavljevic, M., Windhorst, U., & Johansson, H. (2004). Fatigue-related depression of the feline monosynaptic gastrocnemius-soleus reflex. *The Journal of physiology*, *556*(Pt 1), 283-296. doi: 10.1113/jphysiol.2003.053249.

309. Kostyukov, A. I. (1987). Muscle dynamics: dependence of muscle length on changes in external load. *Biological cybernetics*, *56*(5-6), 375-387. doi: 10.1007/BF00319517.

310. Костюков, А.И. (1991). Нелинейные свойства мышечного сокращения и их влияние на динамику двигательной системы. *Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - К.*, 30.

311. Костюков, А.И., Корнеев, В.В., Иванов, А.Э. (1986). Неоднозначность установления равновесной длины активной мышцы. *Нейрофизиология*, *18*(4), 561-563.

312. Konrad P. (2006). The ABC of EMG: a practical introduction to kinesiological electromyography. *Scottsdale, Az:Noraxon Inc.USA*, 61.

313. Gorkovenko, A. V. (2009). Methods of analysis of central motor commands related to realization of two-joint arm movements in humans. *Neurophysiology*, *41*, 51-53. doi: 10.1007/s11062-009-9076-1.

314. Gorkovenko, A. V. (2018). Theoretical analysis of the peculiarities of motor control at generation of two-joint isometric efforts by the human upper limb. *Neurophysiology*, *50*, 309-321. doi: 10.1007/s11062-018-9753-z.

315. Vereshchaka, I. V., Pilewska, W., Zasada, M., & Kostyukov, A. I. (2018b). Three-dimensional representation of equilibrium joint torques in two-joint movements of the upper limb. *Neurophysiology*, *50*, 475-488. doi: 10.1007/s11062-019-09780-1.
316. Kostyukov, A. I., & Tomiak, T. (2018). The Force Generation in a Two-Joint Arm Model: Analysis of the Joint Torques in the Working Space. *Frontiers in neurorobotics*, *12*, 77. doi: 10.3389/fnbot.2018.00077.
317. Garner, B. A., & Pandy, M. G. (2000). The obstacle-set method for representing muscle paths in musculoskeletal models. *Comput. Methods Biomech. Biomed. Engin*, *3*, 1-30. doi: 10.1080/10255840008915251.
318. Vereshchaka, I.V., & Gorkovenko, A.V. (2011). Central activation of the upper limb muscles in humans related to creation of an isometric effort: dependence on the position of the point of force application within the operational space. *Neurophysiology*, *43*(3), 248-250. doi: 10.1007/s11062-011-9212-6.
319. Vereshchaka, I.V., Gorkovenko, A.V., & Khorevin, V.I. (2011). Peculiarities of activation of the shoulder belt and shoulder muscles in generation of different-direction isometric efforts by the forearm. *Neurophysiology*, *42*(4), 265-275. doi: 10.1007/s11062-011-9159-7.
320. Gorkovenko, A.V., Tal'nov, A.N., Korneev, V.V. *et al.* (2009). Peculiarities of Activation of Muscles of the Shoulder Belt in Voluntary Two-Joint Movements of the Upper Limb. *Neurophysiology*, *41*, 43-50. doi: 10.1007/s11062-009-9075-2.
321. Debicki, D.B., & Gribble, P.L. (2005). Persistence of inter-joint coupling during single-joint elbow flexions after shoulder fixation. *Exp Brain Res*, *163*, 252-257. doi: 10.1007/s00221-005-2229-6.
322. Sinel'nikov, R.D. (1963). Atlas of Human Anatomy. *2nd ed. Moskow: State Publishing House of the medical literature.*
323. Tonkov, V.N. (1962). Normal human anatomy. *6th ed. Leningrad: Medgiz.*

324. Peat, M. (1986). Functional anatomy of the shoulder complex. *Phys Ther*, 66, 1855-1865. doi: 10.1093/ptj/66.12.1855.
325. Escamilla, R.F., Yamashiro, K., Paulos, L., & Andrews, J.R. (2009). Shoulder muscle activity and function in common shoulder rehabilitation exercises. *Sports Med*, 39, 663-685. doi: 10.2165/00007256-200939080-00004.
326. Roh, J., Rymer, W.Z., & Beer, R.F. (2012). Robustness of muscle synergies underlying three-dimensional force generation at the hand in healthy humans. *J Neurophysiol*, 107, 2123-2142. doi: 10.1152/jn.00173.2011.
327. Roh, J., Rymer, W.Z., Perreault, E.J., Yoo, S.B., & Beer, R.F. (2013). Alterations in upper limb muscle synergy structure in chronic stroke survivors. *Neurophysiol*, 109, 768-781. doi: 10.1152/jn.00670.2012.
328. Kostyukov, A.I. (2007). Dynamic properties of the mammalian motor control system. *1st ed. Kiev: FADA, LTD.*
329. Gribble, P. L., & Ostry, D. J. (1998). Independent coactivation of shoulder and elbow muscles. *Experimental brain research*, 123(3), 355-360. doi: 10.1007/s002210050580.
330. Верещака, И. В., Горковенко, А. В., Хоревин, В. И. и др. (2010). Особенности активации мышц плечевого пояса и плеча при “двухсуставном” создании предплечьем изометрических усилий различного направления. *Нейрофизиология/Neurophysiology*, 42(4), 316-328.
331. Верещака, И. В. (2010). Активация мышц плечевого пояса и плеча человека при различных скоростях развития предплечьем “двухсуставных” изометрических усилий. *Нейрофизиология/Neurophysiology*, 42(6), 500-509.
332. Верещака, И. В., & Горковенко, А. В. (2011). Центральная активация мышц руки человека при создании предплечьем изометрического усилия: зависимость от положения точки приложения силы в операционном пространстве. *Нейрофизиология/Neurophysiology*, 43(3), 281-283.
333. Верещака, И. В., & Горковенко, А. В. (2012). Суперпозиція моторних команд у перебігу створення “двосуглобових” статичних зусиль м’язами руки людини. *Фізіол. журн.*, 58(1), 41-50.

334. Gorkovenko, A. V., Sawczyn, S., Bulgakova, N. V., Jaszur-Nowicki, J., Mishchenko, V. S., & Kostyukov, A. I. (2012). Muscle agonist-antagonist interactions in an experimental joint model. *Experimental brain research*, 222(4), 399-414. doi: 10.1007/s00221-012-3227-0.

335. Flash, T., Meirovitch, Y., & Barliya, A. (2013). Models of human movement: Trajectory planning and inverse kinematics studies. *Robot. Auton. Syst.*, 61(4), 330-339. doi: 10.1016/j.robot.2012.09.020.

336. van Bolhuis, B. M., & Gielen, C. C. (1999). A comparison of models explaining muscle activation patterns for isometric contractions. *Biological cybernetics*, 81(3), 249-261. doi: 10.1007/s004220050560.

337. Zatsiorsky, V. M., & Latash, M. L. (2008). Multifinger prehension: an overview. *Journal of motor behavior*, 40(5), 446-476. doi: 10.3200/JMBR.40.5.446-476.

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

339. Kutch, J. J., Kuo, A. D., & Rymer, W. Z. (2010). Extraction of individual muscle mechanical action from endpoint force. *Journal of neurophysiology*, 103(6), 3535-3546. doi: 10.1152/jn.00956.2009.

340. Kuo, A. D. (1994). A mechanical analysis of force distribution between redundant, multiple degree-of-freedom actuators in the human: Implications for the central nervous system. *Human Mov. Sci.*, 13(5), 635-663. doi: 10.1016/0167-9457(94)90010-8.

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

342. Hasson, C. J., Caldwell, G. E., & van Emmerik, R. E. (2008). Changes in muscle and joint coordination in learning to direct forces. *Human movement science*, 27(4), 590-609. doi: 10.1016/j.humov.2008.02.015.

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

344. van Bolhuis, B. M., Medendorp, W. P., & Gielen, C. C. (1997). Motor unit firing behavior in human arm flexor muscles during sinusoidal isometric contractions and movements. *Experimental brain research*, 117(1), 120-130. doi: 10.1007/s002210050205.

345. Pasquet, B., Carpentier, A., & Duchateau, J. (2006). Specific modulation of motor unit discharge for a similar change in fascicle length during shortening and lengthening contractions in humans. *The Journal of physiology*, 577(Pt 2), 753-765. doi: 10.1113/jphysiol.2006.117986.

346. Duchateau, J., & Enoka, R. M. (2008). Neural control of shortening and lengthening contractions: influence of task constraints. *The Journal of physiology*, 586(24), 5853-5864. doi: 10.1113/jphysiol.2008.160747.

347. Kallio, J., Sogaard, K., Avela, J., Komi, P. V., Selänne, H., & Linnamo, V. (2013). Motor unit firing behaviour of soleus muscle in isometric and dynamic contractions. *PloS one*, 8(2), e53425. doi: 10.1371/journal.pone.0053425.

348. Gorkovenko, A. V., Legedza, O. V., Vereschaka, I. V., Dornowski, M., & Kostyukov A. I. (2015). Hysteresis properties of EMG activity of the shoulder belt and shoulder muscles at the development of isometric efforts by the human arm. *Neurophysiology*, 47(1), 61-70. doi: 10.1007/s11062-015-9516-z.

349. 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), 226-231. doi: 10.1007/s11062-017-9667-1.

350. Gillard, D. M., Yakovenko, S., Cameron, T., & Prochazka, A. (2000). Isometric muscle length-tension curves do not predict angle-torque curves of human

wrist in continuous active movements. *Journal of biomechanics*, 33(11), 1341-1348. doi: 10.1016/s0021-9290(00)00127-5.

351. Walcott, S., & Sun, S. X. (2009). Hysteresis in cross-bridge models of muscle. *Phys. Chem. Chem. Phys.*, 11(24), 4871-4881. doi: 10.1039/B900551J.

352. Tomiak, T., Abramovych, T. I., Gorkovenko, A. V., Vereshchaka, I. V., Mishchenko, V. S., Dornowski, M., & Kostyukov, A. I. (2016). The Movement- and Load-Dependent Differences in the EMG Patterns of the Human Arm Muscles during Two-Joint Movements (A Preliminary Study). *Frontiers in physiology*, 7, 218. doi: 10.3389/fphys.2016.00218.

353. Tomiak, T., Gorkovenko, A. V., Tal'nov, A. N., Abramovych, T. I., Mishchenko, V. S., Vereshchaka, I. V., & Kostyukov, A. I. (2015). The Averaged EMGs Recorded from the Arm Muscles During Bimanual "Rowing" Movements. *Frontiers in physiology*, 6, 349. doi: 10.3389/fphys.2015.00349.

354. Lehedza, A. V., Gorkovenko, A. V., Vereshchaka, I. V., Dornowski, M., & Kostyukov, A. I. (2015). Comparative analysis of electromyographic muscle activity of the human hand during cyclic turns of isometric effort vector of wrist in opposite directions. *Fiziolohichniy zhurnal (Kiev, Ukraine : 1994)*, 61(2), 3-14. doi: 10.15407/fz61.02.003.

355. Kostyukov, A. I. (2016). Theoretical analysis of the force and position synergies in two-joint movements. *Neurophysiology*, 48(4), 287-296. doi: 10.1007/s11062-016-9601-y.

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

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

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

359. Chandler, C., Hewitt, J., & Miller, S. (1982). Computers, brains and the control of movement. *Trends in Neurosciences*, 5. doi: 10.1016/0166-2236(82)90111-4.

360. Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature neuroscience*, 3 Suppl, 1212-1217. doi: 10.1038/81497.

361. Wolpert, D. M., & Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural networks : the official journal of the International Neural Network Society*, 11(7-8), 1317-1329. doi: 10.1016/s0893-6080(98)00066-5.

362. Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current opinion in neurobiology*, 9(6), 718-727. doi: 10.1016/s0959-4388(99)00028-8.

363. Dounskaia, N. (2005). The internal model and the leading joint hypothesis: implications for control of multi-joint movements. *Experimental brain research*, 166(1), 1-16. doi: 10.1007/s00221-005-2339-1.

364. Dounskaia, N., & Goble, J. A. (2011). The role of vision, speed, and attention in overcoming directional biases during arm movements. *Experimental brain research*, 209(2), 299-309. doi: 10.1007/s00221-011-2547-9.

365. Dounskaia, N., Goble, J. A., & Wang, W. (2011). The role of intrinsic factors in control of arm movement direction: implications from directional preferences. *Journal of neurophysiology*, 105(3), 999-1010. doi: 10.1152/jn.00630.2010.

366. Dounskaia, N., & Wang, W. (2014). A preferred pattern of joint coordination during arm movements with redundant degrees of freedom. *Journal of neurophysiology*, 112(5), 1040-1053. doi: 10.1152/jn.00082.2014.

367. Vereshchaka I. V., Gorkovenko A. V., Lehedza O. V., Abramovych T. I., Pilewska W., Zasada M., et al. (2018a). EMG patterns of the elbow- and shoulder-operating muscles in slow parafrontal upper limb movements under

isotonic loading. *Neurophysiology*, 50, 466-474. doi: 10.1007/s11062-019-09779-8.

368. Pigeon, P., Yahia, L., & Feldman, A. G. (1996). Moment arms and lengths of human upper limb muscles as functions of joint angles. *Journal of biomechanics*, 29(10), 1365-1370. doi: 10.1016/0021-9290(96)00031-0.

369. Latash, M. L. (2012). The bliss (not the problem) of motor abundance (not redundancy). *Experimental brain research*, 217(1), 1-5. doi: 10.1007/s00221-012-3000-4.

370. Bruton, M., & O'Dwyer, N. (2018). Synergies in coordination: a comprehensive overview of neural, computational, and behavioral approaches. *Journal of neurophysiology*, 120(6), 2761-2774. doi: 10.1152/jn.00052.2018.

371. Tresch, M. C., & Jarc, A. (2009). The case for and against muscle synergies. *Current opinion in neurobiology*, 19(6), 601-607. doi: 10.1016/j.conb.2009.09.002.

ДОДАТКИ

ПЕРЕЛІК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

в яких опубліковані основні наукові результати 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.

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.

3. Верещака, І.В., **Легедза, О.В.**, Хорєвін, 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.

4. Легедза, О.В., Горковенко, А.В., Абрамович, Т.І. (2015). *ЕМГ-активність м'язів руки в межах повного цикла 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.

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.