

ГІСТЕРЕЗИСНІ ВЛАСТИВОСТІ ЕМГ-АКТИВНОСТІ М'ЯЗІВ ПЛЕЧОВОГО ПОЯСА І ПЛЕЧА ПРИ РОЗВИТКУ ІЗОМЕТРИЧНИХ ЗУСИЛЬ РІЗНОГО НАПРЯМКУ РУКОЮ ЛЮДИНИ

Надійшла 19.11.13

У тестах за участю чотирьох добровольців вивчали прояви гістерезису ЕМГ-активності восьми м'язів плечового пояса і плеча при розвитку рукою ізометричних зусиль восьми різних напрямків у горизонтальній площині операційного простору; силові траєкторії відповідали подвійним трапеціям. Усього було розглянуто 256 реалізацій, для яких аналізували співвідношення рівнів випрямленої та інтегрованої ЕМГ і амплітуд зусилля в умовах розвитку зусиль і повернення до вихідного стану. 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.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: ЕМГ, м'язи плеча та плечового пояса, ізометричне зусилля, гістерезис, рухові одиниці.

ВСТУП

Використання інвазивних методик у дослідженнях принципів і механізмів моторного контролю на людині з очевидних причин є досить обмеженим. Основним методичним підходом при аналітичному вивченні моторної активності в таких умовах є механографічна реєстрація силових та/або рухових феноменів та відведення ЕМГ-активності м'язів, залучених у реалізацію моторної тест-активності.

Добре відомо, що м'язові скорочення демонструють чітко виражені гістерезисні властивості. Даному феномену були присвячені багаточисельні дослідження на тваринах; у відповідних роботах аналізували феномен гістерезису в разі як самих скорочень/розслаблень м'яза [1, 2], так і генерації пропріоцептивних сигналів, що забезпечують зворотні зв'язки при виконанні різноманітних рухів [3, 4]. У перебігу обговорення отриманих ре-

зультатів було зазначено, що м'язовий гістерезис є невід'ємною властивістю рухової системи. Необхідно, проте, зауважити, що в більшості теорій моторного контролю згадана принципово важлива властивість м'язового скорочення – гістерезис – ніяким чином не береться до уваги. Зокрема, дане зауваження стосується так званої теорії рівноважної точки [5].

Як можна констатувати, вивченню явищ гістерезису, котрі проявляються в активності м'язів людини в перебігу виконання певних рухів, були присвячені лише поодинокі роботи [6–8]. Експериментальні дослідження при виконанні різноманітних моторних завдань у людини відкривають досить широкі (хоча, зрозуміло, обмежені в певних аспектах) можливості для розкриття принципів керування відповідними рухами. Зміни амплітуди ЕМГ-активності в перебігу реалізації довільних тест-рухів можуть розглядатись як кореляти центральних моторних команд (ЦМК), котрі надходять у цих умовах до м'язів. Логічно вважати, що ЦНС при плануванні рухів, керуванні ними та в процесах моторного навчання має враховувати як гістерезис самого

¹ Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України, Київ (Україна).

² Університет фізичного виховання та спорту ім. Єжи Снедецького, Гданськ (Польща).

Ел. пошта: gork@biph.kiev.ua (А. В. Горковенко).

м'язового скорочення, так і гістерезис відповідних пропріоцептивних сигналів, пов'язаних з реалізацією такого скорочення. У разі виконання рухів за умов відсутності зорового контролю можуть спостерігатись істотні похибки під час позиціонування сегментів кінцівки щодо заданих цільових позицій, і є підстави вважати, що такі помилки значною мірою пов'язані саме з феноменом гістерезису [9]. Дослідження гістерезисних явищ в ЕМГ-активності м'язів людини до цього часу проводилися здебільшого при вивченні найпростіших односуглобових (в основному згинальних) рухів у гомілковостопному [5] та ліктьовому [6, 8] суглобах.

У даній роботі ми зосередилися на вивченні характеристик та механізмів цілеспрямованих зусиль, котрі реалізуються рукою людини в умовах, близьких до ізометрії, і забезпечуються активністю м'язів плечового пояса і плеча (тобто „двосуглобових” зусиль). Слід вважати, що такі моторні феномени, з одного боку, є більш близькими до спостережуваних у перебігу реальної моторної активності, аніж істотно обмежені штучними умовами експерименту односуглобові тест-реакції. З іншого боку, аналіз ЦМК у разі генерації ізометричних тест-зусиль має бути простішим, ніж при реалізації рухів у просторі (з істотними змінами довжини задіяних м'язів і значно потужнішою активацією системи м'язових рецепторів розтягнення).

МЕТОДИКА

У дослідженні взяли участь четверо здорових добровольців-чоловіків (вік від 20 до 40 років). Всі вони були правшами, без будь-яких пору-

шень функцій опорно-рухового апарату або неврологічних захворювань і перед проведенням експериментів мали змогу ознайомитись із установкою і потренуватись у виконанні типових завдань.

Під час експерименту людина, знаходячись у положенні сидячи, мала, тримаючись кистю правої руки за руків'я, розвивати тест-зусилля, орієнтовані в горизонтальній площині (рис. 1, А). Амплітуду і напрямок зусилля реєстрували за допомогою спеціально сконструйованого двомірного динамометра (Б). Механічна частина останнього складалася з вертикальної металевої консолі, фіксованої на нерухомій платформі. До верхнього зрізу консолі кріпилося згадане вище руків'я. Консоль була виготовлена зі сталюого циліндричного стрижня діаметром 20 мм. Поблизу місця фіксації консолі до платформи на двох сусідніх відрізках стрижня довжиною 20 мм кожний та проміжком між ними 5 мм за допомогою фрезування з обох боків були зроблені симетричні вибірки у взаємоперпендикулярних напрямках. На площинах виборок з обох боків були наклеєні напівпровідникові тензорезистори. Це дозволяло вимірювати два взаємоперпендикулярних вектори сили, що прикладалися до руків'я 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.

Рука тестованого вище ліктьового суглоба під-

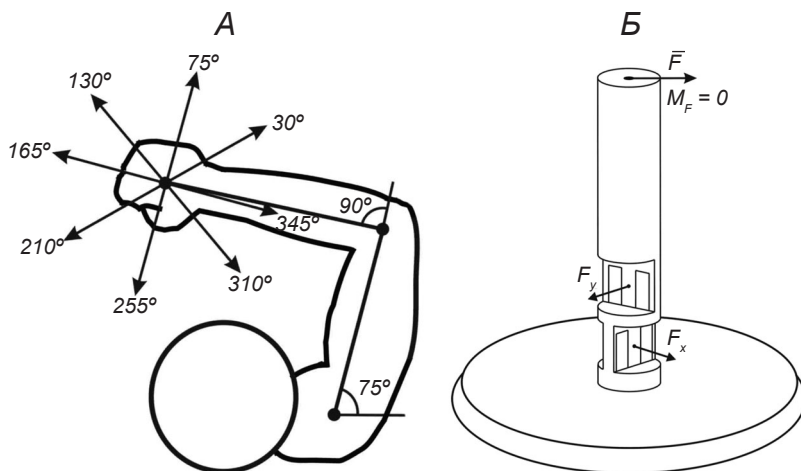


Рис. 1. Схема проведення тестів.

А – положення руки та тіла обстежуваного 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: \vec{F} – вектор зусилля, прикладений у горизонтальній площині; $M_F = 0$ – момент сили; F_x, F_y – проекції вектора \vec{F} на координатні осі.

вішувалася за допомогою тросу та лямки до стелі, що мало нівелювати дію сили тяжіння на кінцівку. Спеціальна лонгета м'яко фіксувала та знерухомлювала зап'ястковий суглоб.

Кут у плечовому суглобі складав 75 град (зовнішній кут відносно фронтальної площини), а в ліктьовому (кут між осями плеча та передпліччя) – 90 град (рис. 1, А). Перед кожним експериментом проводилася додаткова процедура калібрування тензодатчиків щодо стандартного значення зусиль 20 Н.

В експерименті використовували два комп'ютери. На екрані першого з них одночасно відображувались еталонна траєкторія годографа вектора зусилля в операційному просторі і реальна силова траєкторія, котру реалізував тестований. Перед останнім ставилося завдання максимально точно відслідковувати еталонну силову траєкторію. Другий комп'ютер використовували для реєстрації двох динамометричних сигналів, їх результуючої та ЕМГ, відведених від восьми м'язів плеча та плечового пояса: *m. brachioradialis* (*Br*, флексор ліктьового суглоба), *m. biceps brachii, caput breve* (*BB cb*, біартикулярний флексор плечового та ліктьового суглобів), *m. biceps brachii, caput longum* (*BB cl*, флексор ліктьового суглоба), *m. triceps brachii, caput laterale* (*TB clat*, екстензор ліктьового суглоба), *m. triceps brachii, caput longum* (*TB cl*, двосуглобовий екстензор плечового та ліктьового суглобів), *m. pectoralis major* (*Pm*, флексор плечового суглоба), *m. deltoideus, pars clavicularis* (*D ps*,

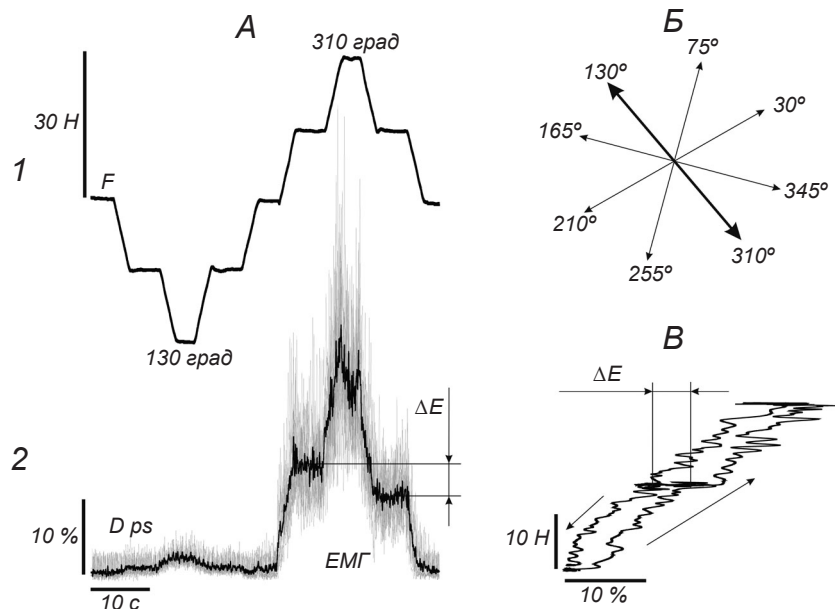
екстензор плечового суглоба), *m. deltoideus, pars scapularis* (*D ps*, екстензор плечового суглоба).

ЕМГ відводили за допомогою поверхневих електродів («Віорас System EL 503», США) із застосуванням стандартних деталей методики. Полоси пропускання ЕМГ-підсилювачів складали 0.1–1000 Гц; сигнали реєстрували із застосуванням АЦП PCI 6071E та 6023E («National Instruments», США) з частотою дискретизації $2 \cdot 10^3$ с⁻¹. В експериментах використовували пакет програм «LAB VIEW 6» та «7». Сигнали ЕМГ у режимі *off-line* піддавали повному (двонапівперіодному) випрямленню та низькочастотній фільтрації (цифровий фільтр Баттерворта четвертого порядку з частотою зрізу 5 Гц). Після цього сигнали ЕМГ нормували (%) щодо рівня ЕМГ при максимальному довільному скороченні відповідних м'язів, прийнятому за 100 %. Відповідне тестування проводилося перед виконанням основних моторних завдань. Сигнали зусиль також піддавалися фільтрації зі згаданими вище параметрами. Після попередньої обробки сигнали усереднювали по десяти реалізаціях однакового завдання (рис. 2, А, 2). Зміни оброблених ЕМГ розглядалися як оцінки інтенсивності ЦМК, що надходили до м'язів плечового пояса та плеча в даному силовому тесті.

Протокол експериментів. У перебігу тестування виконувалися чотири моторні завдання. В кожному з них людина мала розвивати зусилля почергово в двох протилежних напрямках. Окреме завдання складалось із 10–12 однакових спроб. Після кожної

Рис. 2. 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 град (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.



спроби правильності 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, 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 (Б).

Кількісна оцінка гістерезису. 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 вмещували 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, А), використовували тест Ст'юдента для непарних виборок. Вважалося, 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 $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТИ

На рис. 3 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.

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. 4). Так, на фрагменті А рис. 4 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

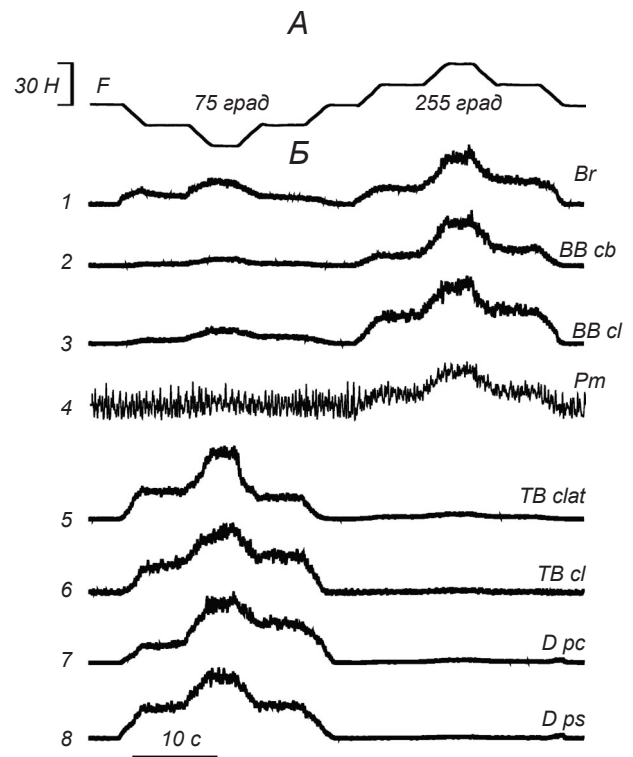


Рис. 3. Приклад усереднених ЕМГ усіх восьми (1–8) досліджених м'язів при виконанні завдання послідовного розвитку зусилля в напрямках 75 та 255 град.

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

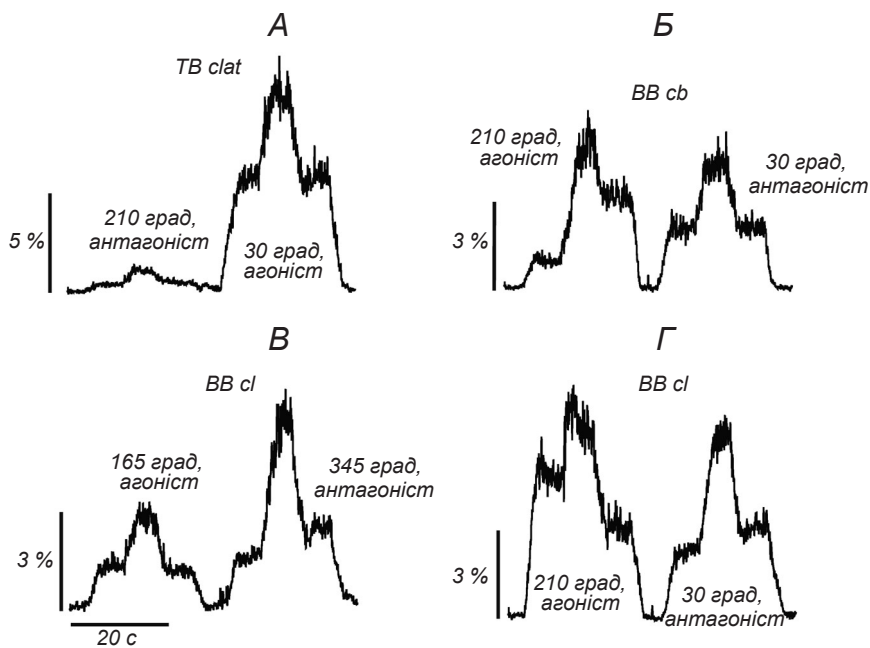


Рис. 4. Приклади різних типів гістерезисних властивостей електричної активності м'язів (А–Г) при змінах розвитку зусилля в протилежних напрямках. Біля кожного запису вказані напрямки, в якому розвивалися зусилля, і функція м'яза як агоніста або антагоніста щодо даного напрямку. Позначення м'язів ті ж самі, що й на рис. 3.

здіяний як антагоніст (напрямок генерації зусилля 210 град). Треба відмітити, що такий тип активації м'яза під час розвитку зусилля послідовно в протилежних напрямках був найбільш поширеним.

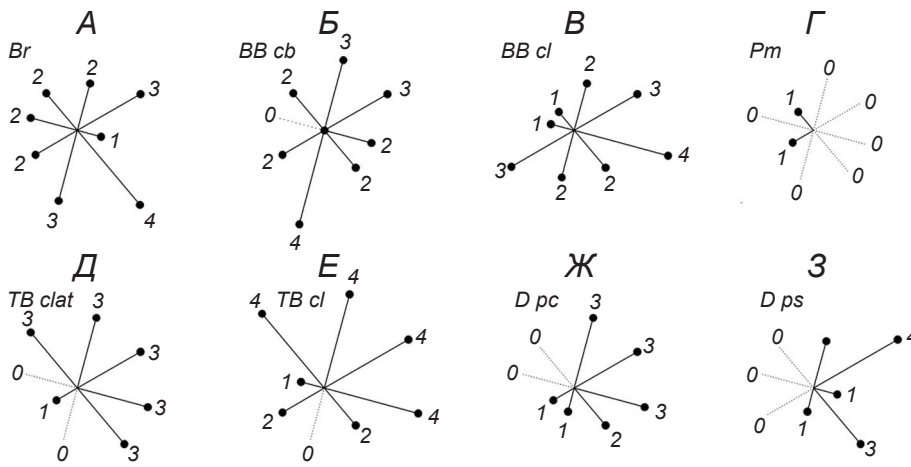
Частими були й випадки, коли ЕМГ-активність м'яза демонструвала яскраво виражений гістерезис лише в разі функціонування м'яза в режимі агоніста, тобто при його безпосередньої задіяності в створенні зусилля в заданому напрямку. Такий приклад наведено на рис. 4, Б. Тут активність *BB cb* демонструвала 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. 4, 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 проміж-

ному 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, Б, 7; 4, 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 рееструвалося тільки за умов функціонування цього м'яза в режимі антагоніста. Подібний приклад наведено на рис. 4, 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 ліктьового 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 ліктьовому 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. 5 ілюструє патерни явища гістерезису в ЕМГ-активності кожного м'яза залежно від напрям-



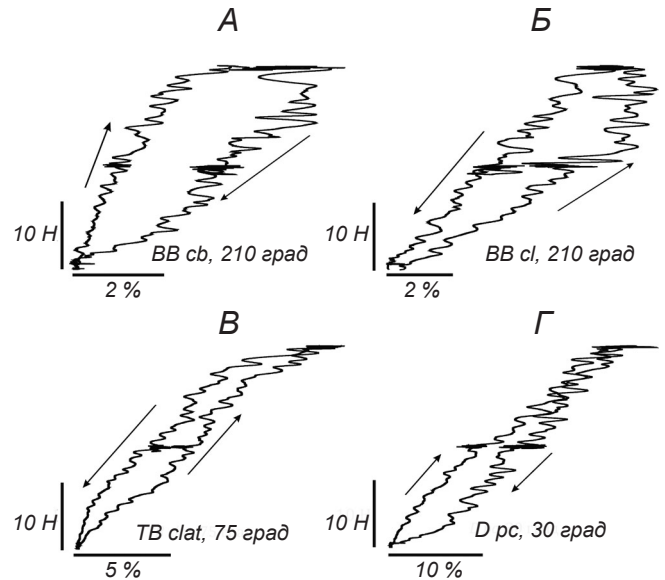
Р и с. 5. Залежність гістерезисних властивостей ЕМГ-активності восьми досліджених м'язів (А–З) від напрямку розвитку ізометричних зусиль. Біля чорних точок позначено кількість тестованих, у котрих спостерігалось явище гістерезису при розвитку зусилля в даному напрямку для окремого м'яза. Довжина відрізка 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. 2.

ку генерованого зусилля. На наведених діаграмах зазначено, у скількох із чотирьох тестованих спостерігалось прояви гістерезису при розвитку зусилля в певному напрямку. 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, Б, 4).

Аналіз отриманих результатів засвідчив, що м'язи-розгиначі ліктя *TB clat* і *TB cl* виявляли найбільш помітні гістерезисні властивості своєї активності (рис. 5, 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 ps* та *D ps* (Ж та З відповідно). Так, активність першого з указаних м'язів демон-

струвала 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. 6. Орієнтація петлі гістерезису є однією з найважливіших характеристик цього явища. В нашому дослідженні спостерігалось петлі, орієнтовані як за ходом годинникової стрілки, так і проти



Р и с. 6. 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. 2.

нього. Можна порівняти хоча б рис. 6, *A* та *Г*, де петлі для м'язів *BB cb* та *D pc* орієнтовані за ходом годинникової стрілки, з *B* та *B*, 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. 4, *B*); орієнтацією проти ходу годинникової стрілки вважалася така, коли різниці між рівнями ЕМГ-активності на другому і першому проміжних рівнях траєкторії були від'ємними (рис. 4, *Г*, перша подвійна трапеція, а також рис. 2, *A*, *B*).

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, де ЕМГ тільки цього м'яза демонструє істотну петлю гістерезису з перебігом проти ходу годинникової стрілки).

ОБГОВОРЕННЯ

У тестах на чотирьох здорових досліджуваних ми вивчали наявність/відсутність феномену гістерезису в ЕМГ-активності м'язів плеча і плечового пояса 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 [10–13]. Резуль-

тати 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 [2]. 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 [6, 7]. 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 [14]. Під час розвитку ізометричного зусилля вказана проблема формулюється як проблема розподілу сил у механічній системі з надлишком ступенів свободи [15]. 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 [16]. 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. [17], в якій досліджувалися флуктуації кінчика вказів-

ного 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 [18] 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 бралася 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 [15]. 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. 5). Згаданий м'яз є біартикулярним; 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 біартикулярних м'язів у руховому контролі [19]. Зокрема, зазначалося, що біартикулярні м'язи забезпечують оптимізацію переносу енергії від проксимальних до дистальних суглобів. Гіпотеза про різну роль моно- та біартикулярних м'язів при повільних рухах руки людини проти дії зовнішніх сил знайшла експериментальне підтвердження [20]. Біартикулярні 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* (біартикулярний антагоніст *TB cl*) не виявляв таких значних гістерезисних властивостей порівняно з активністю інших м'язів. Можливо, що в умовах наших тестів саме біартикулярний екстензор 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 [21], 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 моно- та біартикулярних 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. 6, *A, Г*). Це спостереження суперечить даним, отриманим нами в експериментах на тваринах із використанням розподіленої сти-

муляції окремого м'яза [1]. 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 досліджах із внутрішньом'язовим відведенням активності окремих моторних одиниць під час реалізації ізометричних зусиль і рухів у просторі [22–25]. У досліджах 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.

Всі тести проводились у відповідності до вимог біомедичної етики, що були затверджені Хельсинкською декларацією (1975, переглянуто в 2000 р.). Всі добровольці дали поінформовану письмову згоду на участь у тестах.

Автори цієї роботи, А. В. Горковенко, О. В. Легедза, І. В. Верещака, М. Дорновський та О. І. Костюков, підтверджують (заявляють констатують), що при виконанні дослідження та публікації його результатів були відсутні будь-які конфлікти щодо комерційних або фінансових відносин, відносин з організаціями та/або особами, котрі могли бути пов'язані з дослідженням, та взаємовідносин авторів статті.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. A. I. Kostyukov, "Muscle hysteresis and movement control: a theoretical study," *Neuroscience*, **83**, No. 1, 303–320 (1998).
2. A. V. Gorkovenko, S. Sawczyn, N. V. Bulgakova, et al., "Muscle agonist–antagonist interactions in an experimental joint model," *Exp. Brain Res.*, **222**, No. 4, 399–414 (2012).
3. A. I. Kostyukov and V. L. Cherkassky, "Movement-dependent after-effects in the firing of the spindle endings from the deafferented muscles of the cat hindlimb," *Neuroscience*, **46**, No. 4, 989–999 (1992).
4. A. I. Kostyukov and V. L. Cherkassky, "Interaction of the movement-dependent, extrafusil and fusimotor after-effects in the firing of the primary spindle endings," *Neuroscience*, **76**, No. 4, 1257–1266 (1997).
5. A. G. Feldman and M. F. Levin, "The equilibrium-point hypothesis – past, present and future," *Adv. Exp. Med. Biol.*, **629**, 699–726 (2009).
6. A. Tal'nov and A. Kostyukov, "Hysteresis aftereffects in human single-joint voluntary movements," *Neurophysiology*, **26**, No. 2, 65–71 (1994).
7. A. N. Tal'nov, V. L. Cherkassky, and A. I. Kostyukov, "Movement-related and steady-state electromyographic activity of human elbow flexors in slow transition movements between two equilibrium states," *Neuroscience*, **79**, No. 3, 923–933 (1997).
8. J. C. Politti, C. J. Felice, and M. E. Valentinuzzi, "Arm EMG during abduction and adduction: hysteresis cycle," *Med.*

- Eng. Phys.*, **25**, No. 4, 317-320 (2003).
9. А. Р. Mel'nichouk, N. V. Bulgakova, A. N. Tal'nov, et al., "Movement-dependent positioning errors in human elbow joint movements," *Exp. Brain Res.*, **176**, No. 2, 237-247 (2007).
 10. И. В. Верещака, А. В. Горковенко, В. И. Хоревин и др., "Особенности активации мышц плечевого пояса и плеча при "двухсуставном" создании предплечьем изометрических усилий различного направления", *Нейрофизиология/Neurophysiology*, **42**, № 4, 316-328 (2010).
 11. И. В. Верещака, "Активация мышц плечевого пояса и плеча человека при различных скоростях развития предплечьем "двухсуставных" изометрических усилий", *Нейрофизиология/Neurophysiology*, **42**, № 6, 500-509 (2010).
 12. И. В. Верещака, А. В. Горковенко, "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 (2011).
 13. І. В. Верещака, А. В. Горковенко, "Суперпозиція моторних команд у перебігу створення "двосуглобових" статичних зусиль м'язами руки людини", *Фізіол. журн.*, **58**, № 1, 41-50 (2012).
 14. T. Flash, Y. Meirovitch, and A. Barliya, "Models of human movement: Trajectory planning and inverse kinematics studies," *Robot. Auton. Syst.*, **61**, No. 4, 330-339 (2013).
 15. B. M. van Bolhuis and C. C. Gielen, "A comparison of models explaining muscle activation patterns for isometric contractions," *Biol. Cybern.*, **81**, No. 3, 249-261 (1999).
 16. V. M. Zatsiorsky and M. L. Latash, "Multi-finger prehension: an overview," *J. Mot. Behav.*, **40**, No. 5, 446-476 (2008).
 17. J. J. Kutch, A. D. Kuo, A. M. Bloch, et al., "Endpoint force fluctuations reveal flexible rather than synergistic patterns of muscle cooperation," *J. Neurophysiol.*, **100**, No. 5, 2455-2471 (2008).
 18. J. J. Kutch, A. D. Kuo, and W. Z. Rymer, "Extraction of individual muscle mechanical action from endpoint force," *J. Neurophysiol.*, **103**, No. 6, 3535-3546 (2010).
 19. A. D. Kuo, "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**, No. 5, 635-663 (1994).
 20. B. M. Bolhuis, C. C. Gielen, and G. J. van Ingen Schenau, "Activation patterns of mono- and bi-articular arm muscles as a function of force and movement direction of the wrist in humans," *J. Physiol.*, **508**, No. 1, 313-324 (1998).
 21. C. J. Hasson, G. E. Caldwell, and R. E. A. van Emmerik, "Changes in muscle and joint coordination in learning to direct forces," *Human Mov. Sci.*, **27**, No. 4, 590-609 (2008).
 22. B. M. van Bolhuis, W. P. Medendorp, and C. C. Gielen, "Motor unit firing behavior in human arm flexor muscles during sinusoidal isometric contractions and movements," *Exp. Brain Res.*, **117**, No. 1, 120-130 (1997).
 23. B. Pasquet, A. Carpentier, and J. Duchateau, "Specific modulation of motor unit discharge for a similar change in fascicle length during shortening and lengthening contractions in humans," *J. Physiol.*, **577**, No. 2, 753-765 (2006).
 24. J. Duchateau and R. M. Enoka, "Neural control of shortening and lengthening contractions: influence of task constraints," *J. Physiol.*, **586**, No. 24, 5853-5864 (2008).
 25. J. Kallio, K. Sogaard, J. Avela, et al., "Motor unit firing behaviour of soleus muscle in isometric and dynamic contractions," *PLoS One*, **8**, No. 2, e53425 (2013).