

ОСОБЛИВОСТІ ЕЕГ-АКТИВНОСТІ ПІД ЧАС ВИКОНАННЯ ЦИКЛІЧНИХ УНІ- ТА БІМАНУАЛЬНИХ РУХІВ КИСТЕЙ ЛЮДИНИ

Надійшла 15.07.15

У 10 тестованих осіб реєстрували ЕЕГ-активність під час виконання уні- та бімануальних циклічних рухів кистей та пальців. Рухи склалися зі стискання пальців в кулак і наступного розгинання пальців. Тест включав у себе чотири послідовні етапи: стан спокою, рух лівою кистю, правою та рух обома кистями. Аналізували залежності спектральної потужності та когерентності відповідної ЕЕГ від виконаного етапу тесту, а також від того, був рух уні- або бімануальним і якою саме рукою він реалізовувався в разі унімануальності. Отримані результати дозволяють зробити наступні висновки: α - та β -ритми в ЕЕГ-активності мають різне функціональне значення щодо мануальної моторної активності; нервовий контроль бімануальних рухів не є «сумою контролів» унімануальних рухів; контроль бімануальних рухів може значною мірою базуватися на контролі руху недомінантною рукою.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: бі- та унімануальні рухи, циклічні рухи, плечовий та ліктьовий суглоби, ЕМГ, ЕЕГ, спектр, когерентність.

ВСТУП

Рухи дистальних відділів верхніх кінцівок є одним із найважливіших компонентів моторного репертуару людини. У сучасній нейрофізіології рухів механізми керування уні- та бімануальними рухами залишаються однією з центральних проблем. Вивчення бімануальних рухів базувались як на дослідженнях механічних параметрів рухів кінцівок [1], так і на аналізі активності м'язів, залучених в їх реалізацію [2], та відповідної ЕЕГ-активності [3, 4]. Робилися також спроби математичного моделювання роботи ЦНС при координації рухів, які виконувались обома руками [5]. Особливо важливим залишається з'ясування питань, яким чином ЦНС координує рухи двох кінцівок під час виконання бімануальних рухів і як керування цими рухами співвідноситься з керуванням унімануальними рухами доміантною або недомінантною кінцівкою [6, 7].

Раніше ми досліджували особливості бімануальної координації при виконанні рухів, які імітували такі в разі веслування [2]. В цій роботі

аналізували механограми рухів «еквівалентів» весел та ЕМГ-активність відповідних м'язів обох кінцівок. Відмітимо, що обрана нами модель бімануальних рухів була, очевидно, відносно простою в аспекті координації з боку ЦНС (людина в перебігу тестування мала виконувати синфазні дзеркально симетричні рухи) [8].

Очевидно, що результати дослідження механограм та електричної активності м'язів кінцівок можуть дати лише обмежені уявлення про механізми ЦНС, задіяні в керування уні- та бімануальними рухами. Більшу інформацію тут можуть дати дослідження активності різних структур головного мозку з використанням відповідних методів. Ми застосували для цього електроенцефалографію. Раніше ми вже використовували дану методику в умовах холодової стимуляції пальців руки [9] та під час виконання циклічних рухів пальцями однієї руки [10]. З використанням ЕЕГ можна порівняти особливості активності кори головного мозку не тільки при бімануальних, але й при унімануальних рухах як доміантною, так і недомінантною рукою. Це може відкрити певні можливості для кращого розуміння того, як співвідносяться механізми контролю ЦНС в умовах уні- та бімануальних рухів. Зрозуміло, що таке порівняння в разі досліджень,

¹ Академія фізичного виховання і спорту, Гданськ (Польща).

² Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України, Київ (Україна).
Ел. пошта: gork@biph.kiev.ua (А. В. Горковенко).

основаних на аналізі тільки механограм та ЕМГ м'язів рук, є досить утрудненим.

Основною методичною складністю в перебігу реєстрації ЕЕГ є низька потужність відповідних сигналів, котрі можуть бути спотворені як зовнішніми завадами, так і різноманітними електричними сигналами, генерованими організмом людини під час нормальної життєдіяльності. Це, зокрема, сигнали електричної активності серця (ЕКГ) та «паразитні» сигнали ЕМГ від м'язів голови при рухах очей, кліпанні та рухах щелеп. Записи ЕЕГ можуть також спотворюватися в результаті зміщень відповідних електродів. Через це, на жаль, вибір репертуару досліджуваних рухів верхніх кінцівок є досить обмеженим. Забезпечення якісної реєстрації ЕЕГ при «масивних» рухах верхніх кінцівок є досить проблематичним. Бажано, щоб тест-рухи були відносно «локальними» і в них не залучалися надто великі групи м'язів.

Ми тестували ЕЕГ-кореляти циклічних послідовних стискань пальців у кулак з подальшим розтисканням останнього та розгинанням пальців. У даному дослідженні ми обрали, можливо, найпростішу в аспекті координаційної функції ЦНС модель бімануальних рухів, а саме синфазні дзеркально симетричні рухи. Ставилося завдання порівняти активність кори головного мозку під час виконання таких циклічних рухів з активністю, відведеною при аналогічних, але унімануальних рухах, реалізованих як домінантною, так і недомінантною кінцівками. Головною гіпотезою була наступна: активність механізмів, які використовуються ЦНС для організації бімануального руху, може не бути простою суперпозицією активності механізмів, задіяних у разі унімануальних рухів.

МЕТОДИКА

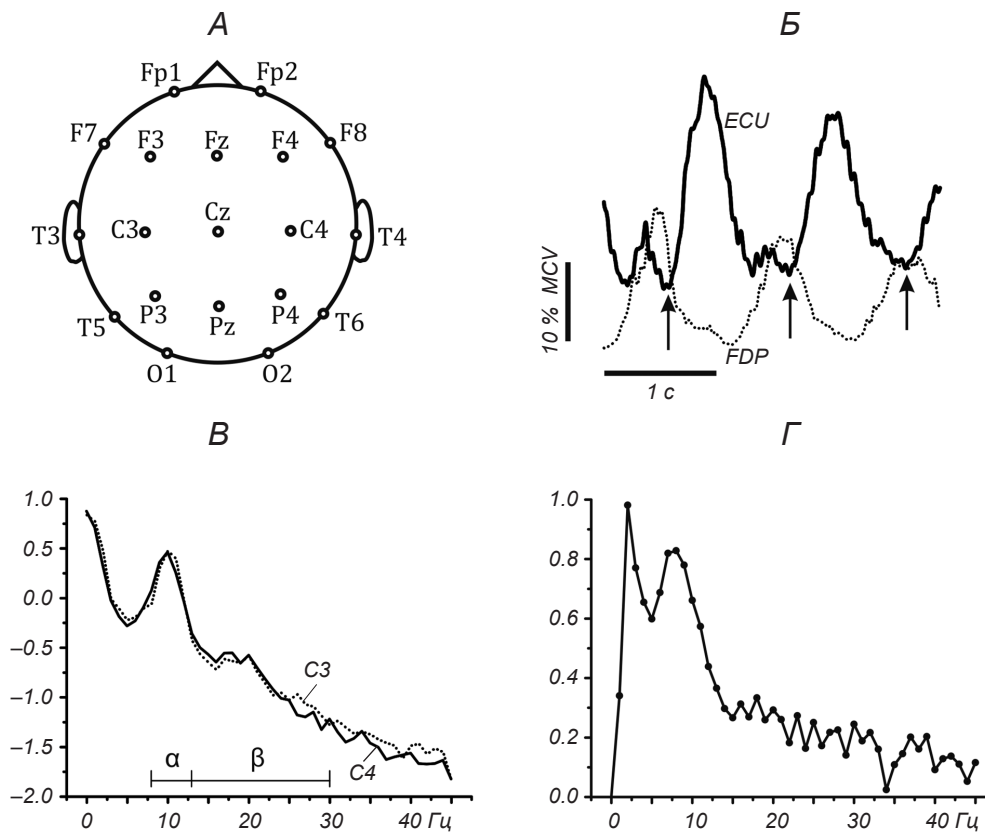
Тестовані особи. У дослідженні взяли участь 10 добровольців – шість чоловіків і чотири жінки (вік 27.8 ± 6.7 року; середнє \pm стандартне відхилення). Всі учасники не мали неврологічних захворювань і, згідно з результатами загальноприйнятих тестів, були праворукими.

Реєстрація ЕЕГ. Для відведення ЕЕГ використовували електроенцефалограф MITSAR-EEG-10/70-201 («MITSAR Co.», РФ). Застосовували стандартне позиціонування електродів за схемою «10–20» (19 каналів відведення з двома

референтними електродами, які кріпилися до мочок вух (OHR-E-26; «GVB-geliMED KG», ФРН) (рис. 1, А). Електроди розташовувалися на шкірі голови за допомогою ЕЕГ-шолому MultiCap-Cup («GVB-geliMED KG», ФРН). Відповідні Ag/AgCl-електроди мали діаметр 10 мм; довжина сполучних дротів складала 150 см («GVB-geliMED KG», ФРН). Перед накладанням електродів шкіру голови людини знежирювали спиртом; для зменшення опору шкіра–електрод (<5 кОм) використовували спеціальний гель. Керування енцефалографом забезпечувалося програмою «EEG StudioVersion 1.9» («MITSAR Co.», РФ). Відведені сигнали записувалися на диск комп'ютера для подальшого аналізу. Частота дискретизації при введенні ЕЕГ-сигналів складала 500 с^{-1} .

Відведення ЕМГ. Під час виконання тестів реєстрували ЕМГ-активність *m. extensor carpi ulnaris* (ECU) та *m. flexor digitorum profundus* (FDP) обох передпліч. Ці сигнали відводилися парними електродами («Biopac System EL 503», США), розташованими на обох передпліччях; відстань між центрами електродів складала 25 мм. Перед накладанням електродів зі шкіри видалялося волосся, та її обробляли спиртом. На початку експериментальної сесії записували ЕМГ згаданих м'язів при розвитку тестованим їх довільних скорочень з максимальним зусиллям (maximal voluntary contraction, MVC). Для реєстрації MVC ECU тестований мав максимально сильно розігнути долоні і пальці обох рук. Відповідно, для запису MVC FDP потрібно було максимально сильно стиснути кулаки. ЕМГ-потенціали підсилювали підсилювачем, спеціально виготовленим в лабораторії; полоса пропускання складала 5–2000 Гц. Після дискретизації з частотою $2 \cdot 10^3 \text{ с}^{-1}$ сигнали ЕМГ записували на диск окремого комп'ютера. Для подальшої синхронізації записів ЕМГ та ЕЕГ додатково в обох записах по окремих каналах вводили спеціальний синхронізаційний імпульс. У перебігу реєстрації сигналів ЕМГ використовували пристрій вводу–виводу 6023E («National Instruments», США), який керувався програмою «LABVIEW 7» («National Instruments», США).

Протокол тестів. Тестування проводили в спеціальній кімнаті при низькоінтенсивному освітленні. Тестований сидів у зручному кріслі; його передпліччя розташовувалися на підлокітниках таким чином, аби не заважати відведенню ЕМГ. Під час усіх тестів очі були заплющеними. Між тестами робилася перерва тривалістю 2–3 хв для



Р и с. 1. Деталі методики.

A – схема розташування відповідних ЕЕГ-електродів, використана в тестах. *Б* – приклад ЕМГ-активності м'язів *m. extensor carpi ulnaris* (ECU) і *m. flexor digitorum profundus* (FDP) при виконанні двох послідовних довільних циклів стискання в кулак і розгинання пальців правої руки під час виконання бімануального тесту (СВ) одним із тестованих. Вертикальними стрілками показані моменти початку серії часових вікон тривалістю 1.0 с, у межах яких виконувався подальший гармонічний аналіз. По осі ординат – величина ЕМГ-активності, нормована щодо такої при виконанні максимального довільного скорочення відповідних м'язів (%). *В* – приклад спектра потужності ЕЕГ-активності, відведеної електродами С3 та С4 при виконанні вказаного тесту тим самим тестованим. Над віссю абсцис позначені частотні межі α - та β -ритмів (8–13 та 13–30 Гц відповідно). По осі ординат – логарифми спектральної потужності відповідних сигналів. *Г* – спектр когерентності ЕЕГ-коливань у відведеннях С3 та С4. По осі ординат – гіперболічні значення когерентності (див. Методику).

відпочинку. Тест-серія складалась із чотирьох тестів тривалістю по 2 хв. Перший тест відповідав запису ЕЕГ у стані спокою (rest, RS). Під час другого тесту суб'єкт мав виконувати ритмічні стискання лівої кисті в кулак з подальшим розтисканням кулака і розведенням пальців кисті (cycling left, CL), під час третього – подібні ритмічні рухи треба було робити правою кистю (cycling right, CR), а під час четвертого – обома кистями синхронно і дзеркально симетрично (бімануальні циклічні рухи, СВ). При цьому темп циклічних рухів тестованим обирав довільно, і жодних спеціальних сигналів, які б задавали темп рухів і синхронізували рух кистей, не надавалося (так звані self-paced movements).

Обробка електрографічних сигналів. Для оцінки

якості відведення ЕЕГ і видалення ділянок запису з артефактами використовували програму «WinEEG» («MITSAR Co.», РФ). Усі записи проходили уважний візуальний контроль, і ділянки з очевидними артефактами помічалися для виключення з подальшого аналізу. Сигнали ЕМГ піддавали програмній фільтрації (високочастотний фільтр із частотою зрізу 10 Гц). Після цього дані сигнали піддавали повному (двонапівперіодному) випрямленню, а потім кінцевій програмній низькочастотній фільтрації з частотою зрізу 20 Гц. Додатково сигнали ЕМГ нормували щодо рівнів сигналів MVC, прийнятих за 100 %. Далі ці оброблені сигнали ЕМГ перетворювали в нові з частотою дискретизації 500 с⁻¹, після чого останні синхронізували із запи-

сами ЕЕГ і об'єднували в один файл для подальшого аналізу.

У записках ЕМГ візуально виділяли моменти початку активації м'язів ЕСУ, які приблизно співпадали з початком розгинання кисті руки. Потім ці мітки виділялись як початки часових вікон тривалістю 1.0 с для подальшого аналізу сигналів ЕЕГ, що забезпечувало гармонічний аналіз зразків ЕЕГ, прив'язаних до події [11] (рис. 1, Б).

Для гармонічного аналізу застосовували цифрове перетворення Фур'є виділених раніше часових вікон з використанням віконної функції Хеммінга. Для отримання відповідних спектрів усереднювали спектри 50–60 окремих вікон, вільних від артефактів. Прив'язаний до події спектр потужності (СП) P_x вираховували за формулою (1):

$$P_x(f) = \frac{1}{N} \cdot \sum_{n=1}^N C_{xn}(f) \cdot C_{xn}^*(f), \quad (1)$$

де f – частота (Гц), C_x , та C_x^* – цифрове перетворення Фур'є сигналу та його комплексне спряження відповідно, N – кількість часових вікон.

Для обчислення спектра когерентності двох ЕЕГ-сигналів використовували функцію крос-спектра P_{xy} двох сигналів x, y , що вираховували за формулою (2), подібною до формули (1):

$$P_{xy}(f) = \frac{1}{N} \cdot \sum_{n=1}^N C_{xn}(f) \cdot C_{yn}^*(f), \quad (2)$$

в якій використані ті ж самі позначення, що і в формулі (1). Остаточні спектри когерентності двох сигналів обчислювали за формулою (3):

$$\gamma_{xy}^2(f) = \frac{|P_{xy}(f)|^2}{P_x(f) \cdot P_y(f)}, \quad (3)$$

де операція $|\cdot|$ означає обчислення абсолютного значення для кожної конкретної частоти.

Для подальших статистичних оцінок значення спектрів потужності піддавали логарифмічному перетворенню з основою 10 (формула (4)). Це робилося для більшої обмеженості діапазону варіацій значень, що характеризують СП:

$$L_x(f) = \lg P_x(f), \quad (4)$$

де L_x – логарифмічний СП (ЛСП).

З тією ж самою метою робилось і перетворення значень спектрів когерентності за формулою (5):

$$z_{xy}(f) = \text{arctgh}(\gamma_{xy}^2(f)), \quad (5)$$

де $\text{arctgh}(\cdot)$ – функція гіперболічного арктангенса, а z_{xy} – гіперболічний спектр когерентності (ГСК). Зазначимо, що подібну методику оцінки спектральних характеристик сигналів ЕЕГ було використано раніше [11]. Аналізували середні значення ЛСП та ГСК α - та β -ритмів ЕЕГ (8–13 та 13–30 Гц відповідно).

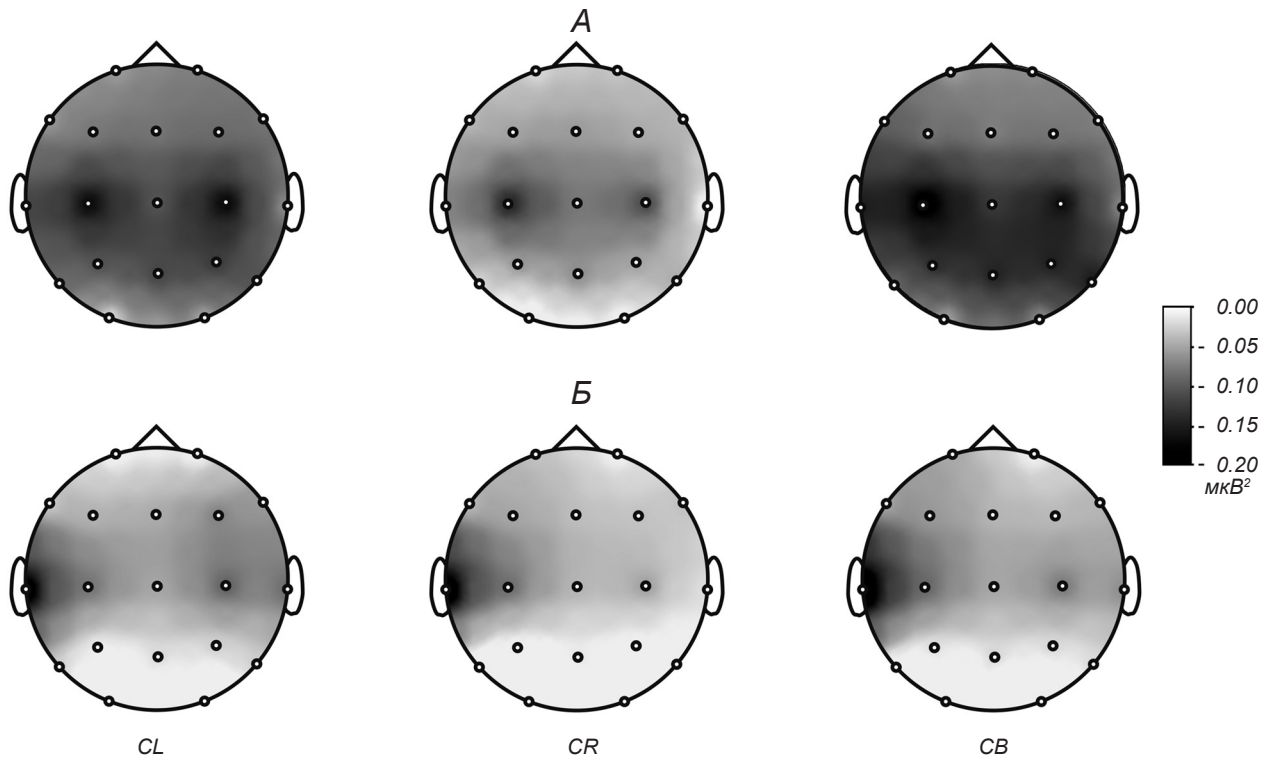
Відмітимо, що ЛСП обчислювали для кожного сигналу ЕЕГ, а ГСК – для кожної можливої пари з усіх 19 електродів (загалом для 171 пари). Для розрахунків спектральних характеристик сигналів використовували програму «MathCad 2001» («MathSoft», США). Приклади результатів обробки наведені на рис. 1, В, Г.

Статистичні оцінки. Для статистичних оцінок використовували процедури дисперсійного аналізу з повторними вибірками. *Post-hoc*-аналіз робився за допомогою тесту Бонферроні. Різниця вважалася вірогідною при $P \leq 0.05$. Конкретні типи дисперсійного аналізу, зокрема кількість факторів та їх рівні, залежали від поставленого завдання; ці аспекти розглянуті та детальніше вказані в Результатах. Статистичні обчислення здійснювалися за допомогою програми «SPSS Statistics 17.0» («IBM Analytics», США).

РЕЗУЛЬТАТИ

Під час виконання довільних стискань середній по групі тестованих період рухів складав 1.17 ± 0.10 с (середнє \pm похибка середнього). При цьому дисперсійний аналіз з повторюваними вибірками не виявив якоїсь залежності темпу виконання рухів від типу тесту ($F(2, 18) = 0.794, P = 0.467$). Нагадаємо, що в четвертому (бімануальному) тесті виконувалися найпростіші для синхронізації дворучні рухи (так звані синфазні дзеркальні).

Аналіз динаміки ЕЕГ-активності залежно від типу тестів показав, що загальна потужність активності α -діапазону при виконанні рухів кистями руки людини помітно знижувалася (рис. 2, А), тобто відбувалася десинхронізація коливань α -ритму. Для загальної кількісної оцінки рівня подібної десинхронізації ми використовували різницю між ЛСП у певному діапазоні під час реалізації відповідного тесту і в стані спокою (тест RS). Вказаний рисунок ілюструє ре-



Р и с. 2. Топосхеми десинхронізації ЕЕГ-активності при виконанні рухових тестів.

А – розподіл декрементів активності α -діапазону, *Б* – β -діапазону. *CL* – рухові тести лівою кистю, *CR* – правою, *CB* – обома кистями. Кожна схема – результат усереднення ЕЕГ-активності по всій групі тестованих. Значення декременту логарифмічного спектру потужності показані на шкалі.

зультати генерального усереднення відповідних величин десинхронізації по всій групі тестованих. Можна помітити, що в тестах *CL* і *CB* рівень десинхронізації був дещо вищим, ніж у тесті, коли рухи виконувалися домінантною рукою (тест *CR*). Зазначимо проте, що ця тенденція не досягала рівня статистичної значущості. Також заслуговує на увагу наступна обставина: найбільші рівні десинхронізації осциляцій α -діапазону спостерігалися у відведеннях *C3* та *C4*. При цьому в тесті *CR* десинхронізація в контралатеральній ділянці моторної кори була дещо більшою, ніж в іпсилатеральній (*C3* і *C4* відповідно). Взагалі десинхронізація α -коливань набувала статистично значущих величин у відведеннях *T3*, *C3* та *C4*. Це підтверджується результатами відповідного дисперсійного аналізу з повторними вибірками, де фактором вважався тип тесту з чотирма рівнями (*RS*, *CL*, *CR*, *CB*). Результати даного тесту для відведень *T3*, *C3* та *C4* були наступними: $F(3, 27) = 3.704$, $P = 0.024$, $F(3, 27) = 6.247$, $P = 0.002$ та $F(3, 27) = 4.583$, $P = 0.010$ відповідно.

Також варто звернути увагу на те, що десинхронізація α -ритму в тім'яних та потиличних

відведеннях (електроди *P3*, *P4*, *O1*, *O2*) була більш помітною в тесті *CB*, аніж в тесті *CL*, але і в цьому відповідна різниця не досягала рівня статистичної значущості.

У коливань β -діапазону спостерігалася дещо інша динаміка десинхронізації. Так, на відміну від α -осциляцій, загальний рівень десинхронізації β -ритму помітно менше залежав від типу виконуваного тесту (рис. 2, *Б*). У даному випадку рівень β -активності в тім'яних та потиличних відведеннях майже не зменшувався порівняно з таким активності, зареєстрованої під час стану спокою (тест *RS*). На цьому тлі заслуговує на увагу потужна β -десинхронізація в скроневому відведенні *T3*. Слід, проте, визнати, що варіативність величини десинхронізації по групі тестованих була досить високою, а тому її рівень не досягав рівня статистичної вірогідності, що підтверджувалося результатом відповідного дисперсійного аналізу: $F(3, 27) = 1.732$, $P = 0.184$). Десинхронізація β -осциляцій набувала рівня статистичної значущості лише у відведенні *C3*: $F(3, 27) = 3.232$, $P = 0.038$.

Окремо ми порівняли співвідношення величин

Т а б л и ц я 1. Результати статистичного аналізу спектра потужності ЕЕГ-активності

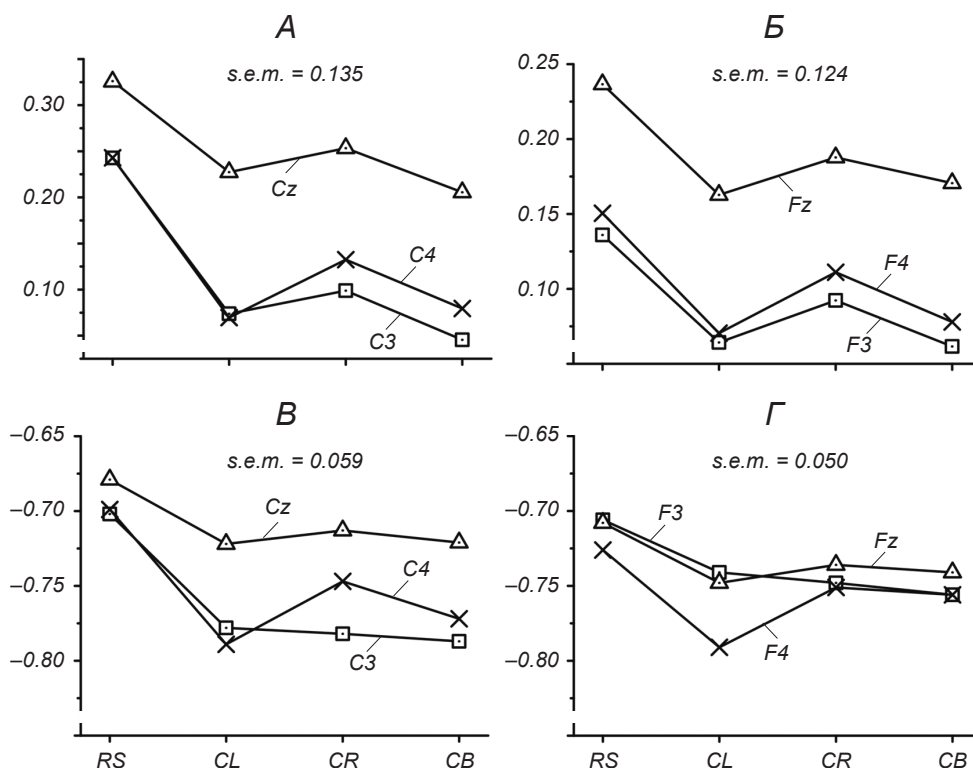
Електроди	ЕЕГ-діапазон	Дисперсійний аналіз						Тест Левена	
		фактор тесту (Т)		фактор електрода (Е)		Т × Е			
		F(3, 27)	P	F(2, 18)	P	F(6, 54)	P	F(11, 108)	P
C3, C4, Cz	α	4.46	0.011	36.00	0.000	3.39	0.007	0.40	0.953
	β	2.76	0.061	1.83	0.189	1.55	0.180	0.29	0.987
F3, F4, Fz	α	1.22	0.322	79.19	0.000	0.57	0.751	0.16	0.999
	β	1.88	0.157	1.13	0.344	1.51	0.194	0.64	0.795

П р и м і т к и. В таблиці наведені результати дисперсійного аналізу спектрів потужності та тесту Левена на однорідність дисперсій відповідних показників потужності для сигналів у відповідних діапазонах, відведених зазначеними електродами. Т × Е означає взаємодію факторів тесту та електрода.

ЛСП у групах центральних (C3, C4, Cz) і фронтальних (F3, F4, Fz) відведень. Відповідні результати представлені на рис. 3. Був проведений двофакторний дисперсійний аналіз з повторними вибірками. При цьому факторами виступали вид тесту і назва відведення. Фактор тесту мав чотири рівні (тести RS, CL, CR та CB), а фактор відведення – відповідно три (електроди C3, C4 та Cz або F3, F4 та Fz). Додатково проводився тест Левена для оцінки однорідності дисперсій величин ЛСП. Результати такого аналізу наведені в табл. 1. Згідно з отриманими результатами, дисперсії всіх наведених на рис. 3 похибок середнього (позначка s.e.m. на рис. 3) були однорідними (конкретні зна-

чення цих величин відмічені на панелях). Величина ЛСП α-діапазону у відведенні Cz була вищою, ніж у відведеннях C3 та C4, що підтверджувалося результатами *post-hoc*-тестування ($P < 0.05$). Значення α-СП у тесті RS були також вищими, ніж в інших тестах. Звернемо увагу на те, що рівень десинхронізації коливань цього діапазону у відведенні C4 в тестах CR та CB був дещо нижчим, ніж у C3, але дана різниця не досягала рівня статистичної значущості (*A*). Зазначимо також, що рівень α-десинхронізації в тесті CR був дещо нижчим у всіх відведеннях згаданої групи.

Подібну тенденцію щодо α-ритму демонструвала й активність, відведена групою фронтальних



Р и с. 3. Динаміка змін ЕЕГ-активності, відведеної електродами двох груп: залежність від виду тесту. *A, B* – ЕЕГ-активність, відведена електродами C3, C4 і Cz, *Б, Г* – електродами F3, F4 і Fz. *A, Б* – активність α-, *В, Г* – β-діапазону. На кожному графіку наведені значення похибки середнього (s.e.m.) для відповідних точок. По осі абсцис – відповідні тести (RS – стан спокою, CL – рух лівою кистю, CR – правою, CB – обома); по осі ординат – значення логарифмічної потужності відповідних спектрів.

електродів (F3, F4, Fz) (рис 3, Б). Тут також рівень ЛСП у сагітальному відведенні Fz був вищим, ніж відповідні рівні у відведеннях F3 та F4 (це також підтверджувалося результатом *post-hoc*-аналізу; $P < 0.05$). Проте така залежність, на відміну від спостережуваної в центральній групі електродів, не досягала статистично значущого рівня (табл. 1).

На відміну від коливань α -діапазону, β -активність, відведена електродами згаданих груп, не виявляла якихось більш-менш яскравих тенденцій у перебігу рухів (рис. 3, В, Г; табл. 1). Це підтверджують результати аналізу ЕЕГ-активності

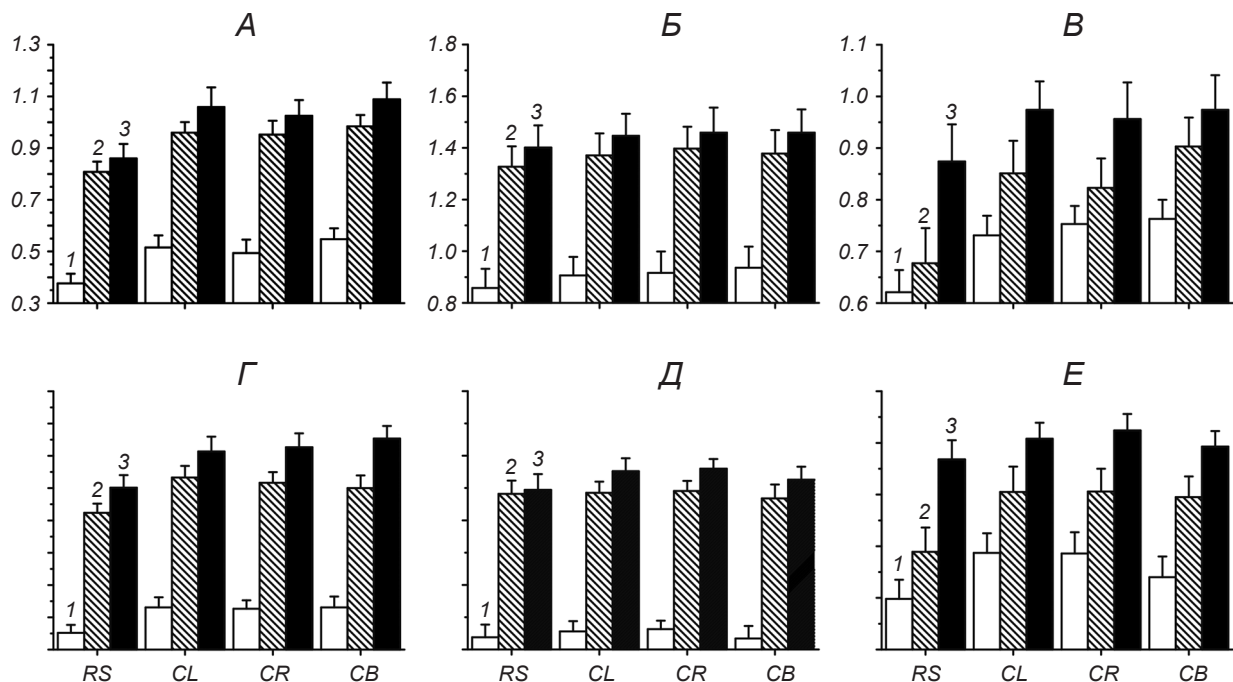
β -діапазону (рис. 2, Б). Можна сказати, що в цілому при виконанні циклічних довільних рухів пальцями кисті β -активність не зазнає істотних змін.

Окремо ми дослідили функціональні зв'язки між ділянками кори на основі оцінок спектра когерентності сигналів, відведених парами електродів. До уваги бралися дві групи електродів – центральна (С3, С4, Сz) і фронтальна (F3, F4, Fz). Загалом було проаналізовано когерентність коливань, відведених дев'ятьма парами електродів: 1) парами центральної групи С3–С4, С3–Сz та С4–Сz; 2) парами фронтальної групи F3–F4, F3–Fz та F4–Fz і 3) централь-

Т а б л и ц я 2. Результати дисперсійного аналізу когерентних зв'язків ЕЕГ-активності, відведеної різними парами електродів

Пари електродів	ЕЕГ-діапазон	фактор тесту (Т)		фактор пари (П)		Т × П	
		F(3, 27)	P	F(2, 18)	P	F(6, 54)	P
С3–С4, С3–Сz, С4–Сz	α	8.77	0.000	166.86	0.000	1.19	0.362
	β	8.52	0.000	266.90	0.000	2.57	0.029
F3–F4, F3–Fz, F4–Fz	α	1.68	0.195	431.28	0.000	0.44	0.851
	β	0.92	0.443	504.45	0.000	2.54	0.031
С3–F3, С4–F4, Сz–Fz	α	7.18	0.001	17.78	0.000	3.28	0.008
	β	3.35	0.033	49.15	0.000	2.90	0.016

Примітка. Т × П означає взаємодію факторів тесту та пари.



Р и с. 4. Динаміка показників когерентності ЕЕГ-коливань, відведених різними парами електродів: залежність від виду тесту. А–В – показники когерентності ЕЕГ-осциляцій α -, Г–Е – β -діапазону. А, Г – відведення парами електродів С3–С4 (1), С3–Сz (2) і С4–Сz (3), Б, Д – парами F3–F4 (1), F3–Fz (2) і F4–Fz (3), В, Е – парами С3–F3 (1), С4–F4 (2) та Сz–Fz (3). По осі абсцис – відповідні тести (RS – стан спокою, CL – рух лівою кистю, CR – правою, CB – обома); по осі ординат – гіперболічні значення когерентності у вигляді середнього значення відповідної величини та її похибки середнього.

но-фронтальними парами C3–F3, C4–F4 та Cz–Fz. При цьому аналізували середні показники ГСК в α - та β -діапазонах. Результати даного аналізу проілюстровані рис. 4, а результати статистичного оцінювання – табл. 2. Відзначимо, що проводився двофакторний дисперсійний аналіз з повторюваними вибірками. За фактори приймалися вид тесту та пара відведень. Перший фактор мав чотири ступеня, а другий – три.

Треба відмітити, що міжпівкульні (C3–C4 та F3–F4) когерентні зв'язки були помітно слабшими, ніж зв'язки сагітально-півкульні (C3–Cz, C4–Cz, F3–Fz, F4–Fz). Зв'язки активності, відведеної сагітальним електродом, з такою у правій півкулі (C4–Cz, F4–Fz) були дещо значнішими, ніж зв'язки з лівою півкулею (C3–Cz, F3–Fz). Подібна тенденція була характерною і для α -, і для β -ритму (рис. 4, А, Б, Г, Д). При цьому треба зазначити, що в α діапазоні різниця між когерентностями в парах C3–Cz та C4–Cz не досягала рівня значущості, що підтверджувалося результатами відповідного *post-hoc*-аналізу ($P > 0.05$). Залежність когерентних зв'язків у α -діапазоні від виду тесту була наступною: відповідна когерентність була нижчою під час тесту RS, ніж у решті тестів. Відмітимо, що фактор «виду тесту» не мав статистично значущого впливу на динаміку величин когерентності в β -діапазоні. В цьому ритмі когерентні зв'язки були приблизно сталими в усіх тестах.

Цікавою була динаміка зміни когерентних зв'язків активності, відведеної групами центральних та фронтальних електродів (рис. 4, В, Е). Статистичний аналіз виявив взаємодію факторів пари відведень та виду тесту. У парах C3–F3, C4–F4 та Cz–Fz спостерігалася дещо відмінна динаміка відповідних величин середніх когерентностей при переході від тесту до тесту. Так, в α -діапазоні когерентність у парах C3–F3 та Cz–Fz була приблизно сталою в різних тестах виконання рухів і більшою в усіх цих випадках, ніж у стані спокою (тест RS). У той же час когерентність у парі C4–F4 спочатку ставала більшою в тесті CL, потім зменшувалася в тесті CR і знову ставала більшою в тесті CB (Б). У β -діапазоні окремі пари відведень також демонстрували певну індивідуальну динаміку залежно від тесту. Так, у парах C3–F3 та C4–F4 спостерігалася збільшення когерентності в «рухових» тестах порівняно з такою в стані спокою. При цьому в «рухових» тестах рівень когерентності був приблизно однаковим. У той же час пара відведень Cz–Fz демонструвала дещо іншу

динаміку когерентності. В цьому разі когерентність збільшувалася в тесті CL порівняно з такою в умовах RS, залишалася такою ж самою в тесті CR і дещо знижувалася в тесті CB (Е). Відмітимо, що наведені результати відповідають лише тенденції, бо відповідні *post-hoc*-тести не вказували на статистичну значущість. Окрема наголосимо, що і в α -, і в β -діапазоні інтенсивності когерентних зв'язків розташовувались у порядку зростання таким чином, що найменші значення спостерігалися в парі C3–F3, середні – в C4–F4, а найбільші – в Cz–Fz. При цьому вірогідність нульової гіпотези у відповідних *post-hoc*-порівняннях досягала рівня $P < 0.05$.

ОБГОВОРЕННЯ

У тестах, проведених на 10 добровольцях, ми вивчали специфіку ЕЕГ-активності під час виконання простих циклічних рухів кистю та пальцями, що включали в себе початкове стискання пальців в кулак з їх подальшими розтисканням і розгинанням. При цьому реалізувалися рухи правою, лівою кистю та обома кистями, причому бімануальні рухи були синфазними і дзеркально симетричними. Результати попередніх досліджень показали, що координація таких бімануальних рухів є досить простою [8]. Окрім того, циклічні рухи є простішими за своєю організацією порівняно з дискретними, коли кожний рух має чітко визначені початок і кінець. Прикладом останніх рухів є рухи досягання, коли людина переміщує кисть руки в якусь певну ділянку операційного простору, а потім повертає її назад. Була висловлена думка, що організація циклічних та дискретних рухів та їх контроль з боку ЦНС помітно розрізняються [12, 13]. Можна припустити, що відносна простота рухів, які досліджувалися в наших тестах, може визначати деякі переваги при спостереженні особливостей активації кори головного мозку, пов'язаної з контролем подібних рухів. Безумовно, в подальших дослідженнях варто було б провести порівняння процесів керування дискретними та циклічними рухами. Важливою особливістю було також те, що виконання тест-рухів відбувалося без жодного зворотного зв'язку, здатного задавати темп рухів або впливати на координацію рухів правої та лівої рук. Раніше вже висловлювалася думка, що обробка пропріоцептивної інформації в ЦНС при виконанні бімануальних рухів не зводиться до такої з про-

стим об'єднанням відповідних сигналів від сенсорного апарату кожної руки [7]. Як стверджується в цитованій роботі, обробка інформації ЦНС у таких рухах в основному базується на обробці сигналів, котрі надходять від домінантної руки. Це певною мірою суперечить нашим результатам, бо в наших тестах активність кори головного мозку в α -діапазоні під час виконання циклічних бімануальних рухів була більше подібною до активності, спостережуваної при унімануальному русі недомінантною рукою (рис. 2, А).

З отриманих нами результатів можна зробити два основних висновки. Перший з них викладений вище. Тип активації кори головного мозку в α -ЕЕГ-діапазоні під час виконання бімануальних рухів більше відповідає типу активації при виконанні тест-руху недомінантною (лівою) рукою. В умовах виконання руху домінантною рукою рівень десинхронізації α -ритму був помітно меншим (рис. 2, А; 3, А, Б). На підставі цього можна зробити припущення, що певні нейронні механізми, використані при організації рухів недомінантною рукою, можуть бути задіяні і під час бімануальних рухів. Другою важливою особливістю було те, що активність кори головного мозку в β -діапазоні під час виконання рухових тест-завдань майже не змінювалася (рис. 2, Б; 3, В, Г). Частково такі висновки були підтверджені в дослідженнях з використанням магнітно-резонансної томографії головного мозку. Так, було помічено, що при реалізації подібних рухів активація зон головного мозку починається з домінантної півкулі мозку, але подібна активність не є якоюсь безпосередньою суперпозицією активності мозку під час виконання рухів окремими руками [14]. Аналіз результатів нашої роботи дозволяє також дійти висновку, що принаймні в α -діапазоні ЕЕГ-активність кори мозку в умовах виконання простих бімануальних рухів не є простою «сумою» активностей, спостережуваних під час виконання відповідних унімануальних рухів. При цьому існують дані, що активність головного мозку, зареєстрована з використанням магнітно-резонансної томографії, взагалі істотно не залежить від того, чи є рухи уні- або бімануальними [15]. У згаданій роботі зауважувалося, що істотно впливати на активність кори мозку може саме тип синхронізації бімануального руху. Зокрема, відзначалося, що синфазні рухи пальців кисті супроводжувались активацією головного мозку іншого типу, ніж протифазні рухи. В наших тестах ми не спостерігали достатньо вираженої залежності

активності β -діапазону від того, був рух уні- чи бімануальним. Додатково з наших даних випливає, що α - та β -ритми в складі ЕЕГ-активності людини мають різне функціональне значення, а їх формування, вірогідно, зумовлено функціонуванням різних нейронних механізмів. Подібні припущення є досить поширеними [16].

Багато досліджень були зосереджені на аналізі можливих нейронних шляхів активації м'язів рук. У таких роботах спеціально вивчали когерентні зв'язки між сигналами ЕМГ, відведеними від відповідних м'язів, та сигналами ЕЕГ, відведеними електродами, які розташовувалися над зонами первинної моторної та додаткової моторної кори [17, 18]. У системі позиціонування електродів «10–20» цим зонам приблизно відповідають центральні електроди С3, С4 та Сz. У зазначених вище і багатьох інших роботах було показано, що існує когерентний зв'язок між електричною активністю м'язів та ЕЕГ-активністю у відповідних зонах кори головного мозку в β - та γ -діапазонах. Ми також проводили подібний аналіз, методика якого була детально описана в інших роботах [19, 20]. У нашому дослідженні нам, проте, не вдалось отримати величини кортико-м'язової когерентності, які б досягали рівня статистичної значущості. Відзначимо, що подібні величини когерентності є значно нижчими, ніж рівні когерентності сигналів власне ЕЕГ. Так, у згаданих роботах [19, 20] коефіцієнти кортико-м'язової когерентності були меншими за 0.1, а іноді вони зменшувалися (десь до 0.02) за рахунок збільшення вікон гармонічного аналізу, що в свою чергу досягалося в умовах збільшення часу проведення експерименту. Як можна також припустити, відсутність значущого когерентного зв'язку між сигналами ЕЕГ та ЕМГ спричинена тим, що рухи в наших експериментах були простими та носили циклічний характер, тобто вони, вірогідно, значною мірою керувалися спінальними нейронними механізмами – спінальними генераторами центральних патернів – з дещо обмеженим залученням кортикальних механізмів. Подібні рухи є досить давніми з філогенетичної точки зору [21]. Також варто відмітити, що кортико-м'язові когерентні зв'язки здебільшого досліджувалися під час застосування рухів, кваліфікованих як дискретні [22].

При порівнянні наших результатів з даними попередніх робіт слід брати до уваги, що когерентні зв'язки між нейронними механізмами півкуль мозку під час виконання бімануального рухового завдання можуть залежати від типу цього завдання.

В наших тестах інтенсивність зв'язків у різних парах відведень, як правило, зростала порівняно з такою в стані спокою (рис. 4), особливо в α -діапазоні. Раніше було проведено дослідження міжпівкульних зв'язків активності α -діапазону в умовах створення бімануальних статичних зусиль різних рівнів [3]. При цьому відмічалось послаблення відповідних зв'язків у центральних відведеннях порівняно з такими в стані спокою.

Окрім того, раніше було виявлено, що рівень міжпівкульної когерентності в α - та β -ЕЕГ-діапазонах може помітно змінюватися в процесі навчання виконанню бімануальних рухів. Це пов'язувалось із функціональними змінами в системі калозального тракту [7]. У наших дослідженнях рухи були досить простими, і їх реалізація не вимагала якогось спеціального навчання. Мабуть, тому ми і не спостерігали істотних змін рівнів когерентності впродовж усього періоду тестування. Відмітимо, що у вищезгаданій статті спеціально відзначалася наявність функціональної різниці між α - та β -ритмами ЕЕГ; це узгоджується з нашими даними.

У наших експериментах така особливість, як домінантність правої руки, певною мірою проявлялася в рівнях когерентних зв'язків ЕЕГ-активності (рис. 4). Так, коефіцієнти когерентності в парах, відповідних внутрішньопівкульним зв'язкам правої півкулі (пари С4–Сz, F4–Fz, С4–F4), були помітно вищими, ніж відповідні значення в лівій півкулі (пари С3–Сz, F3–Fz, С3–F3 відповідно), причому це стосувалось як α -, так і β -ритму. Крім того, відзначимо, що рівень десинхронізації ЕЕГ-коливань у відповідних відведеннях/межах у протилежних півкуль практично не розрізнявся (рис. 3). З цих даних поки що важко зробити якийсь однозначний висновок. Можливо, що даний факт підкреслює важливість саме лівої півкулі при виконанні простих рухів і домінантною, і недомінантною рукою, а також обома руками. Відомо, що істотна активація лівої півкулі відбувається і під час виконання рухів недомінантною рукою. В цьому наші результати узгоджуються з результатами нещодавньої роботи Серрієна та співавт. [4]. У цитованій роботі на основі аналізу даних, отриманих у дослідженні ЕЕГ при виконанні бімануальних рухів різних типів різними групами тестованих (право- та ліворукими), зроблено висновок, що ліва півкуля відіграє особливо важливу роль у плануванні і контролі рухових послідовностей у людей незалежно від домінантності тієї або іншої руки.

Отже, результати нашого дослідження дають підстави для наступних висновків: 1) α - та β -ритми ЕЕГ-активності генеруються різними функціональними підрозділами кори головного мозку; 2) контроль бімануальних рухів не зводиться до такого на основі простої «суперпозиції» команд, що забезпечують контроль унімануальних рухів; 3) при виконанні бімануальних рухів ключову роль можуть відігравати механізми керування рухами недомінантної кінцівки; 4) при виконанні циклічних мануальних рухів спостерігається більший рівень внутрішньопівкульних функціональних зв'язків між нейронними механізмами недомінантної півкулі головного мозку, що може підкреслювати особливу роль протилежної домінантної півкулі при виконанні зазначених рухів.

Робота була виконана за підтримки гранту 0024/RSA2/2013/52 по програмі Rozwój Sportu Akademickiego (Poland).

Експериментальні процедури проводились у відповідності до Хельсинкської декларації 1964 р. та її пізніших поправок щодо дотримання етичних норм. Усі учасники досліджень були попередньо проінформовані про зміст та процедуру експериментів і дали письмову згоду на участь у них.

Автори представленої роботи – Т. Том'як, А. В. Горковенко, В. С. Міщенко і Д. А. Василенко – підтверджують, що у них не існує будь-яких конфліктів щодо комерційних або фінансових відносин, відносин з організаціями або особами, котрі будь-яким чином могли бути пов'язані з дослідженням, а також взаємовідносин співавторів статті.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. N. V. Dounskaia, K. G. Nogueira, S. P. Swinnen, and E. Drummond, "Limitations on coupling of bimanual movements caused by arm dominance: When the muscle homology principle fails," *J. Neurophysiol.*, **103**, No. 4, 2027-2038 (2010).
2. T. I. Abramovich, A. V. Gorkovenko, I. V. Vereshchaka, et al., "Peculiarities of activation of human muscles in realization of cyclic bimanual movements with different organization of the cycles," *Neurophysiology*, **48**, No. 1, 31-42 (2016).
3. J. Long, T. Tazoe, D. S. Soteropoulos, and M. A. Perez, "Interhemispheric connectivity during bimanual isometric force generation," *J. Neurophysiol.*, **115**, 1196-1207 (2015).
4. D. J. Serrien and M. M. Sovijärvi-Spapé, "Hemispheric asymmetries and the control of motor sequences," *Behav. Brain Res.*, **283**, 30-36 (2015).
5. B. A. Kay, J. A. Kelso, E. L. Saltzman, and G. Schoener, "Space-time behavior of single and bimanual rhythmic movements: data and limit cycle model," *J. Exp. Psychol. Human Percept Perform.*, **13**, No. 2, 178-192 (1987).

6. S. C. de Oliveira, "The neuronal basis of bimanual coordination: recent neurophysiological evidence and functional models," *Acta Psychol.*, **110**, Nos. 2/3, 139-159 (2002).
7. J. D. Wong, E. T. Wilson, D. A. Kistemaker, and P. L. Gribble, "Bimanual proprioception: are two hands better than one?" *J. Neurophysiol.*, **111**, No. 6, 1362-1368 (2014).
8. Y. Li, O. Levin, A. Forner-Cordero, R. Ronsse, and S. P. Swinnen, "Coordination of complex bimanual multijoint movements under increasing cycling frequencies: the prevalence of mirror-image and translational symmetry," *Acta Psychol.*, **130**, No. 3, 183-195 (2009).
9. V. Garkavenko, O. Man'kovskaya, T. Omel'chenko, et al., "Effect of cold stimulation of the arm fingers on the spectral/coherent EEG characteristics in humans," *Neurophysiology*, **40**, No. 3, 228-230 (2008).
10. V. Garkavenko, E. Man'kovskaya, T. Omel'chenko, et al., "Modifications of EEG in humans performing cyclic movements by the fingers of the right arm: Effect of local contralateral cooling," *Neurophysiology*, **40**, Nos. 5/6, 369-376 (2008).
11. C. Gerloff, J. Richard, J. Hadley, et al., "Functional coupling and regional activation of human cortical motor areas during simple, internally paced and externally paced finger movements," *Brain*, **121**, No. 8, 1513-1531 (1998).
12. S. Schaal, D. Sternad, R. Osu, and M. Kawato, "Rhythmic arm movement is not discrete," *Nat. Neurosci.*, **7**, No. 10, 1136-1143 (2004).
13. E. G. James, "Nonstationarity of stable states in rhythmic bimanual coordination," *Motor Control*, **18**, No. 2, 184-198 (2014).
14. R. R. Walsh, S. L. Small, E. E. Chen, and A. Solodkin, "Network activation during bimanual movements in humans," *NeuroImage*, **43**, No. 3, 540-553 (2008).
15. M. Toyokura, I. Muro, T. Komiya, and M. Obara, "Relation of bimanual coordination to activation in the sensorimotor cortex and supplementary motor area: analysis using functional magnetic resonance imaging," *Brain Res. Bull.*, **48**, No. 2, 211-217 (1999).
16. F. G. Andres, T. Mima, A. E. Schulman, et al., "Functional coupling of human cortical sensorimotor areas during bimanual skill acquisition," *Brain*, **122**, No. 5, 855-870 (1999).
17. M. A. Perez, D. S. Soteropoulos, and S. N. Baker, "Corticomuscular coherence during bilateral isometric arm voluntary activity in healthy humans," *J. Neurophysiol.*, **107**, No. 8, 2154-2162 (2012).
18. T. W. Boonstra, "The potential of corticomuscular and intermuscular coherence for research on human motor control," *Front. Human Neurosci.*, **7**, 855 (2013).
19. B. A. Conway, D. M. Halliday, S. F. Farmer, et al., "Synchronization between motor cortex and spinal motoneuronal pool during the performance of a maintained motor task in man," *J. Physiol.*, **489**, No. 3, 917-924 (1995).
20. A. M. Amjad, D. M. Halliday, J. R. Rosenberg, and B. A. Conway, "An extended difference of coherence test for comparing and combining several independent coherence estimates: theory and application to the study of motor units and physiological tremor," *J. Neurosci. Methods*, **73**, No. 1, 69-79 (1997).
21. A. de Rugy and D. Sternad, "Interaction between discrete and rhythmic movements: reaction time and phase of discrete movement initiation during oscillatory movements," *Brain Res.*, **994**, No. 2, 160-174 (2003).
22. K. von Carlowitz-Ghori, Z. Bayraktaroglu, F. U. Hohlefeld, et al., "Corticomuscular coherence in acute and chronic stroke," *Clin. Neurophysiol.*, **125**, No. 6, 1182-1191 (2014).