

И. В. ВЕРЕЩАКА¹, А. В. ГОРКОВЕНКО¹, В. И. ХОРЕВИН¹,
А. Н. ТАЛЬНОВ¹, В. В. КОРНЕЕВ¹, А. И. КОСТЮКОВ¹

ОСОБЕННОСТИ АКТИВАЦИИ МЫШЦ ПЛЕЧЕВОГО ПОЯСА И ПЛЕЧА ПРИ “ДВУХСУСТАВНОМ” СОЗДАНИИ ПРЕДПЛЕЧЬЕМ ИЗОМЕТРИЧЕСКИХ УСИЛИЙ РАЗЛИЧНОГО НАПРАВЛЕНИЯ

Поступила 28.04.10

Исследовали центральные моторные команды (ЦМК), поступающие к мышцам, которые сгибают и разгибают плечевой и локтевой суставы во время создания предплечьем произвольных изометрических усилий различного направления, генерируемых согласно визуальному сигналу. Как корреляты интенсивности ЦМК рассматривались текущие амплитуды ЭМГ, отведенных от мышц плечевого пояса и плеча и подвергнутых выпрямлению и низкочастотной фильтрации. Развитие усилия заданного направления осуществлялось в операционном пространстве горизонтальной плоскости при углах 30 град в плечевом суставе (внешний угол относительно фронтальной плоскости) и 90 град – в локтевом. Строили секторные диаграммы логарифмического коэффициента приращения интенсивности ЭМГ-активности указанных мышц для полного набора направлений генерируемого усилия с шагом 15–20 град. Ориентации максимумов ЭМГ-активности конкретных мышц были достаточно близки к направлениям максимальных значений моментов силы, генерируемых этими мышцами. В большинстве случаев сдвиг направления на одну градацию по отношению к максимуму ЭМГ в соответствующей мышце приводил к статистически значимому снижению уровня ЭМГ-активности. Показано, что преимущественная активация мышц, являющихся агонистами для данного направления генерируемого усилия, как правило, сопровождается коактивацией мышца-антагонистов. При формировании “двухсуставных” изометрических усилий наиболее просто организована реализация так называемых синергичных двигательных задач, для которых превалирующее сокращение мышц одинаковой функциональной направленности относительно обоих суставов совпадает (сгибание–сгибание или разгибание–разгибание). Программа “несинергичных” сокращений (сгибание одного и разгибание другого сустава, и наоборот) более сложна; у различных испытуемых могли регистрироваться существенно различающиеся паттерны ЭМГ-активности мышц, воздействующих на эти суставы.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: изометрическое усилие, “двухсуставная” изометрическая моторная реакция, мышцы плеча и плечевого пояса, секторные диаграммы, логарифмический коэффициент приращения интенсивности ЭМГ, “синергичные” и “несинергичные” направления усилий.

ВВЕДЕНИЕ

Целенаправленное усилие, которое развивается по сигналу мышцами конечности в режиме, близком к изометрии, – удобный объект для анализа механизмов управления целенаправленными мотор-

ными реакциями. Цель в соответствующих тестах обычно представляется испытуемому визуально как некий эталонный уровень усилия [1–4]. В исследованиях целенаправленных усилий, развиваемых мышцами руки человека, ранее в основном изучались наиболее простые (“односуставные”) изометрические моторные реакции, в частности сгибательные усилия, развиваемые кистью (направленные на сгибание лучезапястного сустава). При этом был проведен анализ эффектов чередова-

¹Институт физиологии им. А. А. Богомольца НАН Украины, Киев (Украина).

Эл. почта: inna.v@biph.kiev.ua (И. В. Верещака).

ния различных уровней целевого усилия [1, 5]. В то же время изучение особенностей активации мышц руки человека в ходе осуществления более сложных изометрических усилий, в создании которых принимают участие мышцы ряда звеньев конечности, представляет особый интерес. К подобным моторным актам в существенной степени приближаются медленные движения конечности в случаях действия значительных силовых нагрузок [6–9].

В ряде работ “многосуставные” целенаправленные усилия, развиваемые дистальным звеном конечности, рассматриваются как целостный относительно просто организованный моторный акт, в ходе осуществления которого используются сходные программы [10–12]. Согласно гипотезе Бернштейна [13], ЦНС организует движение многосегментной конечности таким образом, чтобы уменьшить для нее число степеней свободы. Основу данного уменьшения могут составлять так называемые синергии, т. е. сходное вовлечение в активность ряда мышц, что приводит к определенному единообразию моторных эффектов их активации. Это облегчает контроль моторных актов в результате упрощения состава объектов управления, реализуемого ЦНС: группы мышц в определенные моменты осуществления того или иного движения действуют синергично, т. е. как единое целое.

Некоторые особенности активации мышц плечевого пояса, плеча и предплечья в условиях изометрии изучены относительно подробно. В частности, были получены данные о развитии максимального изометрического усилия мышцами руки человека при различных позициях руки в рабочем пространстве горизонтальной плоскости [14, 15]. Показано, что максимальная сила, развиваемая в таких условиях мышцами руки, зависит от направления развиваемого усилия и положения конечности в рабочем пространстве.

В нашей работе мы изучали произвольные (генерируемые по сигналу) “двухсуставные” усилия, создаваемые сокращениями мышц плечевого пояса и плеча (т. е. мышц, управляющих движениями плеча и предплечья) в изометрическом режиме; в условиях соответствующих тестов измерялись усилия, создаваемые предплечьем. Исследовалась зависимость характеристик центральных моторных команд (ЦМК), поступающих в данных условиях к указанным выше мышцам, от изменения направления вектора усилия (ВУ). При этом использовалось представление стандартных уровней усилий, ориентированных в 20 направлениях, которые

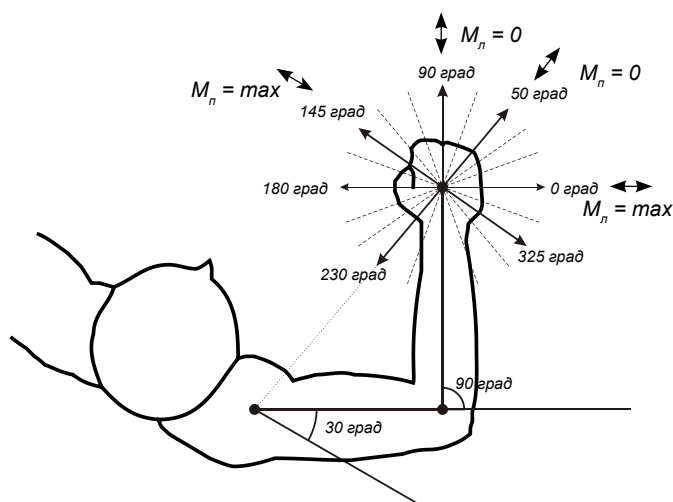
фактически полностью перекрывали операционное пространство движений верхней конечности в горизонтальной плоскости. В ходе развития таких усилий мы регистрировали ЭМГ-активность сгибателей и разгибателей плечевого и локтевого суставов в условиях формирования развиваемых предплечьем изометрических усилий одинаковой амплитуды. Амплитуды выпрямленных и подвергнутых низкочастотной фильтрации ЭМГ рассматривались как корреляты текущей интенсивности ЦМК, поступающих к данным мышцам.

МЕТОДИКА

Исследование было проведено на четырех здоровых добровольцах-мужчинах (возраст от 28 до 60 лет). Все они были правшами и не имели каких-либо нарушений функций опорно-двигательного аппарата и неврологических заболеваний. Двое испытуемых участвовали в тестах дважды; таким образом, всего было проведено шесть серий тестов.

Экспериментальная установка. Во время эксперимента испытуемый, сидя на стуле с регулируемой высотой сидения, кистью правой руки удерживал рукоять устройства, которое позволяло измерять усилие, развиваемое предплечьем и прикладываемое в горизонтальной плоскости к рукояти. Рукоять находилась на уровне плечевого сустава. Рука испытуемого удерживалась в горизонтальном положении с помощью тросового подвеса, поддерживающего ее в области локтя. Измеритель силы представлял собой расположенную вертикально стальную балку-консоль прямоугольного сечения; ее нижний конец крепился неподвижно. Рукоять, удерживаемая кистью, крепилась к верхнему концу балки. Последняя могла предварительно поворачиваться вокруг своей оси и фиксироваться таким образом, чтобы испытуемый прикладывал силу строго перпендикулярно большей оси сечения балки. Степень деформации балки, которая была пропорциональна силе, прилагаемой к рукояти, с высокой точностью измерялась с помощью тензодатчиков, наклеенных с обеих сторон этой балки.

Положение руки во всех тестах было неизменным. Угол в плечевом суставе (внешний угол) составлял 30 град относительно фронтальной плоскости, а угол в локтевом суставе (т. е. между осями плеча и предплечья) равнялся 90 град (рис. 1). Лучезапястный сустав был мягко зафиксирован специальной муфтой для того, чтобы обеспечить раз-



Р и с. 1. Схема проведения эксперимента.

0–180 град – ориентации вектора усилия (ВУ) перпендикулярно оси предплечья; максимальный момент силы при попытках изменения угла в локтевом суставе ($M_n = \max$); 145–325 град – ориентации, связанные с максимальным моментом силы для плечевого сустава ($M_n = \max$); 50–230 град – ориентации ВУ по линии кисть–плечевой сустав; нулевой момент силы для плечевого сустава ($M_n = 0$); направление 90 град соответствует ориентации оси предплечья; нулевой момент силы для локтевого сустава ($M_n = 0$). Стационарный уровень усилия 40 Н.

Р и с. 1. Схема проведения эксперимента.

витие усилия исключительно мышцами плечевого пояса и плеча (сгибателями и разгибателями плечевого и локтевого суставов соответственно), но не мышцами предплечья. Направление генерируемого усилия задавалось стрелкой, установленной перпендикулярно большей стороне сечения консоли. Изменения направления силы сопровождалось поворотом и соответствующей переориентацией сечения консоли.

В отдельных тестах испытуемый должен был воспроизводить эталонное усилие, характеристики которого визуально представлялись на мониторе компьютера путем перемещения маркера-курора по одному из лучей. После двухсекундного периода покоя испытуемый должен был обеспечивать линейное нарастание усилия до уровня 40 Н в течение 2 с и поддерживать данное усилие в течение 6 с. При этом испытуемый должен был стараться максимально точно отслеживать положение маркера эталонной траектории путем перемещения второго маркера, положение которого определялось уровнем развиваемого усилия, измеряемого тензометрическим устройством.

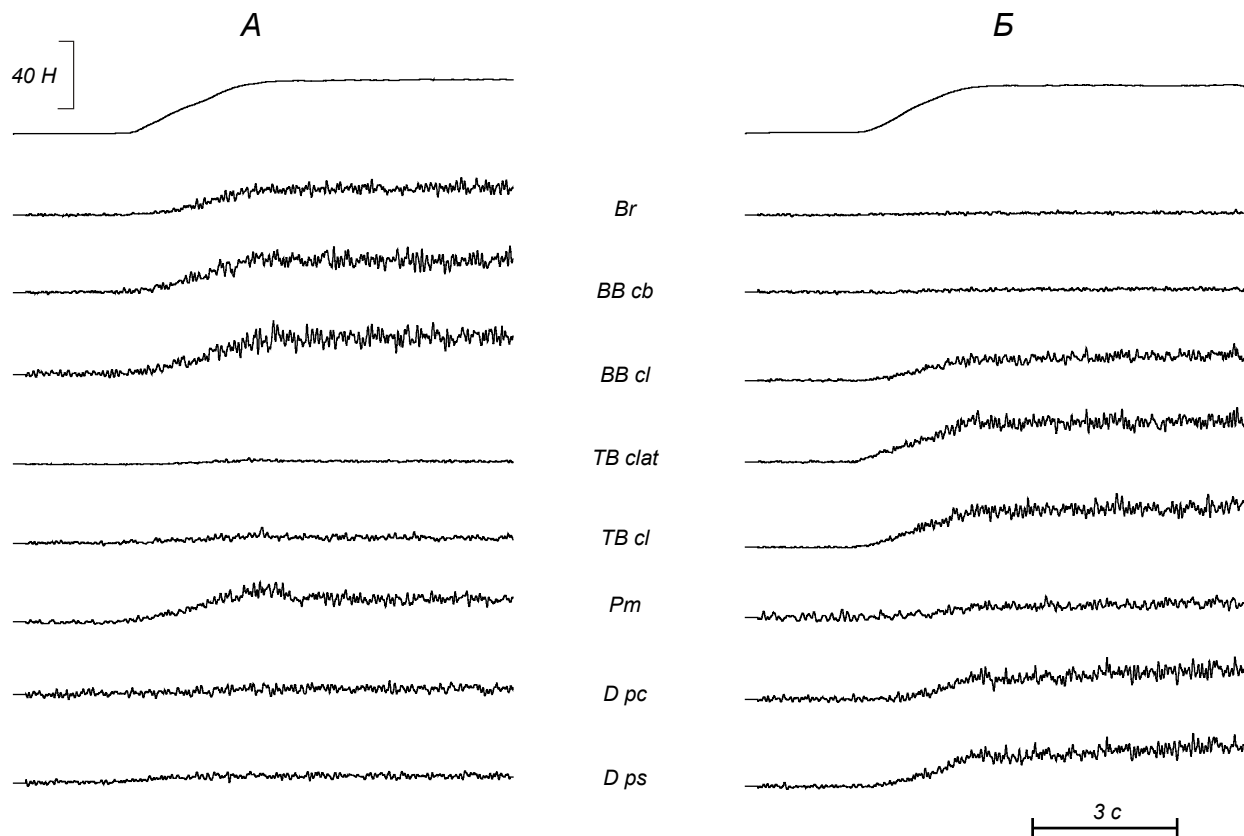
Регистрация ЭМГ. При помощи поверхностных

электродов (“Biopac System EL 503”, США) отводились ЭМГ-сигналы от восьми мышц руки: *m. brachioradialis (Br)*, *m. biceps brachii, caput breve (BB cb)*, *m. biceps brachii, caput longum (BB cl)*, *m. triceps brachii, caput longum (TB cl)*, *m. triceps brachii, caput laterale (TB clat)*, *m. pectoralis major (Pm)*, *m. deltoideus, pars clavicularis (D pc)* и *m. deltoideus, pars scapularis (D ps)*. Применялись усилители с полосой пропускания 0.1–1000 Гц; после усиления сигналы регистрировали с применением второго компьютера и устройства ввода PCI 6071E/6023E (“National Instruments”, США). Частота дискретизации составляла $2 \cdot 10^3 \text{ с}^{-1}$. Оригинальные программы, используемые в экспериментах, были написаны на языке программирования “LABVIEW 6” и “7”. В режиме off-line сигналы ЭМГ подвергались двухполупериодному выпрямлению и низкочастотной фильтрации (цифровой фильтр Баттерворта четвертого порядка с частотой среза 15 Гц). Сигнал, соответствующий развиваемому усилию, также подвергался фильтрации с упомянутыми выше параметрами. После фильтрации сигналы усреднялись по десяти реализациям для каждой ориентации ВУ.

В данных экспериментальных условиях регистрировались ЭМГ, отводимые от указанных выше мышц при 20 направлениях генерации усилия по отношению к предплечью и плечу начиная с направлений, перпендикулярных оси предплечья (0–180 и далее 20–200, 35–215, 50–230, 70–250, 90–270, 110–290, 130–310, 145–325 и 160–340 град). Каждая серия тестов состояла из десяти реализаций усилий; серии разделялась двухминутными периодами отдыха с полным расслаблением мышц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 2 приведены примеры реализации тех экспериментальных задач, когда развитие усилия осуществлялось попыткой сгибания плечевого и локтевого суставов, иными словами, в условиях направления ВУ перпендикулярно оси предплечья – под углом 180 град в принятой нами системе обозначений (А), а также в случае разгибания этих суставов – при значении угла ВУ, равном 325 град (Б). Анализ записей ЭМГ-активности мышц-сгибателей локтевого (*Br*, *BB cl*, *BB cb*) и плечевого (*Pm*) суставов, показал, что во время развития сгибательных усилий скорости увеличения амплитуд ЭМГ-активности флексоров локтя и



Р и с. 2. ЭМГ-активность мышц плечевого пояса и плеча при генерации усилия предплечьем за счет попыток параллельного сгибания (А) и разгибания (Б) плечевого и локтевого суставов.

Приведены записи временного течения усилия при ориентации его вектора 180 (А) и 325 (Б) град и соответствующие записи ЭМГ, отводимых от мышц: *m. brachioradialis* (Br), *m. biceps brachii, caput breve* (BB cb), *m. biceps brachii, caput longum* (BB cl), *m. triceps brachii, caput laterale* (TB clat), *m. triceps brachii, caput longum* (TB cl), *m. pectoralis major* (Pm), *m. deltoideus, pars clavicularis* (D pc), *m. deltoideus, pars scapularis* (D ps).

Р и с. 2. ЕМГ-активність м'язів плечевого пояса та плеча при генерації зусилля передпліччям за рахунок спроб параллельного згинання (А) та розгинання (Б) плечевого й ліктювого суглобів.

двухсуставного сгибателя последнего (BB cb) четко коррелировали со скоростью нарастания усилия, развиваемого предплечьем. После выхода на стационарный уровень усилия 40 Н (4–10-я с) уровень ЭМГ-активности данных мышц оставался практически неизменным. Динамический компонент указанных ЭМГ, как правило, был выражен относительно слабо, и при данных временных параметрах развития усилия он наблюдался преимущественно в сгибателе плечевого сустава Pm. Подобная организация ЦМК в случае изометрической генерации тест-усилия существенно отличается от таковой в условиях реализации изотонических движений в режимах, близких к изотонии. Известно, что ЭМГ исследуемых мышц в этих ситуациях характеризуются наличием хорошо выраженных динамических

компонентов. Таким образом, можно было заключить, что развитие сгибательного усилия предплечьем осуществлялось преимущественно за счет активации флексорных мышц плечевого пояса и плеча, в то время как активность остальных мышц была незначительной.

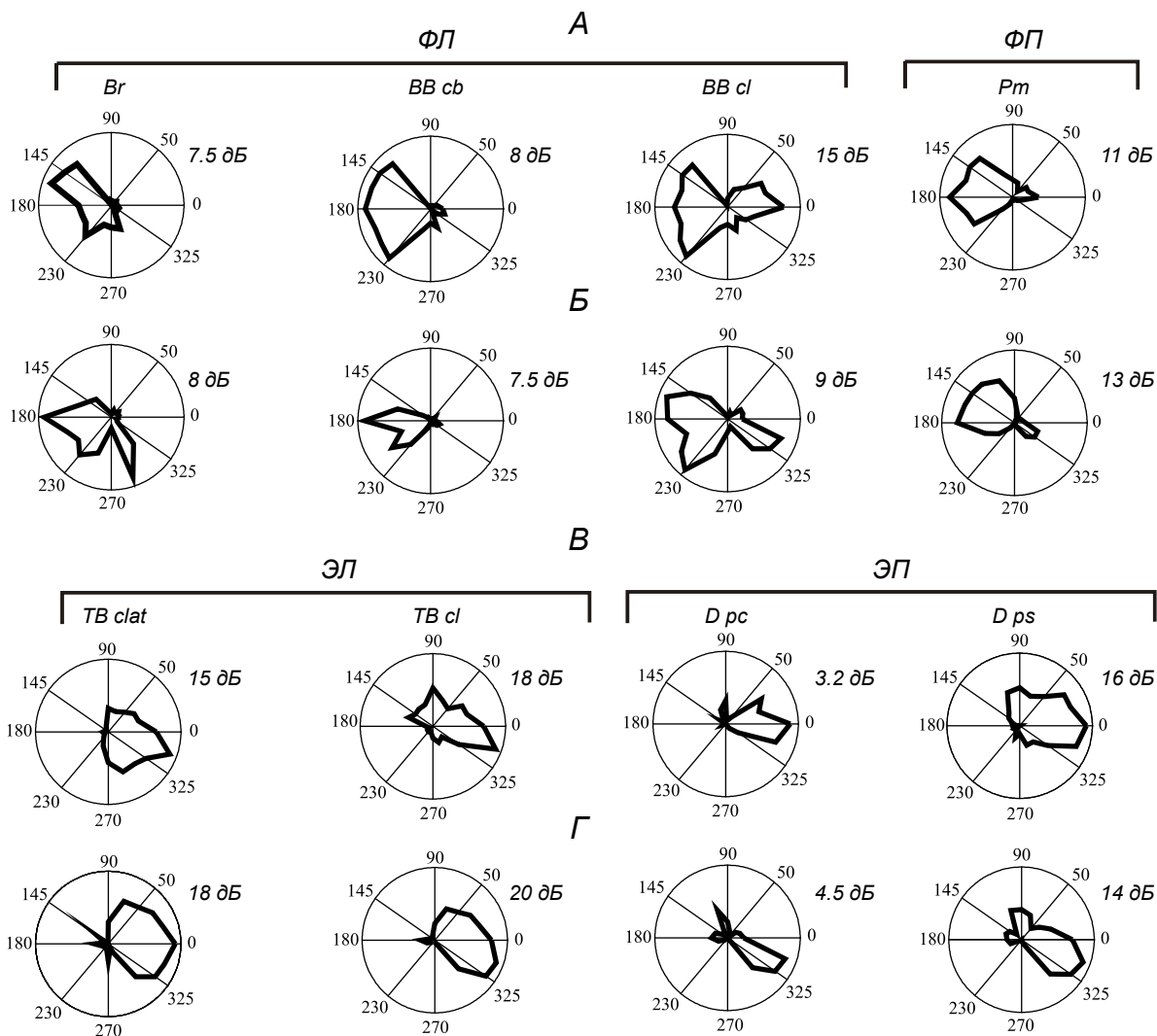
Генерация изометрических усилий, направленных в сторону разгибания обоих суставов, создавалась за счет преимущественной активации экстензоров локтя TB clat и TB cl (трицепс плеча в целом является общим разгибателем плечевого и локтевого суставов, т. е. биартикулярным экстензором), а также активации разгибателя плечевого сустава D ps. Особенности формирования ЭМГ-активности данных мышц в указанной ситуации были во многом сходны с вышерассмотренным случаем гене-

рации сгибательных изометрических усилий. При этом следует отметить, что, в отличие от сгибательных усилий, создание разгибательных усилий сопровождалось большей коактивацией антагонистов (*BBcl*).

Для количественной оценки изменений уровня ЭМГ-активности мышц мы рассчитывали значения логарифмического коэффициента приращения интенсивности (ЛКПИ) ЭМГ:

$$L = 20 \cdot \lg \frac{e_2}{e_1} \text{ (дБ)},$$

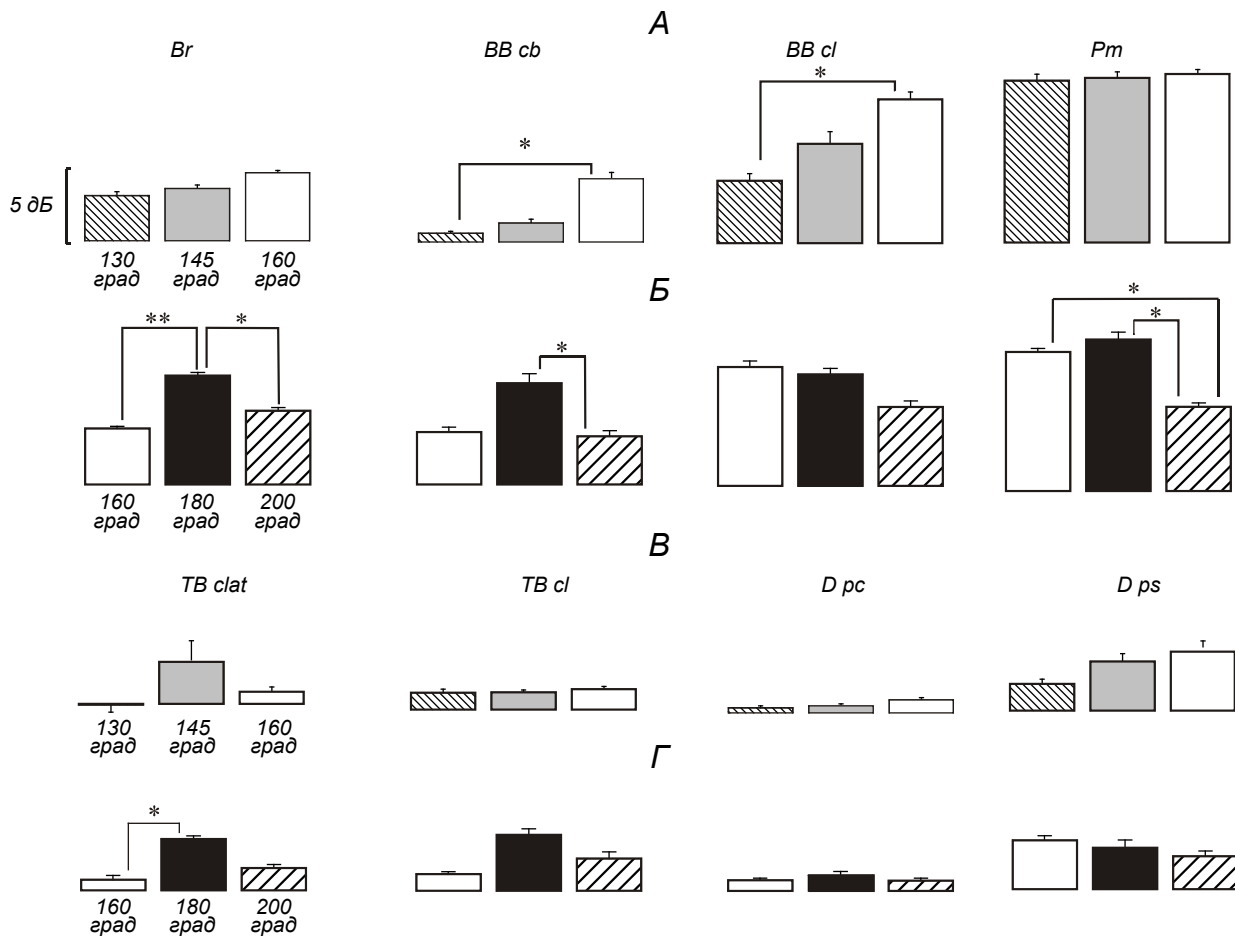
где e_1 – среднее значение амплитуды преобразованного сигнала ЭМГ на начальном участке реализации (0.5–1.5 с) тест-интервала, e_2 – средняя амплитуда такого сигнала в ходе фиксации изометрического усилия на целевом уровне (5–6 с). С использованием полученных значений строили секторные диаграммы, на которых приведены изменения ЛКПИ ЭМГ-активности исследуемых мышц в зависимости от направления ВУ (рис. 3). Использование ЛКПИ как показателя изменений



Р и с. 3. Секторные диаграммы изменений уровня относительной активности мышц плечевого пояса и плеча у двух испытуемых (*А, В* и *Б, Г* соответственно) в зависимости от ориентации усилия, развиваемого предплечьем.

Указаны следующие направления вектора усилия: ось 50–230 град – нулевой момент вращательного усилия для плечевого, 90–270 град – для локтевого сустава; 0–180 град – максимальный момент вращательного усилия для локтевого, 145–325 град – для плечевого сустава. Приведены значения логарифмического коэффициента приращения интенсивности (ЛКПИ) ЭМГ. Калибровка ЛКПИ (дБ) относится к радиусам окружностей на секторных диаграммах. *ФЛ, ФП* – флексоры локтя и плеча соответственно; *ЭЛ, ЭП* – экстензоры локтя и плеча соответственно. Полное название мышц см. в Методике.

Р и с. 3. Секторні діаграми змін рівня відносної активності м'язів плечевого пояса та плеча у двох випробуваних (*А, В* і *Б, Г* відповідно) залежно від орієнтації зусилля, що розвивається передпліччям.



Р и с. 4. Сопоставление значений логарифмического коэффициента приращения (ЛКПИ) ЭМГ-активности мышц плечевого пояса и плеча при генерации предплечьем сгибательного усилия и небольших изменениях вектора усилия (ВУ) вблизи максимумов моментов силы для мышц плечевого пояса и плеча.

A, B – изменения значений ЛКПИ ЭМГ-активности мышц вблизи максимумов моментов вращательных усилий для плечевого, *B, Г* – для локтевого сустава. Приведены значения ЛКПИ ЭМГ для пяти направлений ВУ: 130 (столбики с плотной штриховкой), 145 (серые столбики; максимальный вращающий момент, создаваемый мышцами плечевого пояса), 160 (белые столбики), 180 (черные столбики; максимальный вращающий момент, создаваемый мышцами предплечья) и 200 (столбики с редкой штриховкой) град. Звездочками над столбиками указаны случаи статистически достоверных различий между значениями ЛКПИ ЭМГ-активности данной мышцы при различных ориентациях усилия (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$). Полное название мышц см. в Методике.

Р и с. 4. Співставлення значень логарифмічного коефіцієнта приросту ЕМГ-активності м'язів плечевого пояса та плеча при генерації передпліччям згинального зусилля і невеликих змінах вектора зусилля поблизу максимумів моментів сили для м'язів плечевого пояса та плеча.

уровня ЭМГ-активности обусловлено следующими соображениями. Распределения амплитуд ЭМГ, подвергнутых выпрямлению и фильтрации, не соответствуют нормальному закону; дисперсии этого параметра в интервалах до генерации усилия и после его выхода на стационарный уровень сильно различаются, что затрудняет статистические сравнения. Расчет ЛКПИ позволяет в значительной степени избежать указанных осложнений и использовать широко применяемую размерность (дБ) для описания изменений интенсивности ЭМГ.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что характер активации разных мышц руки при формировании различно ориентированных изометрических “двухсуставных” усилий достаточно сложен. Активация исследуемых мышц у разных испытуемых в данных экспериментальных условиях проявляла некоторые различия, но в целом ее паттерн был относительно стереотипен. Создание усилий, которые обеспечивались попытками сгибания обоих суставов, в основном было связано с хорошо выраженной активацией мышц, сгибающих

эти суставы (*Br*, *BB cb*, *BB cl*, *Pm*), тогда как активность антагонистических экстензорных мышц (*TB cl*, *TB clat*, *D ps*) была малозаметной. Несколько сложнее выглядела активность мышц во время изометрических моторных реакций, ориентированных в сторону разгибания. В данном случае генерация усилия обеспечивалась преимущественно за счет заметной активации мышц-разгибателей плечевого и локтевого суставов, но подобная генерация при этом сопровождалась и заметной коактивацией некоторых флексорных мышц (*Br*, *BB cl*, *Pm*). Следует отметить, что коактивация антагонистов в ходе осуществления усилий, направленных на разгибание обоих суставов, была характерна для односуставных мышц. В то же время биартикулярные флексоры повышали свою активность только в условиях генерации сгибательных изометрических усилий, тогда как при развитии усилия в сторону разгибания повышалась активность биартикулярных экстензоров.

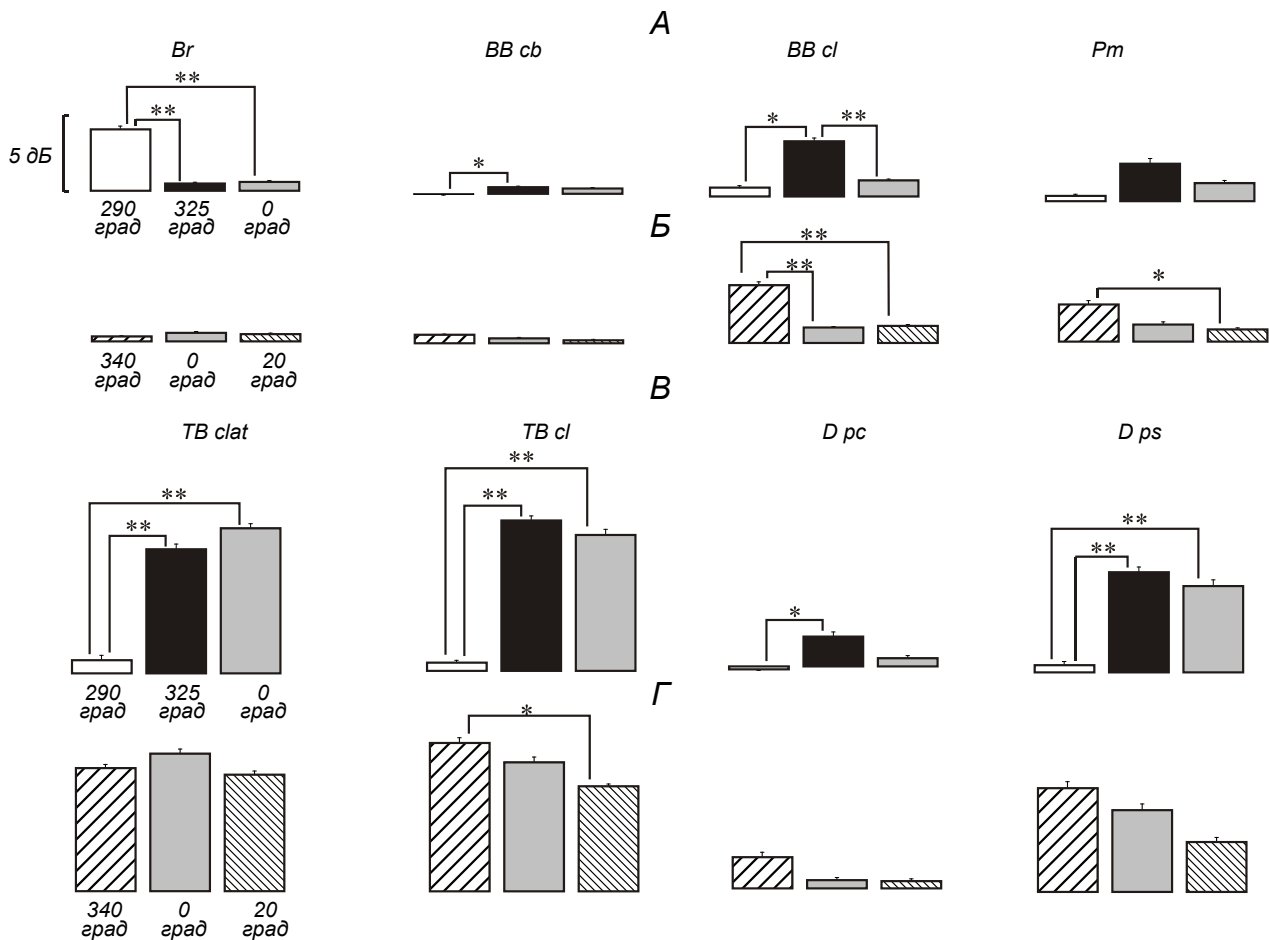
При развитии усилия, обеспечиваемого попыткой сгибания плечевого сустава (угол ВУ 90 град), активировалась мышца плечевого пояса, сгибающая этот сустав (*Pm*), причем коактивировался и разгибатель локтевого сустава *TB clat* (рис. 3). В случае создания усилия противоположного направления (270 град) выраженная активация экстензоров плеча отсутствовала. Можно предположить, что данное усилие могло частично формироваться за счет сопутствующего сокращения мышц спины. Одновременная параллельная активация *Br*, *BB cb* и *BB cl*, по-видимому, необходима для более жесткой фиксации угла в локтевом суставе.

На рис. 4 и 5 представлено сопоставление изменений ЛКПИ ЭМГ-активности исследуемых мышц в зависимости от изменения направления развиваемого усилия вблизи максимумов моментов силы для мышц плечевого пояса и плеча. С увеличением значения угла ориентации, когда генерация усилия обеспечивалась попыткой одновременного сгибания плечевого и локтевого суставов, происходило постепенное повышение уровня активности флексорных мышц, сгибающих оба сустава (рис. 4). При этом, когда момент силы относительно плечевого сустава становился максимальным (угол ВУ 145 град), формирование усилия происходило преимущественно за счет существенного увеличения уровня активности односуставного сгибателя предплечья (*BB cl*), двухсуставного сгибателя локтевого и плечевого суставов (*BB cb*) и сгибателя плеча (*Pm*). Следует обратить внимание на то, что мак-

симумы ЭМГ-активности сгибателей предплечья и плеча были несколько сдвинуты во времени; они фактически совпадали с временами генерации максимальных вращающихся моментов в этих суставах для данного расположения звеньев конечности. В указанной позиции генерация усилия сопровождалась хорошо выраженной активацией мышц, сгибающих локтевой (*Br*, *BB cb*) и плечевой (*Pm*) суставы. Сопутствующая коактивация экстензоров (*TB clat* и *TB cl*) также была заметной. Наиболее существенные (статистически достоверные) различия между значениями ЛКПИ ЭМГ-активности сгибателей плеча и предплечья наблюдались при сравнении реализаций со следующими направлениями усилия: 160 и 180 ($P < 0.01$), 130 и 160, 180 и 200, 160 и 180, 160 и 200 ($P < 0.05$) град.

С изменением направления развиваемого усилия, когда оно начинало обеспечиваться попыткой разгибания обоих суставов, происходило существенное увеличение активности экстензорных мышц, в то время как уровень активности сгибателей значительно снижался (рис. 5). Развитие вращательного момента в плечевом суставе при увеличении значения угла ВУ осуществлялось за счет преимущественной активации двухсуставного разгибателя (*TB cl*) и односуставных экстензоров плеча (*D ps*, *D ps*) на фоне некоторой коактивации сгибателей локтевого (*BB cl*) и плечевого (*Pm*) суставов, на что указывали статистически значимые изменения значений ЛКПИ их ЭМГ-активности. Достаточно выраженной была активность *TB clat* в условиях ориентации усилия в направлении 0 град (максимальный момент силы для локтевого сустава) по сравнению с таковой в случае близкорасположенных направлений формирования усилия (340 и 20 град). Достигнув своего максимума в области 325 град (максимальный вращающий момент в плечевом суставе) уровни ЭМГ-активности общего экстензора (*TB cl*) и мышц, разгибающих плечевой сустав (*D ps*, *D ps*), начинали уменьшаться при некотором повышении активности разгибателей локтя.

На секторных диаграммах можно выделить участки, в пределах которых усилие, развиваемое предплечьем, формируется в результате преимущественной активации определенных мышечных групп. На основании анатомического строения исследуемые мышцы были разделены на функциональные группы: сгибатели локтя (*Br*, *BB cl*), биартикулярные сгибатели (*BB cb*), разгибатели локтя (*TB clat*), биартикулярные разгибатели (*TB cl*), сги-



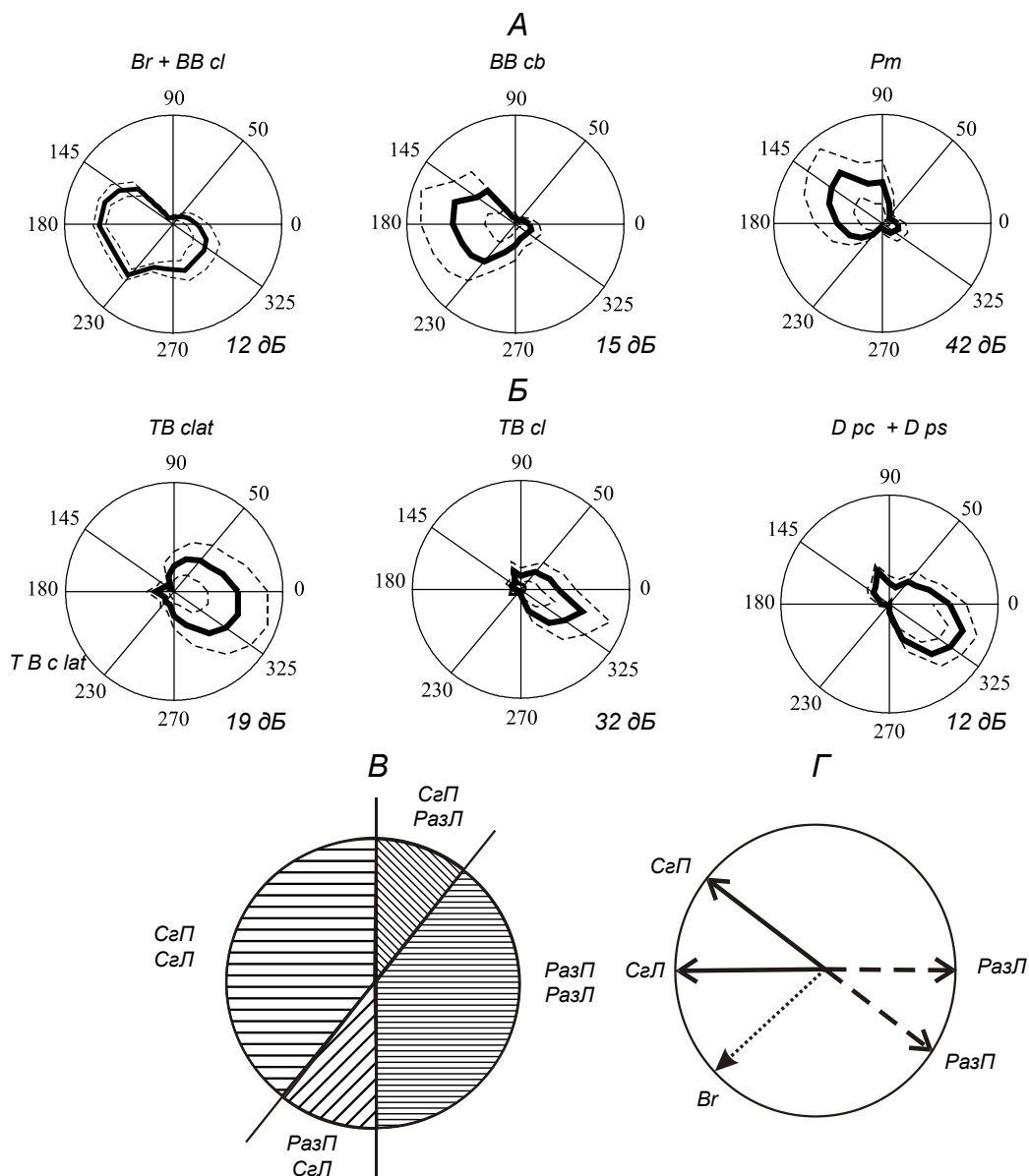
Р и с. 5. Сопоставление значений логарифмического коэффициента приращения интенсивности (ЛКПИ) ЭМГ-активности мышц плечевого пояса и плеча при генерации предплечьем разгибательного усилия и небольших изменениях вектора усилия (ВУ) вблизи максимумов моментов силы для мышц плечевого пояса и плеча.

Приведены значения ЛКПИ ЭМГ для пяти направлений ВУ: 290 (белые столбики), 325 (черные столбики; максимальный вращающий момент, создаваемый мышцами плечевого пояса), 340 (столбики с редкой штриховкой), 0 (серые столбики; максимальный вращающий момент, создаваемый мышцами предплечья) и 20 (столбики с плотной штриховкой) град. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

Р и с. 5. Співставлення значень логарифмічного коефіцієнта приросту інтенсивності ЕМГ-активності м'язів плечевого пояса та плеча при генерації передпліччям розгинального зусилля і невеликих змінах вектора зусилля поблизу максимумів моментів сили для м'язів плечевого пояса та плеча.

батели (*Pm*) и разгибатели (*D pc*, *D ps*) плеча. Измерения относительных уровней ЭМГ-активности исследуемых групп мышц осуществлялись согласно расчету значений ЛКПИ для ЭМГ мышц, упомянутых выше. Для каждого испытуемого по всем направлениям ВУ рассчитывались отношения значений усредненных конечных уровней ЭМГ к начальным. Затем были усреднены данные по каждой группе мышц по шести экспериментам и построены соответствующие секторные диаграммы (рис. 6). Проведенный анализ позволил выделить преимущественные секторы активности для каждой груп-

пы мышц. Направление таких секторов для сгибателей локтя, биартикулярных флексорных мышц и сгибателей плеча совпадало с ориентацией развиваемого усилия в сторону сгибания предплечья. Такая же тенденция наблюдалась в группе биартикулярных разгибателей (мышц, которые разгибали локтевой и плечевой суставы при реализации усилия, ориентированного в сторону разгибания предплечья). Следует отметить, что секторы активности экстензоров имели более избирательный характер, чем таковые для флексорных мышц. В данной ситуации сгибатели плечевого и локте-



Р и с. 6. Секторные диаграммы изменения уровня активности отдельных функциональных групп мышц плечевого пояса и плеча в зависимости от направления усилия, генерируемого предплечьем (усреднение по данным для четырех испытуемых в шести экспериментах).

А – секторы активности, построенные по усредненным данным для каждой функциональной группы мышц: сгибателей локтя (*Br*; *BB cl*), биартикулярные сгибатели (*BB cb*), сгибатели плеча (*Pm*); *Б* – то же, что и на *А*, но для разгибателей локтя (*TB clat*), биартикулярных разгибателей (*TB cl*) и разгибателей плеча (*D ps*, *D ps*). Пунктирными линиями обозначены границы стандартного отклонения усредненных значений логарифмических коэффициентов приращения интенсивности ЭМГ. *В* – схематическое разделение направлений генерируемого усилия по совпадению или несовпадению направлений возможного движения в суставах. Выделены секторы “синергичной” и “несинергичной” направленности результирующего усилия по совпадению или несовпадению этих направлений: *СзП*, *СзЛ* – сгибание плеча и локтя соответственно; *РазП*, *РазЛ* – разгибание плеча и локтя соответственно. *Г* – схематическое изображение векторов направленности действия силы мышц, сгибающих и разгибающих плечевой и локтевой суставы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Р и с. 6. Секторні діаграми зміни рівня активності окремих функціональних груп м'язів плечевого пояса та плеча залежно від напрямку зусилля, генеруемого передпліччям (усереднення за даними для чотирьох випробуваних у шести експериментах).

вого суставов (*Br*, *BBcl* и *Pm*) могли коактивироваться в случае создания разгибательных усилий. Схематическое разделение направлений генерируемого усилия соответственно совпадению или несовпадению направлений возможного движения в суставах приведено на рис. 6, *В*. В секторах совпадения направлений (сгибание или разгибание в обоих суставах) была заметна превалирующая активация соответствующих мышечных групп (т. е. сгибателей или разгибателей), которая сопровождалась небольшой коактивацией антагонистов. Фокус активности соответствующих мышц располагался вблизи центральной части этих секторов, и значения ЛКПИ ЭМГ постепенно уменьшались к их краям. Векторы направленности действия силы мышц-сгибателей и разгибателей, построенные на основании упрощенного биомеханического моделирования (Γ), указывают на их соответствие направлениям фокусов усредненных секторных диаграмм ЭМГ-активности соответствующих мышц.

Заметно более сложными выглядели ситуации с ориентацией усилий, обеспечиваемых противоположной направленностью возможных движений в суставах, т. е. сгибанием в локтевом и разгибанием в плечевом суставе (сектор 230–270 град), и наоборот – разгибанием в локтевом и сгибанием в плечевом суставе (сектор 50–90 град) (рис. 6, *А*, *Б*). В данных секторах направленности результирующего усилия, развиваемого предплечьем, была необходима координированная активация мышц-антагонистов, принадлежащих к различным суставам. При этом сокращение сгибательных мышц, действующих на один сустав, сопровождается активацией разгибателей другого. Таким образом, можно говорить о “несинергичных” ориентациях усилий (секторы 50–90 и 230–270 град), в отличие от более “удобных” синергичных сокращений (секторы 110–215 и 290–35 град) (*А*, *Б*). Кроме того, в силу специфики расположения векторов действия силы мышц и больших значений углов между векторами (сгибание плеча – разгибание локтя и сгибание локтя – разгибание плеча на Γ) их геометрическое суммирование было явно менее эффективным. По-видимому, существенный вклад в генерацию силы в одном из двух секторов “несинергичных” сокращений (230–270 град) могут вносить односуставные мышцы, сгибающие локтевой сустав, – *Br* и *m. brachialis* (отведение ЭМГ от последней в данной работе не проводилось). В пользу такого предположения может свидетельствовать широкий сектор ЭМГ-активности *Br*, наблюдавшейся в наших экспериментах (Γ).

ОБСУЖДЕНИЕ

Мы изучали особенности центральной координации мышечной активности при развитии усилия предплечьем в режиме изометрических сокращений. В рамках данного экспериментального подхода анализ соответствия параметров указанных целенаправленных изометрических моторных реакций (ВУ и ЭМГ-активность мышц, которые обеспечивают развитие такого усилия) позволяет исследовать характеристики ЦМК, поступающих к мышцам, которые принимают участие в сгибании и разгибании плечевого и локтевого суставов. Это дало возможность сопоставить при одних и тех же условиях участие агонистов и антагонистов, воздействующих на плечо и предплечье, в формировании окончательных моторных реакций – целенаправленных “двухсуставных” изометрических усилий, которые развиваются предплечьем. Данные, полученные в настоящей работе, свидетельствуют о том, что в целом в условиях “медленной” изометрической активации мышц плечевого пояса и плеча усилие формируется за счет сокращения мышц-агонистов. Иными словами, в случае формирования усилия, ориентированного в сторону сгибания предплечья, происходит преимущественная активация мышц-сгибателей локтя (*Br*, *BB cl*, двухсуставной *BB cb* [16, 17]) и сгибателя плеча (*Pm*) при незначительной активации мышц-разгибателей (или ее отсутствии). В то же время в условиях разгибательного усилия, развиваемого предплечьем, в большей степени активируются разгибатели плеча (*D pc*, *D ps*) и локтя (*TB cl*, *TB clat*), но наблюдается также заметный уровень активации сгибателей. Эти данные находятся в соответствии с результатами ранее выполненных работ [7, 9], свидетельствующими о том, что формирование “медленных” изометрических усилий руки человека обусловлено преимущественной активацией мышц-агонистов относительно возможных движений. В то же время наши тесты показали, что при всех направлениях генерации усилия происходит коактивация мышц того или иного уровня, являющихся антагонистами по отношению к указанному возможному движению. Это относится как к “сгибающим”, так и к “разгибающим” усилиям.

Все восемь изученных в нашей работе мышц обнаруживали определенную степень активации в зависимости от угла ориентации ВУ (20 градаций). Различия в коактивационных паттернах исследуемых мышц были отчетливо заметны. Таким обра-

зом, при реализации изометрических моторных реакций, которые обеспечивались попыткой сгибания плечевого и локтевого суставов, полученная комбинация ЭМГ-активности мышц, сгибающих эти суставы, указывает на повышение активности мышц данной группы, в то время как разгибатели соответствующих суставов расслабляются. И наоборот, в условиях генерации усилия, ориентированного в сторону разгибания упомянутых суставов, существенный вклад в формирование усилия обеспечивается экстензорами обоих суставов. В данном случае, однако, флексорные мышцы, сгибающие локтевой и плечевой суставы, также демонстрировали заметное повышение уровня ЭМГ-активности. Сгибатель локтя (*BB cl*) обнаруживал активность при генерации усилий в большинстве направлений, в том числе и тех, когда усилия были направлены в сторону разгибания. Вероятно, это было обусловлено тем, что указанная мышца в нашей экспериментальной парадигме не только играет роль сгибателя предплечья, но и стабилизирует головку плечевой кости, прижимая ее своим сухожилием к суставной поверхности лопатки [18]. Активное участие *Br* в генерации “двухсуставных” изометрических усилий, в том числе и усилий, направленных вдоль оси предплечья (нулевой момент силы для локтевого сустава), может быть результатом полифункциональности данной мышцы и ее участия не только в сгибании предплечья, но и в пронации последнего и стабилизации угла в локтевом суставе [19]. Обнаруженные в нашей работе закономерности коактивации мышц локтя и плеча подтверждают положение о комплексном характере ЦМК, управляющих сложными моторными реакциями. Полученные результаты о синергичности взаимоотношений различных мышц плечевого пояса и плеча при генерации изометрических “двухсуставных” усилий находятся в соответствии с данными, полученными в экспериментах на обезьянах. Результаты подобных опытов свидетельствуют о том, что нейроны, контролирующие произвольные сокращения отдельных мышц конечностей, распределены по поверхности моторной коры весьма широко; таким образом, одни и те же мышцы могут активироваться от разных участков последней. Кроме того, показано, что терминалы кортико-спинальных аксонов дивергируют ко многим спинальным мотонейронам, иннервирующим более одной мышцы [20]. Наличие относительно широкого кортикального представительства отдельных мышц и перекрытие участков коры, иннервирую-

щих эти мышцы, могут объяснить тот факт, что одни и те же моторные эффекты (изометрические “двухсуставные” усилия при разных направлениях) обусловлены сокращением либо разных мышц, либо одних и тех же мышц, но с разной интенсивностью. Вероятно, что такая организация моторного контроля и обеспечивает гибкость и функциональную избыточность костно-мышечной системы [21, 22].

В ходе наших тестов выяснилось, что генерация усилия, развиваемого предплечьем, создается в случаях совпадения направлений возможных движений в суставах преимущественно мышцами-агонистами по отношению к упомянутым движениям. По-видимому, такая организация “синергичных” усилий наиболее проста для реализации. Более сложный характер проявляет организация моторных команд при противоположной направленности возможных движений в суставах, когда для создания “двухсуставного” усилия суммирование сил, развиваемых мышцами-агонистами для соответствующих движений, будет нуждаться в создании некой дополнительной силы. Нельзя исключать возможности того, что в развитие подобных усилий вовлекаются мышцы, отведение ЭМГ-активности от которых в условиях настоящих тестов затруднительно, а во многих случаях и практически невозможно (например, в силу их глубокого расположения). Прежде всего, это относится к глубоким мышцам плечевого пояса – надостной (*m. supraspinatus*), подостной (*m. infraspinatus*), подлопаточной (*m. subscapularis*) и большой круглой (*m. teres major*), которые не только управляют положением головки плечевой кости, но также участвуют в формировании усилий, направленных на сгибание плеча, его отведение, приведение и вращение наружу. Нельзя также исключать возможности добавления силового компонента к результирующему усилию, развиваемого предплечьем, за счет произвольной (и плохо контролируемой испытуемыми) активации мышц спины. Особенно заметно это может сказываться при “несинергичных” ориентациях усилия.

Мы особо отметили наличие областей спада и увеличения уровня активности исследуемых мышц при изменении ориентации ВУ. Генерация усилия, развиваемого предплечьем, за счет попытки сгибания в плече и локте создавалась в основном флексорами обоих указанных суставов. При увеличении значения угла ВУ уровень их ЭМГ-активности, достигнув своего максимума в области 180 град, сно-

ва уменшался. В отличие от сгибательных усилий, реализация разгибательных усилий за счет попытки экстензии обоих суставов осуществлялась преимущественно за счет значительного повышения уровня активности экстензорных мышц плечевого пояса (максимум активности в области 325 град) и некоторой коактивации флексорных мышц плеча (сгибателей локтя). Для разгибателей локтя аналогичной областью являлся угол вблизи 0 град.

Одной из причин возникновения такого различия между описанными выше паттернами активности мышц-сгибателей и разгибателей плечевого и локтевого суставов является, как уже указывалось выше, многокомпонентность ЦМК, адресованных флексорам и экстензорам обоих упомянутых суставов. При этом необходимо отметить, что в данном случае организация ЦМК в значительной степени зависит от биомеханических параметров – направления ВУ, суставных углов, длины сегментов руки и анатомических особенностей мышц испытуемого, особенностей крепления исследуемых мышц к костям скелета [2, 10, 12, 23]. Возможно, что такие особенности активации мышц в условиях изометрии требуются не только для генерации заданного усилия, но и для обеспечения параметров, косвенно необходимых для осуществления определенного силового воздействия, т. е. для создания достаточной механической жесткости системы туловище–плечо–предплечье. Поскольку мы не могли регистрировать активность полных поясных наборов мышц-агонистов по отношению к той или иной моторной реакции, нельзя исключить возможности того, что существуют более сложные отношения между организацией ЦМК и направлением развиваемого усилия. Данный аспект требует дальнейшего изучения.

*І. В. Верещака¹, А. В. Горковенко¹, В. І. Хоревін¹,
А. М. Тальнов¹, В. В. Корнєєв¹, О. І. Костюков¹*

ОСОБЛИВОСТІ АКТИВАЦІЇ М'ЯЗІВ ПЛЕЧОВОГО ПОЯСА ТА ПЛЕЧА ПРИ "ДВОСУГЛОБОВОМУ" СТВОРЕННІ ПЕРЕДПЛІЧЧЯМ ІЗОМЕТРИЧНИХ ЗУСИЛЬ РІЗНОГО НАПРЯМКУ

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

Резюме

Досліджували центральні моторні команди (ЦМК), які надходять до м'язів, згинаючих і розгинаючих плечовий і лік-

твовий суглоби під час створення передпліччям довільних ізометричних зусиль різного напрямку, котрі генеруються згідно з візуальним сигналом. Як кореляти інтенсивності ЦМК розглядали поточні амплітуди ЕМГ, відведених від м'язів плечевого пояса та плеча і підданих випрямленню та низькочастотній фільтрації. Розвиток зусилля заданого напрямку здійснювався в операційному просторі горизонтальної площини при кутах 30 град у плечовому суглобі (зовнішній кут щодо фронтальної площини) та 90 град – у ліктьовому. Будували секторні діаграми логарифмічного коефіцієнта приросту інтенсивності ЕМГ-активності вказаних м'язів для повного набору напрямків генерованого зусилля з кроком 15–20 град. Орієнтації максимумів ЕМГ-активності певних м'язів були досить близькими до напрямків максимальних значень моментів сили, що генеруються цими м'язами. У більшості випадків зміна напрямку на одну градацію відносно максимуму ЕМГ у відповідному м'язі призводила до статистично значущого зниження рівня ЕМГ-активності. Показано, що переважна активація м'язів, котрі є антагоністами для даного напрямку генерованого зусилля, як правило, супроводжується коактивацією м'язів-антагоністів. При формуванні „двосуглобових” ізометричних зусиль найпростіше організована реалізація так званих синергічних моторних завдань, для яких переважно скорочення м'язів однакової функціональної спрямованості відносно обох суглобів співпадає (згинання–згинання або розгинання–розгинання). Програма “несинергічних” скорочень (згинання одного й розгинання іншого суглоба, та навпаки) є більш складною; у різних випробуваних могли реєструватись істотно різні патерни ЕМГ-активності м'язів, діючих на ці суглоби.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Д. А. Василенко, Б. Я. Пятигорский, А. Э. Иванов, Д. Д. Василенко, “Целенаправленные усилия, развиваемые запястьем человека: силовые траектории в условиях повторения и случайного чередования различных уровней цели”, *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **1** (25), № 5, 389-399 (1993).
2. R. Osu and H. Gomi, “Multijoint muscle regulation mechanisms examined by measured human arm stiffness and EMG signals,” *J. Neurophysiol.*, **81**, 1458-1468 (1999).
3. P. Pan, A. Michael, J. Peshkin, et al., “Static single-arm force generation with kinematic constraints,” *J. Neurophysiol.*, **93**, 2752-2765 (2005).
4. F. A. Mussa-Ivaldi, N. Hogan, and E. Bizzi, “Neural, mechanical, and geometric factors subserving arm posture in humans,” *J. Neurosci.*, **5**, 2732-2743 (1985).
5. В. Я. Пятигорский, А. Э. Иванов, “Изометрические усилия, развиваемые запястьем руки человека: силовые траектории при наличии и отсутствии визуальной цели”, *Нейрофизиология*, **23**, № 1, 25-34 (1991).
6. A. N. Tal'nov, S. G. Serenko, S. S. Strafun, et al., “Analysis of the electromyographic activity of human elbow joint muscles during slow linear flexion movement in isotorque conditions,” *Neuroscience*, **90**, No. 3, 1123-1136 (1999).
7. N. V. Donskaia, C. J. Ketcham, and G. E. Stelmach, “Influence of biomechanical constraints on horizontal arm movements,” *Motor Control*, **6**, 368-389 (2002).

8. А. М. Тальнов, С. Г. Сіренко, О. В. Агулова та ін., “Роль динамічних та стаціонарних компонентів моторної команди у формуванні рівноважного стану при найпростіших цілеспрямованих рухах”, *Нейрофізіологія / Neurophysiology*, **30**, № 6, 508-511 (1998).
9. А. И. Костюков, А. И. Тальнов, С. Г. Сиренко и др., “Управление экстензорами локтя человека при осуществлении медленных целенаправленных разгибательных движений предплечья”, *Нейрофізіологія / Neurophysiology*, **33**, № 1, 60-69 (2001).
10. C. Chez and J. Gordon, “Trajectory control in targeted force impulses. I. Role of opposing muscles,” *Exp. Brain Res.*, **67**, No. 2, 225-240 (1987).
11. P. I. Cordo, “Mechanisms controlling accurate changes in elbow torque in humans,” *J. Neurosci.*, **7**, No. 2, 432-442 (1987).
12. J. Gordon and C. Chez, “Trajectory control in targeted force impulses. II. Pulse height control,” *Exp. Brain Res.*, **67**, No. 2, 241-252 (1987).
13. Н. А. Бернштейн, *Физиология движений и активность*, Наука, Москва (1990).
14. E. J. Nijhofa and D. A. Gabriel, “Maximum isometric arm forces in the horizontal plane,” *J. Biomech.*, **39**, 708-716 (2006).
15. B. M. van Bolhuis, A. M. Gielen, and G. J. van Ingen Schenau, “Activation patterns of mono- and bi-articular muscles as a function of force and movement direction of the wrist in human,” *J. Physiol.*, **1**, 313-324 (1998).
16. В. П. Воробьев, Р. Д. Синельников, *Атлас анатомии человека*, Медгиз, Москва, Ленинград (1948).
17. A. S. Levy, B. T. Kelly, S. A. Lintner, et al., “Function of the long head of the biceps at the shoulder: electromyographic analysis,” *J. Should. Elbow Surg.*, **10**, No. 3, 250-255 (2001).
18. G. Sakurai, J. Ozaki, Y. Tomita, et al., “Electromyographic analysis of shoulder joint function of the biceps brachii muscle during isometric contraction,” *Orthop. Relat. Res.*, **35**, No. 4, 123-131 (1998).
19. M. R. Boland and T. Spigelman, “The function of brachioradialis,” *J. Hand. Surg.*, **33**, No. 10, 1853-1859 (2008).
20. T. Krakauer and C. Chez, “Voluntary movement,” in: *Principles of Neural Sciences*, E. R. Kandel and T. M. Jessel (eds.), New York (2000), pp. 756-781.
21. A. G. Feldman, “Referent configuration of the body: a global factor in the control of multiple skeletal muscles,” *Exp. Brain Res.*, **155**, No. 3, 579 (2004).
22. V. Martin, J. P. Scholz, and G. Schöner, “Redundancy, self-motion, and motor control,” *Neural Comput.*, **21**, No. 5, 371-414 (2009).
23. А. В. Горковенко, А. Н. Тальнов, В. В. Корнеев, А. И. Костюков, “Особенности активации мышц плеча и плечевого пояса человека при выполнении произвольных двухсуставных движений руки”, *Нейрофізіологія / Neurophysiology*, **41**, № 1, 48-56 (2009).