

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (КОГНИТИВНОЙ) ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

УДК 612.763:612.743

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ПАТТЕРНЫ КОРТИКО-МЫШЕЧНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПРИ ЛОКОМОЦИИ

© 2023 г. С. А. Моисеев¹, *, Р. М. Городничев¹

¹Великолукская государственная академия физической культуры и спорта, Великие Луки, Россия

*e-mail: sergey_moiseev@vlgafc.ru

Поступила в редакцию 07.11.2022 г.

После доработки 29.05.2023 г.

Принята к публикации 03.07.2023 г.

В работе рассматриваются синергетические эффекты, проявляющиеся на кортикальном и мышечном уровнях при локомоторной активности, выполняемой в условиях горизонтальной вывески нижних конечностей. Анализ пространственно-временной структуры синергий выполнен с применением методов матричной факторизации данных. Установлено, что управление структурой движений преимущественно реализуется посредством трех мышечных синергий. Синхронизация активности моторной, ассоциативной, зрительной и сенсомоторной областей билатеральной части коры обусловлена спецификой выполнения локомоции в условиях гравитационной разгрузки и связанными с этим особенностями рецепторной сигнализации. Выявленные компоненты, свидетельствующие о синхронизации различных областей коры правой и левой стороны, могут отражать процессы управления, связанные с контролем попеременной активации мышц сгибателей и разгибателей контралатеральной конечности в процессе локомоции. Данные о пространственно-временном структурировании корковой активности свидетельствуют о раздельном управлении мышечными синергиями посредством синхронизации кортикальных команд и временной организации мышечных синергий в частотных диапазонах от 0.30 до 8.00 Гц. Такие закономерности могут отражать работу ритмогенерирующего механизма, задействованного в управлении циклической активностью.

Ключевые слова: мышечные синергии, корковый контроль локомоции, кортико-мышечное взаимодействие

DOI: 10.31857/S0044467723050088, **EDN:** NZMWJO

ВВЕДЕНИЕ

Одна из концепций двигательного контроля подразумевает такую организацию моторной системы человека, при которой ее элементы объединяются в модули с меньшей размерностью – синергии (Бернштейн, 1990; Latash, 2010). Такая организация призвана осуществлять более эффективный контроль над множеством элементов управляемой системы и обеспечить стабильность реализуемого дискретного или циклического двигательного действия. Характерные для синергии паттерны взаимодействия элементов управляемых систем обнаруживаются на разных уровнях исследования синергетических эффектов, однако менее изученной остается область взаимодействия между кортикальным и мышечным уровнями.

Эффективным способом изучения роли структур ЦНС в генерации синергий является стимуляция структур головного мозга и регистрация параметров моторного выхода на мышечном уровне. Например, удалось сопоставить пространственные паттерны мышечных синергий с расположением стимулирующего электрода (Amundsen et al., 2017). Показаны ответы с мышц рук, вызываемые транскраниальной магнитной стимуляцией (ТМС), имеющие схожую модульную структуру с произвольными движениями (Yarossi et al., 2022). Также с применением ТМС представлены доказательства того, что вызываемые таким воздействием движения кисти формируются на основе естественных (фундаментальных) синергетических мышечных модулей, при этом моторная кора является основной обла-

стью управления структурой движений пальцев (Pei et al., 2022). Помимо ТМС, для изучения синергетических эффектов применяется электрическая стимуляция спинного мозга (Gerasimenko et al., 2015; Моисеев, 2022). Локализованная на уровне позвонков T11-T12 и L1-L2, она способствует поддержанию вертикальной позы и может инициировать произвольные шагательные движения, схожие по кинематической структуре и характеру межмышечного взаимодействия с произвольно выполняемой локомоцией. Вполне вероятно, что кортикальные команды воздействуют на спинальные генераторы шагательных движений и тем самым формируют модулированные сигналы, определяющие пространственно-временное структурирование межмышечного взаимодействия. Однако есть мнение, что корковая активность является “связывающим” сигналом, а не модулирующим, и такое связывание способствует не индивидуальному, а исключительно синергетическому контролю (Reyes et al., 2017; Frère et al., 2017).

Наряду с этим показано, что управление мышечной активностью может осуществляться двумя независимыми механизмами, включающими в первом случае контроль за отдельными мышцами через прямые корково-спинальные проекции, во втором — путем воздействия на группы мышц, функционирующие в синергии. Доказательства этих положений получены при рассмотрении межмышечных и корковых взаимосвязей в частотной области (DeVries et al., 2016; Zandvoort et al., 2019; Yokoyama et al., 2019).

Важную роль в поддержании вертикальной позы и локомоции имеет внутримышечная и внутрисуставная рецепция, особая роль принадлежит афферентации от опорных поверхностей стопы (Григорьев и др., 2004). Эти сигналы модулируют локомоторные синергетические паттерны, генерируемые спинальными нейрональными структурами, что может приводить к возникновению “комбинированных” временных профилей мышечной активации с множественными пиками в различных фазах локомоторного цикла (Hug et al., 2011). Однако, несмотря на значительное число исследований, роль корковых структур в формировании синергетических межконечностных паттернов во многом остается неясной. Выполнение шагоподобных движений лежа на боку с вывешенными нижними конечностями создает необходимость сознательно контролировать структуру движений, вследствие чего

может возрастать роль корковых и супраспинальных влияний на структуру локомоции. Вместе с тем участие спинального генератора шагательных движений в формировании локомоторных паттернов, вероятно, будет снижено, что обусловлено спецификой афферентной информации в таких условиях. Представляется целесообразным применение такой двигательной модели для выявления кортикальных команд, воздействующих на организацию мышечных синергий. Целью работы явилось изучение синергетических эффектов, проявляющихся на кортикальном и мышечном уровнях при локомоторной активности, выполняемой в условиях горизонтальной вывески нижних конечностей. Под синергетическими эффектами понимали сочетанное изменение характеристик движений, определяемое методами факторизации данных. Исходили из предположения, что мышечные синергии управляются нисходящими корковыми сигналами, модулирующими основные характеристики пространственно-временного взаимодействия скелетных мышц, задействованных в реализации билаateralного цикла шага.

МЕТОДИКА

В исследованиях приняли участие 8 здоровых испытуемых мужского пола в возрасте 21–26 лет. Эксперименты выполнены на базе Научно-исследовательского института проблем спорта и оздоровительной физической культуры Великолукской государственной академии физической культуры и спорта. Все исследования проведены с соблюдением требований и принципов биомедицинской этики, сформулированных в Хельсинкской декларации 1964 г., и одобрены локальным биоэтическим комитетом. Каждый участник представил добровольное письменное информированное согласие на участие в исследованиях.

Испытуемые располагались в устройстве горизонтальной вывески нижних конечностей (Гурфинкель и др., 1998; Gorodnichev et al., 2012). Протокол исследований включал выполнение произвольных локомоций в свободном темпе. В анализ включали не менее 8 полных циклов шага. В условиях горизонтальной вывески нижних конечностей граничными моментами цикла шага считали крайние положения плюсовой антропометрической точки правой ноги в сагиттальной плоскости. При-

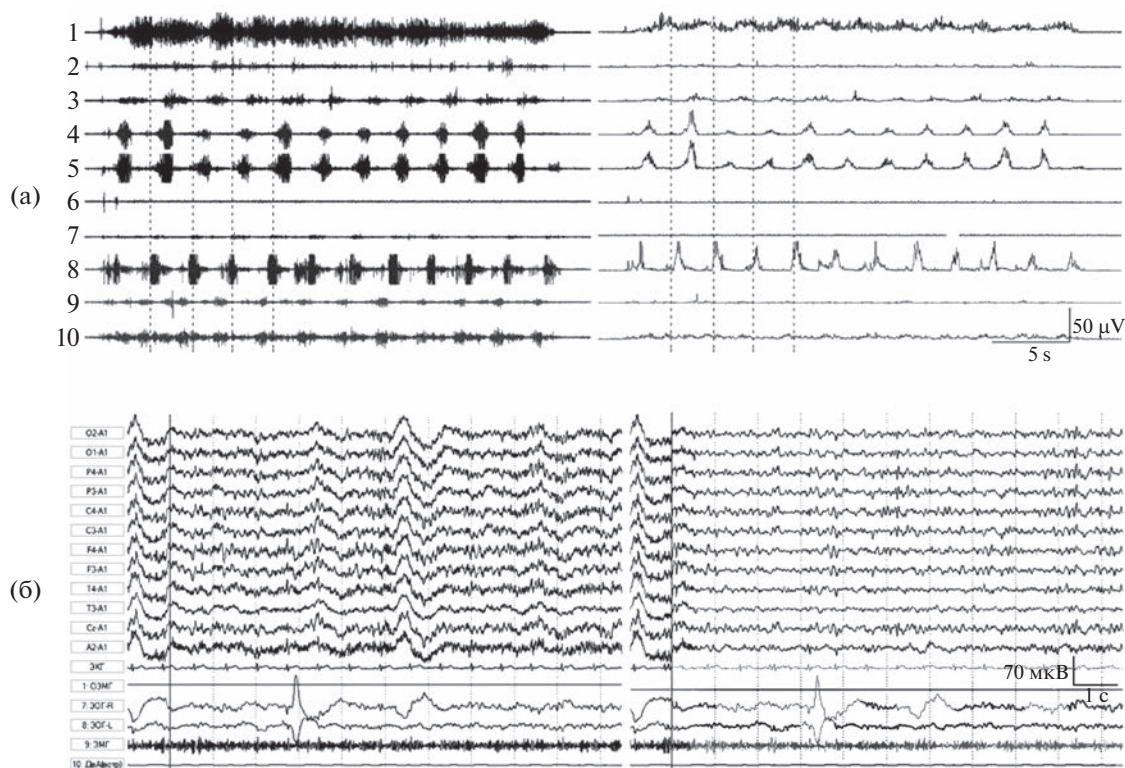


Рис. 1. Образцы электромиограммы скелетных мышц (а) и электроэнцефалограммы (б) при локомоции в условиях горизонтальной вывески нижних конечностей. Мышцы: 1 – TAR, 2 – GMR, 3 – BFR, 4 – RFR, 5 – VLR, 6 – TAL, 7 – GML, 8 – BFL, 9 – RFL, 10 – VLL. R – правая сторона, L – левая сторона. Слева – нативные записи, справа – после процедур обработки.

Fig. 1. Samples of an electromyogram of skeletal muscles (a) and an electroencephalogram (б) during locomotion in conditions of horizontal signage of the lower extremities. Muscles: 1 – TAR, 2 – GMR, 3 – BFR, 4 – RFR, 5 – VLR, 6 – TAL, 7 – GML, 8 – BFL, 9 – RFL, 10 – VLL. R is the right side, L is the left side. On the left – native records, on the right – after processing procedures.

меняли систему 3D-видеозахвата Qualisys (“Qualisys”, Швеция) с частотой дискретизации 500 Гц.

Билатерально регистрировали электромиограмму (ЭМГ) мышц нижних конечностей: передней большеберцовой (TA), медиальной головки икроножной (GM), латеральной широкой (VL), двуглавой бедра (BF), прямой бедра (RF). ЭМГ регистрировали при помощи беспроводного 16-канального биомонитора ME6000 (“Megawin”, Финляндия), с частотой дискретизации 2000 Гц. Применяли накожные одноразовые самоклеющиеся электроды с токопроводящим гелем и активной площадью контакта 2.5 см², 36 × 45 мм (“Swaromed”, Австрия). Электроды накладывались биполярно, при этом активный располагался в области проекции двигательной точки исследуемой мышцы, а референтный прикреплялся по ходу её волокон с межэлектродным расстоянием 2 см. ЭМГ предварительно прохо-

дили процедуру фильтрации полосовым фильтром с полосой пропускания 30–450 Гц, силой подавления 60 дБ с нулевой задержкой, затем усреднялись в интервалах 0.004 с, и повторно применяли фильтр низких частот 15 Гц, используя программное обеспечение MegaWin (“Megawin”, Финляндия). На рисунке 1 (а) представлены образцы интерференционных ЭМГ до и после процедуры предварительной обработки.

Синхронно с ЭМГ регистрировали электроэнцефалограмму (ЭЭГ) по 11 отведениям при расположении электродов по международной системе “10-20” – O₁, O₂, P₃, P₄, C₃, C₄, F₃, F₄, T₃, T₄, C_z – при помощи энцефалографа-регистратора “Энцефалан-ЭЭГР-19/26” (“Медиком МТД”, Россия). В качестве референта использовали отведения A₁ и A₂. На голову испытуемого надевали шлем соответствующего размера с установленной в него электродной системой. Автономный блок па-

циента и большая часть кабеля электродной системы находились на кушетке, рядом с испытуемым. Контроль качества установки электродов осуществляли по величинам подэлектродного импеданса, не превышающего 10 кОм. Частота оцифровки составляла 250 Гц, полоса пропускания — 0.3–70 Гц.

Синхронно с ЭЭГ регистрировали окулограмму и электрокардиограмму. Дополнительно отводящие электроды размещали на латеральной широкой мышце бедра правой ноги и двубрюшной мышце с целью дальнейшего использования этих сигналов для подавления артефактов на ЭЭГ. Процедура фильтрации зарегистрированной ЭЭГ включала применение автоматического способа компенсации артефактов, заключающегося в определении степени схожести сигналов ЭЭГ с физиологическими сигналами и вычитании их из ЭЭГ с определенным весовым коэффициентом. Применяли программное обеспечение “Энцефалан-ЭЭГ”. Синхронизация “Энцефалан-ЭЭГР-19/26” с другим применяемым оборудованием осуществлялась посредством автоматической подачи метки на один из каналов, предусмотренной в программе “Энцефалан-ЭЭГ”. Зарегистрированные сигналы ЭЭГ с отметкой синхронизации экспортировались в систему Statistica и MATLAB для дальнейшего анализа. На рисунке 1 (б) представлен образец нативной записи ЭЭГ и после процедуры фильтрации.

Зарегистрированные ЭМГ, ЭЭГ и координаты антропометрических точек в системе 3D экспортировали в Statistica (StatSoft, Inc., version 10), где формировали матрицы исходных данных (X) размерностью ($I \times J$), где I — число точек (измерений в момент времени), а J — число независимых переменных (ЭМГ, ЭЭГ и др.). Дополнительно в матрице создавали переменные, позволяющие идентифицировать периоды шагательного цикла и принадлежность данных к определенному испытуемому и шагу (Moiseev et al., 2022). Все вариационные ряды были интерполированы относительно единой точки отсчета и стандартизированы к единице стандартного отклонения.

Из матриц извлекали компоненты (синергии) с помощью факторного анализа (ФА) и метода главных компонент (PCA). Исходная матрица X разлагалась на произведение двух матриц: $X = T \times P + E$, где T — матрица счетов, P — матрица нагрузок, E — матрица остатков. Матрица нагрузок несет информацию о вза-

имосвязи или независимости переменных относительно новых, формальных переменных, полученных в процессе разложения матриц, — “весовые коэффициенты”; чем выше коэффициент, тем больше связь с новой компонентой. Фактически значение коэффициента указывает на степень прямолинейности в изменениях сигнала, т.е. является мерой их синхронизма, что является характерной чертой синергии. Матрица счетов определяет временную организацию выявленных синергий и представляет собой проекции исходных данных на подпространство главных компонент — “коэффициенты активации”. Изменение коэффициентов активации на временной шкале свидетельствует о возрастании либо снижении активности синергии, обусловленном синхронной активацией ее компонентов.

Разложение матриц осуществляли в среде Statistica, используя стандартные модули “Advanced/Multivariate — PCA” и “Mult/Exploratory — Factor”. Рассматривали компоненты, имеющие собственные значения (eigenvalues) больше единицы и учитывающие не менее 10% общей дисперсии. Анализировали следующие параметры: количество извлекаемых компонент (синергий), процент общей дисперсии, учитываемый каждым фактором в общем наборе данных (VAF), весовые коэффициенты и коэффициенты активации. На первом этапе извлекали и анализировали синергетические эффекты на мышечном и кортикальном уровнях. Следующий этап предполагал многоуровневое дискретное вейвлет-преобразование сигналов ЭЭГ по каждому отведению в системе MATLAB, применяли модуль “Signal Multiresolution Analyzer” (MathWorks, Inc., USA). В итоге исходный сигнал представлялся в виде восьми независимых, пространственно ориентированных частотных каналов, вычисляемых итерационным путем (Mallat, 1989). На каждом уровне итерации осуществляется прореживание сигналов после высоко- и низкочастотной фильтрации. В результате полученные сигналы представлялись в следующих частотных диапазонах (Гц): 62.5→62.5; 30–64.5; 15.5–32; 7.5–16; 3.7–8; 1.8–4; 0.94–2; 0.1–1 (рис. 2). Полученные частотные каналы ЭЭГ по каждому отведению вместе с коэффициентами активации трех мышечных синергий формировали матрицу данных в Statistica. Из матрицы извлекали компоненты с помощью PCA. Анализировали компоненты, включающие

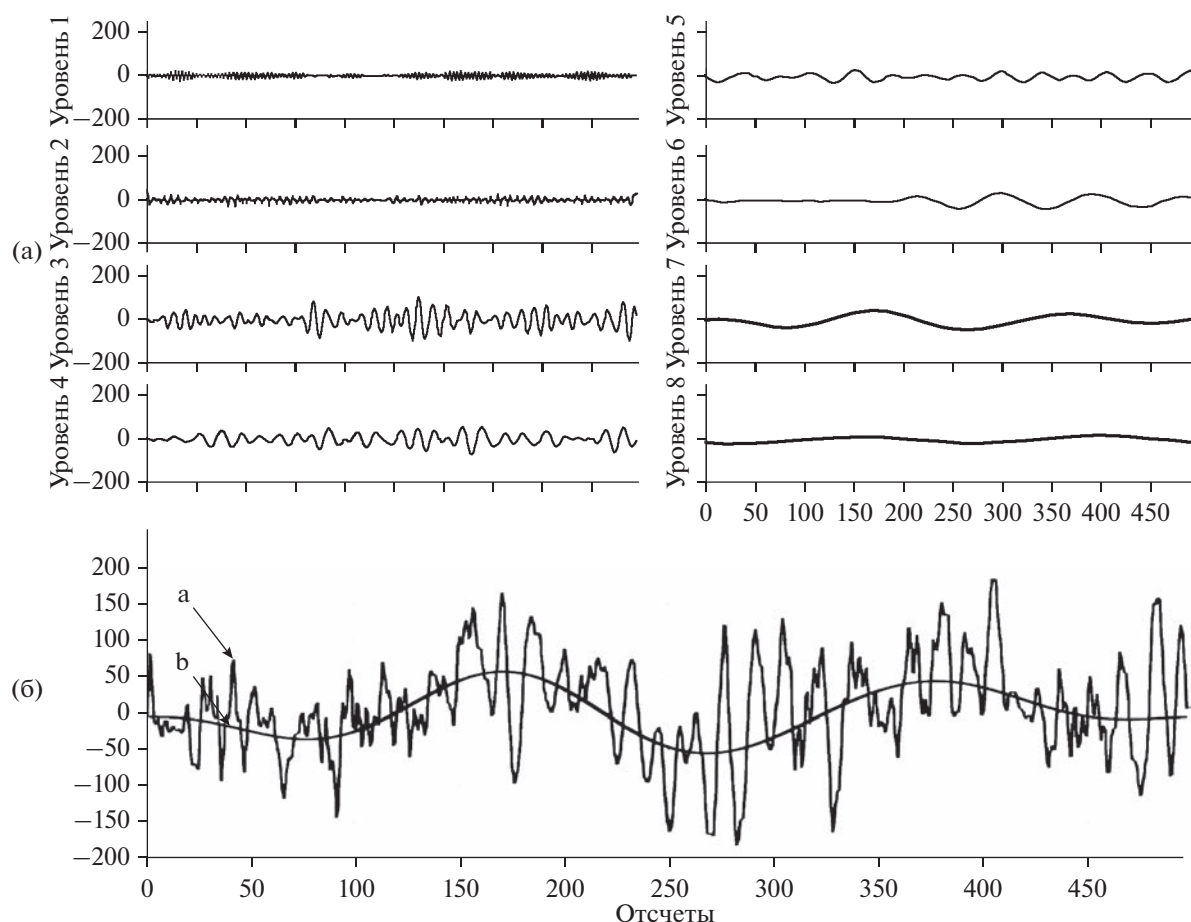


Рис. 2. Дискретное вейвлет-разложение фрагмента сигнала ЭЭГ (отведение P₄), соответствующего временному периоду полного цикла шага в условиях “горизонтальной” ходьбы. (а) — уровни разложения сигнала (уровень 1–8). (б) — исходный а и преобразованный сигнал б, включающий уровни разложения 7 и 8, соответствующие частотному диапазону 0.1–1 Гц.

Fig. 2. Fragment EEG signal decomposition (lead P₄) corresponding to the full step cycle period in conditions of “horizontal” walking. (a) — levels of signal decomposition (Level 1–8). (б) — the original a and converted signal b, including decomposition levels 7 and 8 to the frequency range of 0.1–1 Hz.

высокие весовые коэффициенты переменных мышечных синергий (более 0.7) и сопоставляли их с коэффициентами, относящимися к вейвлетам. Такой анализ позволил установить степень синхронизма сигналов ЭЭГ в различных частотных диапазонах с активацией мышечных синергий.

Математико-статистическая обработка данных выполнена в Statistica 10.0 и включала расчет среднего арифметического (M), ошибки среднего арифметического (SE), стандартного отклонения (SD), коэффициентов вариативности (CV). Коэффициенты активации синергий сравнивали при помощи анализа максимальных значений кросскорреляционных функций с учетом смещения относительно нуля, где 1 — полное соответствие, 0 — отсутствие взаимо-

связи. К вариационным рядам, содержащим коэффициенты активации синергий, перед расчетом кросскорреляционных функций применяли простое экспоненциальное сглаживание ($\alpha = 0.01$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В результате разложения матрицы с ЭМГ-данными было получено пять факторов — синергий, однако последние два в сумме включали менее 10% объясняемой дисперсии и поэтому не анализировались. Следует отметить, что с применением факторного анализа удавалось получить лучшее качество реконструкции исходных данных, чем при использовании метода главных компонент. Процент учтенной дисперсии в первом

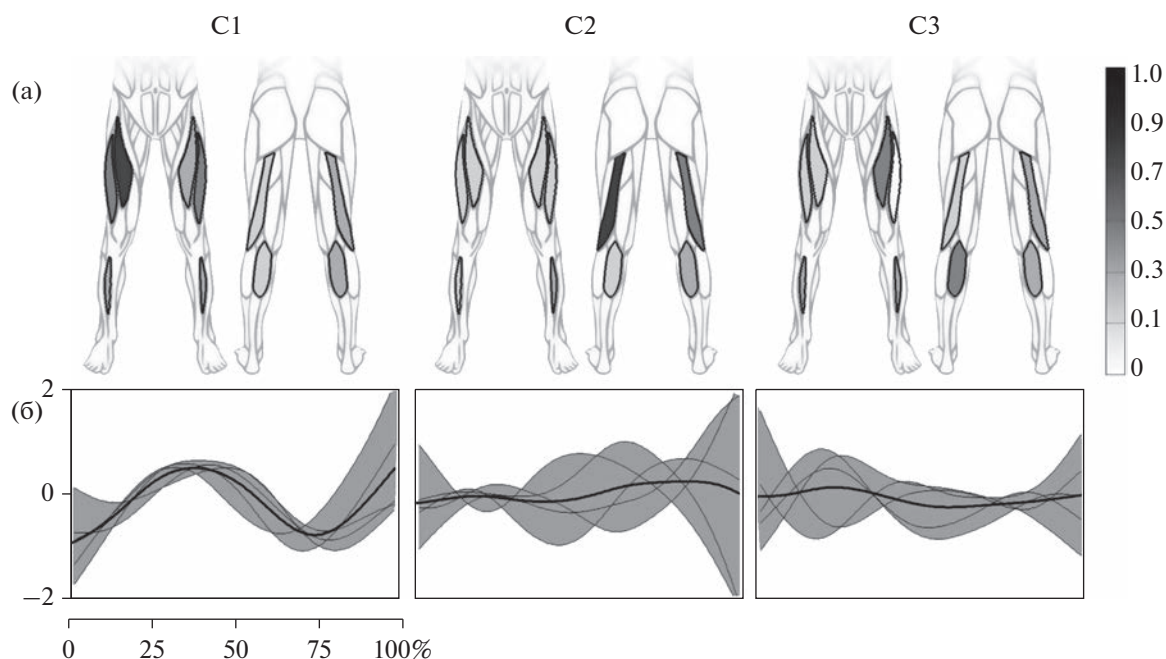


Рис. 3. Весовые коэффициенты (а) и коэффициенты активации (б) мышечных синергий при локомоторной активности. На рис. (б) по оси абсцисс — прогресс цикла шага, по оси ординат — у.е. Жирная линия — усредненный внутригрупповой паттерн, заливкой и тонкими линиями показаны некоторые внутрииндивидуальные паттерны. C1,2,3 — извлеченные компоненты (мышечные синергии) 1,2,3 соответственно.

Fig. 3. Weight coefficients (a) and activation coefficients (б) of muscle synergies during locomotor activity. In Fig. (б) on the abscissa axis is the progress of the step cycle, on the ordinate axis is the bold line is the averaged intra-group pattern, some intra-individual patterns are shown by filling and thin lines. C1,2,3 are extracted components (muscle synergies) 1,2,3, respectively.

случае составлял 74.00 ± 0.70 , $CV = 2.1\%$, во втором — 68.13 ± 0.69 , $CV = 12.6\%$. Установлено, что в структуру первой МС оказались включены в большей степени RF и VL правой ноги, они имели наибольшие весовые коэффициенты в первом выделенном факторе (рис. 3 (а)). Коэффициенты активации этой же синергии демонстрировали временной паттерн с отчетливым пиком активности во второй и четвертой четвертях билатерального цикла шага. Степень соответствия коэффициентов при многократных реализациях циклов шага в среднем по группе оценивалась как высокая — 0.73 ± 0.03 . Второй фактор включал наибольшие весовые коэффициенты BF обеих ног, а также GM правой. Сравнительно большие весовые коэффициенты в третьем факторе имели GM левой и RF правой ноги — 0.54 ± 0.04 и 0.51 ± 0.03 соответственно. Преимущественная активация названных мышц, имеющих наибольшие весовые коэффициенты в структуре второго фактора, обуславливала возрастание и снижение активности синергии, приходящиеся на середину и окончание цикла шага. Временная структура третьей синергии ха-

рактеризовалась периодическими всплесками активации в начале и конце цикла шага, а также во второй четверти (рис. 3 (б)).

В результате разложения матрицы с данными динамики электроактивности были получены три компонента, в совокупности описывающие 81.90 ± 1.88 общей дисперсии, при этом отмечалась низкая внутригрупповая вариативность извлечения компонент ($CV = 7.2\%$). Метод главных компонент в данном случае давал лучший результат в сравнении с факторным анализом, при использовании которого удавалось учесть не более 75% общей дисперсии данных. Первый выявленный компонент характеризовался выраженной кортикальной активностью в области лобного, центрального и теменного отведений правой стороны. Например, весовые коэффициенты в области F_4 составляли 0.84 ± 0.02 , а межиндивидуальная вариативность оценивалась как низкая (рис. 4 (а)). Наибольшие коэффициенты были выявлены в области Cz — 0.92 ± 0.01 . В области отведений левой стороны отмечались средние коэффициенты, не превышающие 0.63 ± 0.06 . Коэффициенты активации

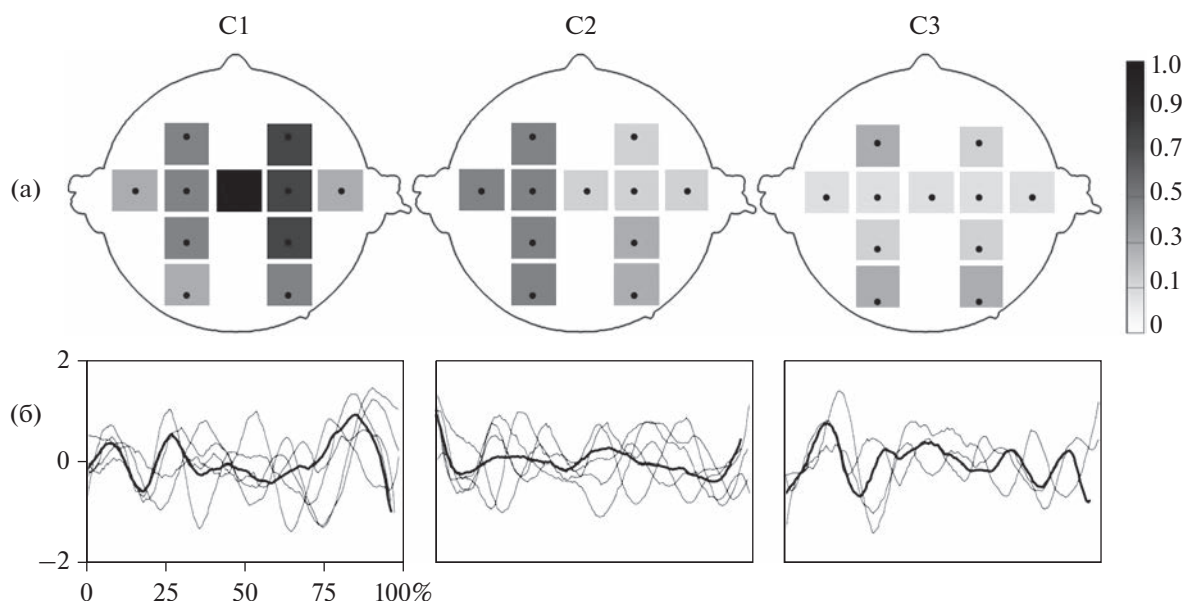


Рис. 4. Весовые коэффициенты (а) и коэффициенты активации (б) компонент, извлекаемых из данных ЭЭГ-активности в условиях локомоции. C1,2,3 – номер компонента. На рис. (б) по оси абсцисс – прогресс цикла шага, по оси ординат – у.е. Жирная линия – усредненный внутригрупповой паттерн, тонкими линиями показаны некоторые внутрииндивидуальные паттерны.

Fig. 4. Weighting coefficients (a) and activation coefficients (б) of components extracted from EEG activity data under locomotion conditions. C1,2,3 – component number. In Fig. (б) on the abscissa axis is the progress of the step cycle, on the ordinate axis is the bold line is the average intra-group pattern, thin lines show some intra-individual patterns.

первого компонента демонстрировали три выраженных пика в первой, начале второй и последней четверти локомоторного цикла. Следует отметить высокую вариативность межиндивидуальных профилей; коэффициенты кросскорреляционных функций при их сравнении не превышали 0.27, что оценивается как низкое соответствие сигналов.

Второй выделенный компонент характеризовался преимущественной активностью в области отведений ЭЭГ левой стороны. Так, весовые коэффициенты области лобного отведения составляли в среднем по группе 0.56 ± 0.04 . Наибольшие коэффициенты были получены в теменной и центральной областях – 0.62 ± 0.04 и 0.63 ± 0.04 соответственно. В области отведений правой стороны коэффициенты не превышали 0.40 ± 0.03 . Коэффициенты активации в данном компоненте демонстрировали спад активности в начале и возрастание в конце цикла шага. Отмечались всплески активности на границе перехода между первой и второй четвертями, а также в середине цикла шага (рис. 4 (б)). Коэффициенты кросскорреляционных функций при сравнении межиндивидуальных паттернов

временной активации в данном компоненте свидетельствовали о низком соответствии сигналов – не более 0.20 ± 0.03 . В третьем компоненте преимущественно отмечались низкие весовые коэффициенты, не превышающие 0.3. В затылочных отведениях и лобном отведении левой стороны были выявлены средние коэффициенты. Коэффициенты активации третьего компонента демонстрировали пик активности в начале цикла шага и два в последней его четверти (рис. 4 (б)).

Исходя из задач исследования был выполнен анализ синхронизации корковых сигналов в разных частотных диапазонах с активностью мышечных синергий. Такой анализ предполагал выделение основных компонент из матрицы данных, содержащей коэффициенты активации ранее выявленных трех мышечных синергий и ЭЭГ-сигналы в разных частотных диапазонах для каждого из регистрируемых отведений. В результате разложения такой матрицы были получены два компонента, включающие средние или высокие весовые коэффициенты переменных – отведений ЭЭГ в разных частотных диапазо-

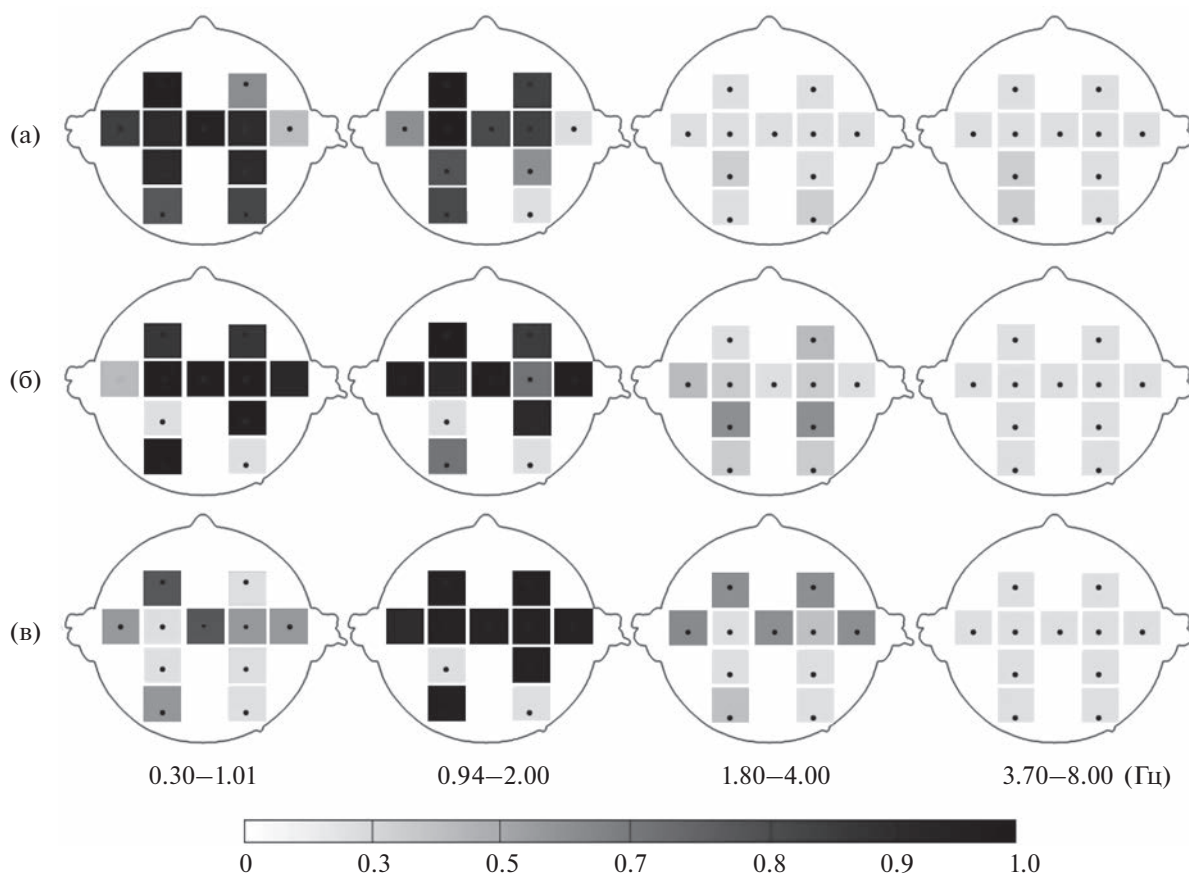


Рис. 5. Весовые коэффициенты первого компонента, полученного при разложении матрицы, включающей коэффициенты активации мышечных синергий и вейвлеты по отведениям ЭЭГ. (а), (б), (в) — мышечные синергии 1, 2, 3.

Fig. 5. The weight coefficients of the first component obtained by decomposition of the matrix, which includes the coefficients of activation of muscle synergies and wavelets by EEG leads. (a), (b), (v) — muscle synergies 1, 2, 3.

нах и коэффициентов активации мышечных синергий, что позволило установить степень их синхронизации. Так, обнаружена высокая степень синхронизации ЭЭГ-активности с первой мышечной синергией в двух частотных диапазонах (рис. 5). Наибольшие коэффициенты в диапазоне 0.30–1.01 Гц были получены в центральных, теменных, а также лобной и средневисочной областях левой стороны. Здесь весовые коэффициенты превышали 0.9. В диапазоне 0.94–2.00 Гц наибольшие коэффициенты регистрировались в лобной области левой (0.84 ± 0.04) и правой (0.93 ± 0.03) стороны. В центральных областях обеих сторон, а также затылочной и средневисочной левой установлены высокие коэффициенты — более 0.78. В диапазонах частот от 1.80 до 4.00 Гц и от 3.70 до 8.00 Гц весовые коэффициенты составляли не более 0.34. Частотные диапазоны, в которых регистрировались весо-

вые коэффициенты менее 0.30, здесь и далее не рассматривались.

Со второй мышечной синергией была установлена высокая степень синхронизма, преимущественно в центральных и лобных областях. Например, в частотном диапазоне от 0.30 до 1.01 Гц, в центральных областях коэффициенты составляли 0.92 ± 0.14 и 0.92 ± 0.09 соответственно. В диапазоне 0.94–2.00 Гц синхронизация ЭЭГ-активности отмечена в центральных, лобных и средневисочных областях (рис. 5 (б)). В других рассматриваемых частотных диапазонах коэффициенты не превышали 0.54. При рассмотрении синхронизации корковой активности с третьей мышечной синергией были выявлены высокие весовые коэффициенты в лобных, центральных и средневисочных областях, достигающие 0.98 (рис. 5 (в)).

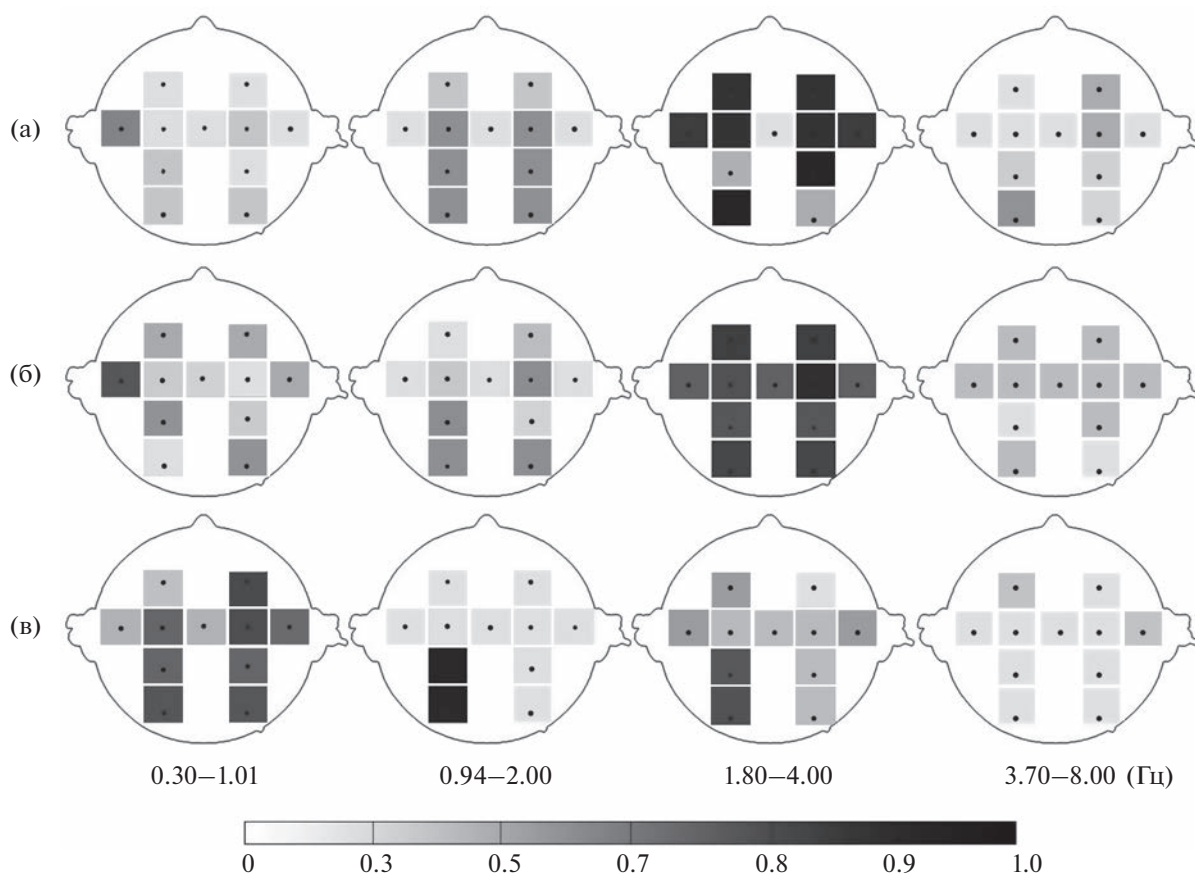


Рис. 6. Весовые коэффициенты второго компонента, полученного при разложении матрицы, включающей коэффициенты активации мышечных синергий и вейвлеты по отведениям ЭЭГ. (а), (б), (в) – мышечные синергии 1, 2, 3.

Fig. 6. The weighting coefficients of the second component obtained by decomposing the matrix, which includes the coefficients of activation of muscle synergies and wavelets by EEG leads. (a), (b), (v) – muscle synergies 1, 2, 3.

Второй выделенный компонент демонстрировал высокую синхронизацию корковой активности с мышечными синергиями в большей степени в диапазоне 1.80–4.00 Гц (рис. 6). С первой мышечной синергией были обнаружены высокие весовые коэффициенты в области лобных отведений – 0.82 ± 0.14 и 0.78 ± 0.09 соответственно, а также центральных отведений – 0.94 ± 0.04 и 0.96 ± 0.05 . Средневисочные области коры также демонстрировали высокую степень синхронизма с мышечными синергиями – более 0.82. Также были отмечены высокие весовые коэффициенты в области теменного правой (0.96 ± 0.04) и затылочного отведения левой стороны – 0.94 ± 0.06 . Со второй мышечной синергией среднюю степень синхронизма демонстрировала ЭЭГ-активность в области практически всех отведений, однако в большей степени она была выражена в лобных – 0.81 ± 0.11 и $0.89 \pm$

± 0.09 , а также центральной области правой стороны – 0.89 ± 0.04 (рис. 6 (б)). С третьей мышечной синергией высокий синхронизм ЭЭГ-сигналов отмечен в частотном диапазоне 0.94–2.00 Гц в области центрального и средневисочного отведения правой стороны – более 0.92. Высокие весовые коэффициенты в диапазоне от 0.72 до 0.84 были также зарегистрированы в области лобного отведения правой стороны, центральных, теменных, затылочных, а также средневисочного правой стороны (рис. 6 (в)).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Установление мышечных синергий методами факторизации данных – общепринятая практика, и чаще всего при рассмотрении локомоций выделяют от трех до пяти. Такое количество извлекают практически из любого набора исходных ЭМГ, регистрируемых как

билатерально, так и с одной стороны тела (Ivanenko et al., 2006; Hug et al., 2010; Santuz et al., 2018). Временной профиль таких образований, как правило, имеет четкую структуру, описывающую большую часть дисперсии ЭМГ-данных, и низкую вариативность, даже при межиндивидуальном рассмотрении. Весовые же коэффициенты и векторы мышечных синергий (состав и соотношение мышечных активаций внутри каждой синергии) оказываются более вариативными и в большей степени зависят от применяемого метода факторизации данных. В нашем исследовании установлено пять мышечных модулей с применением факторного анализа. Метод главных компонент при анализе МС оказывался менее эффективным. Коэффициенты активации первой мышечной синергии имели высокую воспроизводимость и хорошо различимые пики активации во второй и четвертой четвертях цикла шага. Чаще всего количество мышц, имеющих высокие весовые коэффициенты внутри выявляемых модулей, не превышало двух, что, вероятно, объясняется исходным набором мышц и особенностями алгоритма извлечения компонент.

Временная структура локомоции, представленная профилями активации мышц, действовавших в цикле шага, как правило, демонстрирует фундаментальные профили активации, определяемые биомеханической структурой локомоции. Чаще такие профили имеют один или два выраженных пика, приходящиеся на периоды цикла шага, где необходимо проявление больших мышечных усилий, например, при изменении направления движений (DeMarchis et al., 2015). В этом аспекте полученные нами результаты согласуются с литературными данными. Можно заметить, что пики активности МС приходились на периоды смены направления движений нижних конечностей, т.е. в крайних положениях плюсовых антропометрических точек при максимальном разведении стоп. Также отмечалась преимущественная активация мышц, формирующих стереотипный локомоторный паттерн. Например, BF и VL правой нижней конечности имели высокие весовые коэффициенты в первой МС, и их активация была сопоставима во времени со сгибанием в тазобедренном суставе, приходящимся на первую и вторую четверть цикла шага. Коэффициенты активации первой синергии в этот же временной отрезок указывали на возрас-

тание активности синергии (отмечался пик активации).

При рассмотрении вклада активности скелетных мышц в синергии, как правило, отмечаются некоторые различия при выполнении схожих двигательных задач в разных условиях, таких как ходьба по тредбану и по полу, ходьба в нестандартных условиях, с погружением в воду и т.п. (Santuz et al., 2018; Miletì et al., 2020; Mehryar et al., 2020; Yokoyama et al., 2021; Saito et al., 2021). Отчасти такие различия обусловлены применением различных методов извлечения синергий, а также самим набором исходных ЭМГ, включенных в анализ. Большое значение также имеет предварительная обработка электромиограммы, поскольку различные параметры фильтрации влияют на качество реконструкции данных. Помимо вычислительных аспектов, различный состав мышечных синергий, определяемый весовыми коэффициентами в структуре извлекаемых компонент, может быть обусловлен применением различных тактик построения движений в ЦНС (Гельфанд и др., 1962).

Исходя из концепции синергизма, количество управляющих модулей априори должно быть меньше, чем количество управляемых, а их общее число может отражать сложность системы управления. Подход с выделением компонент методами факторизации данных для изучения кортикальной активности не является новым. Известны попытки определения синхронизации нейрональной активности удаленных частей коры головного мозга (Overduin et al., 2015; Yoshimura et al., 2017). Анализ независимых компонент был применен для разделения сигналов ЭЭГ на независимые источники, демонстрирующие синхронизацию активности различных участков мозга при ходьбе по ровной и наклонной поверхности (Bradford et al., 2016). Следует отметить, что, независимо от количества используемых отведений, при разложении сигналов ЭЭГ на компоненты выявляется не более трех, причем это справедливо при рассмотрении как дискретных, так и циклических движений.

Нами были выявлены два компонента, первый из которых преимущественно включал активность лобной, центральной и теменной областей коры правой стороны. Второй компонент характеризовался синхронизацией кортикальной активности в области отведений левой стороны, где были получены наибольшие весовые коэффициен-

ты. Одним из свойств метода главных компонент является ортогональность, т.е. независимость главных компонент, в связи с чем структура компонент может указывать на разные, независимые процессы. В нашем случае синхронизация активности в различных областях коры левой (компонент 1) и правой стороны (компонент 2), вероятно, связана с попеременной активацией мышц сгибателей и разгибателей контралатеральной конечности в процессе локомоции. Это легко проследить на ЭМГ, анализируя пачечную активность, например, двуглавой мышцы бедра правой и прямой мышцы бедра левой ноги. Схожие результаты были показаны с помощью анализа когерентности между моторной корой и мышечными группами контралатеральной конечности (Zandvoort et al., 2019). Также было продемонстрировано ритмическое увеличение мощности спектра ЭЭГ левого и правого полушарий, связанное с попеременной активацией локомоторных мышц (Roeder et al., 2018; Bourguignon et al., 2019).

Нами были получены данные, свидетельствующие о синхронизации активности в различных областях билатеральной коры. Вероятно, такие закономерности обусловлены спецификой выполнения локомоции в условиях гравитационной разгрузки и связанными с этим особенностями рецепторной сигнализации. Так, афферентация от опорных зон стопы в горизонтальной вывеске практически отсутствует. Отсутствует или искажено восприятие перемещения тела в пространстве, получаемое на основе сигналов от рецепторов вестибулярного аппарата, зрительного и слухового анализаторов. Все это создает специфический набор афферентных сигналов от разных рецепторов, отличающийся от такового при естественной ходьбе в вертикальном положении. Соответственно, в обработке такой информации могут быть задействованы не только моторная часть коры, но и ассоциативная, зрительная и сенсомоторная области.

Одним из широко распространенных методов оценки кортико-мышечного взаимодействия является анализ когерентности, отражающий явление синхронизма в частотной области (Кулаичев, 2009). В нашей работе не применялся когерентный анализ как таковой. Мы рассматривали взаимосвязь вейвлет-преобразованных сигналов ЭЭГ (вейвлетов) с параметрами временной структуры (коэффициентами активации) мышечных синергий. По сути это сопоставление и поиск

синхронизма во временной области, а не в частотной, даже принимая во внимание то, что в качестве исходных сигналов выступали временные ряды ЭЭГ, представленные в различных частотных диапазонах. Поэтому результаты, оцененные в парадигме когерентности, могут иметь отличия от полученных другими методами (или комбинацией методов), поскольку представляют собой разные процессы, реализуемые в частотной и временной областях. Кроме того, есть мнение, что анализ когерентности сигналов не дает возможности прямого определения центрального управляющего сигнала к мышцам и, наоборот, сенсомоторного сигнала с периферии к мозгу, а является лишь мерой синхронизма (Курганская и др., 2020; Yang et al., 2018). С применением спектрального анализа ЭМГ-сигналов была показана высокая межмышечная когерентность в низкочастотных диапазонах (0–5 Гц, 5–20 Гц) при выполнении постуральных задач (Danna-Dos-Santos et al., 2015). Значительная межмышечная когерентность в альфа-, бета- и гамма-диапазонах во время ходьбы позволила заключить, что координация верхних и нижних конечностей имеет общие корковые механизмы (Weersink et al., 2021). Высокая когерентность ЭМГ-сигналов, выявляемая в тех же основных диапазонах кортикальной активности при локомоциях и при выполнении постуральных задач, может рассматриваться как доказательство центрального управления мышечной активностью путем синхронизации корковых сигналов и деятельности спинальных мотонейронов (Mima et al., 1999). Основываясь на результатах анализа когерентности, была выявлена медленная корковая циклическая активность, схожая с генерируемой спинальными генераторами при локомоциях (Hall et al., 2014).

Нами была показана синхронизация активности некоторых областей коры и выявленных мышечных синергий, преимущественно в трех частотных диапазонах: 0.30–1.01, 0.94–2.00 и 1.80–4.00 Гц. Поскольку, как уже отмечалось нами ранее, выделяемые методами факторизации компоненты отражают независимо протекающие процессы, полученные нами данные о пространственно-временном структурировании кортикальной активности могут свидетельствовать о корковом управлении мышечными синергиями двумя путями. Первый включает управление двумя мышечными синергиями, синхронизируя актив-

ность нескольких областей коры в частотном диапазоне от 0.30 до 2.00 Гц. Второй включает управление двумя синергиями в диапазоне от 1.80 до 4.00 Гц и одной — в диапазоне 0.30–1.01 Гц. В других частотных диапазонах синхронизации кортикальной активности с мышечными синергиями практически не наблюдается.

Несмотря на то, что низкочастотная корковая активность традиционно соотносится с состоянием глубокого сна, в ряде работ были получены результаты, показывающие возрастание корковой активности в дельта-диапазоне (0.2–4 Гц) в центрально-лобной, центральной и теменной областях при изменении сенсорных и постуральных условий выполнения двигательной задачи (Ozdemir et al., 2017). Отмечен высокий вклад дельта-ритмов ЭЭГ в регуляцию мышечной активности (Nakanishi et al., 2013, 2014). Используя метод электрокортикографии, в экспериментах на приматах удалось классифицировать намерение к движению (траектория движения руки), при этом частотные полосы 1.5–4 и 50–90 Гц внесли наибольший вклад в декодирование сигналов ЭЭГ (Shin et al., 2012). Активация локомоторных мышц при ходьбе по тредбану коррелировала с медленными корковыми волнами, причем точность декодирования для групп мышц оказывалась выше, чем для отдельных мышц (Yokoyama et al., 2019). Таким образом, есть основания полагать, что корковые сигналы в низкочастотном диапазоне могут иметь непосредственное отношение к управлению мышечными синергиями.

Кроме того, известно, что в управлении циклической активностью могут быть использованы два независимых механизма. Первый определяет соотношение мышц и мышечных групп (возможно, синергий), задействованных в движении, — паттернообразующий, второй принимает участие в формировании последовательности мышечной активации и определяет временную структуру локомоторного цикла — ритмогенерирующий (Churchland et al., 2012; Hogan, Sternad, 2007). Коэффициенты активации и весовые коэффициенты мышечных синергий, получаемые при разложении матриц методами факторизации, могут отражать работу названных механизмов. Несмотря на то, что данные механизмы были рассмотрены на спинальном уровне, вполне вероятно, что они могут быть задействованы и на других уровнях ЦНС, в том числе и на кортикальном. Так, ритмогенерирующий механизм мо-

жет обеспечивать синхронизацию корковых ритмов и нейрональных сетей спинного мозга. В этом случае сочетанное изменение сигналов, регистрируемых на разных уровнях ЦНС, может являться отражением централизованного управления.

ВЫВОДЫ

Управление структурой движений в условиях горизонтальной вывески нижних конечностей преимущественно реализуется посредством трех мышечных синергий. Их пространственно-временная структура демонстрирует фундаментальные профили активации, определяемые биомеханической структурой локомоции в таких условиях.

Синхронизация активности моторной, ассоциативной, зрительной и сенсомоторной областей билатеральной части коры обусловлена спецификой выполнения локомоции в условиях гравитационной разгрузки и связанными с этим особенностями рецепторной сигнализации. Выявленные компоненты, свидетельствующие о синхронизации различных областей коры правой и левой стороны, могут отражать процессы управления, связанные с контролем попеременной активации мышц сгибателей и разгибателей контралатеральной конечности в процессе локомоции.

Данные о пространственно-временном структурировании корковой активности свидетельствуют о раздельном управлении мышечными синергиями посредством синхронизации кортикальных команд и временной организации мышечных синергий в частотных диапазонах от 0.30 Гц до 8.00 Гц. Такие закономерности могут отражать работу ритмогенерирующего механизма, задействованного в управлении циклической активностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бернштейн Н.А. Физиология движений и активность. М.: Наука, 1990. 496 с.
- Гельфанд И., Цетлин М. О некоторых способах управления сложными системами. УМН. 1962. 17 (1): 3–25.
- Григорьев А.И., Козловская И.Б., Шенкман Б.С. Роль опорной афферентации в организации тонической мышечной системы. Российский физиологический журн. им. И.М. Сеченова. 2004. 90 (5): 507–521.
- Гурфинкель В.С., Левик Ю.С., Казенников О.В., Се-
лионов В.А. Существует ли генератор шага-

- тельных движений у человека? Физиология человека. 1998. 24 (3): 42–50.
- Кулаищев А.П. Об информативности когерентного анализа в исследованиях ЭЭГ. Журн. высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2009. 59 (6): 757–767.
- Курганская М.Е., Бобров П.Д., Фролов А.А., Семенова Е.И. Кортикомышечное взаимодействие при реальном и воображаемом движении кисти руки. Журн. высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2020. 70 (6): 738–751.
- Моисеев С.А. Пространственно-временные паттерны межмышечного взаимодействия при локомоциях, вызванных чрескожной электрической стимуляцией спинного мозга. Журн. эволюционной биохимии и физиологии. 2022. 58 (6): 94–102.
- Amundsen Huffmaster S.L., Van Acker G.M. 3rd, Luchies C.W., Cheney P.D. Muscle synergies obtained from comprehensive mapping of the primary motor cortex forelimb representation using high-frequency, long-duration ICMS. J. Neurophysiol. 2017. 118 (1): 455–470.
- Bourguignon M., Jousmäki V., Dalal S.S., Jerbi K., De Tiège X. Coupling between human brain activity and body movements: Insights from non-invasive electromagnetic recordings. Neuroimage. 2019. 203: 116177.
- Bradford J.C., Lukos J.R., Ferris D.P. Electrocortical activity distinguishes between uphill and level walking in humans. J. Neurophysiol. 2016. 115 (2): 958–966.
- Churchland M.M., Cunningham J.P., Kaufman M.T., Foster J.D., Nuyujukian P., Ryu S.I., Shenoy K.V. Neural population dynamics during reaching. Nature. 2012. 487 (7405): 51–6.
- Danna-Dos-Santos A., Degani A.M., Boonstra T.W. The influence of visual information on multi-muscle control during quiet stance: a spectral analysis approach. Exp Brain Res. 2015. 233 (2): 657–669.
- De Marchis C., Severini G., Castronovo A.M., Schmid M., Conforto S. Intermuscular coherence contributions in synergistic muscles during pedaling. Exp Brain Res. 2015. 233 (6): 1907–19.
- De Vries I.E., Daffertshofer A., Stegeman D.F., Boonstra T.W. Functional connectivity in the neuromuscular system underlying bimanual coordination. J Neurophysiol. 2016. 116 (6): 2576–2585.
- Frère J. Spectral properties of multiple myoelectric signals: New insights into the neural origin of muscle synergies. Neuroscience. 2017. 355: 22–35.
- Gerasimenko Y.P., Lu D.C., Modaber M., Zdunowski S., Gad P., Sayenko D.G., Morikawa E., Haakana P., Ferguson A.R., Roy R.R., Edgerton V.R. Noninvasive Reactivation of Motor Descending Control after Paralysis. J. Neurotrauma. 2015. 32 (24): 1968–80.
- Gorodnichev R.M., Pivovarova E.A., Puhov A., Moiseev S.A., Gerasimenko Y.P., Savochin A.A., Moiseev S.A., Chsherbakova N.A., Kilimnik V.A., Selionov V.A., Kozlovskaya I.B., Edgerton V.R. Transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord: a noninvasive tool for the activation of stepping pattern generators in humans. Human Physiology. 2012. 38 (2): 158–167.
- Hall T.M., de Carvalho F., Jackson A. A common structure underlies low-frequency cortical dynamics in movement, sleep, and sedation. Neuron. 2014. 83 (5): 1185–99.
- Hogan N., Sternad D. On rhythmic and discrete movements: reflections, definitions and implications for motor control. Exp. Brain Res. 2007. 181 (1): 13–30.
- Hug F., Turpin N.A., Couturier A., Dorel S. Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. J. Neurophysiol. 2011. 106 (1): 91–103.
- Ivanenko Y.P., Poppele R.E., Lacquaniti F. Motor control programs and walking. Neuroscientist. 2006. 12 (4): 339–48.
- Latash M. Motor synergies and the equilibrium-point hypothesis. Motor Control. 2010. 14 (3): 294–322.
- Mallat S.G. “A theory for multiresolution signal decomposition: the wavelet representation,” in IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence. 1989. 11 (7): 674–693.
- Mehryar P., Shourijeh M., Rezaeian T., Khandan A.R., Messenger N., O'Connor R., Farahmand F., Dehghani-Sanij A. Differences in muscle synergies between healthy subjects and transfemoral amputees during normal transient-state walking speed. Gait Posture. 2020. 76: 98–103.
- Mileti I., Serra A., Wolf N., Munoz-Martel V., Ekizos A., Palermo E., Arampatzis A., Santuz A. Muscle activation patterns are more constrained and regular in treadmill than in overground human locomotion. Front Bioeng Biotechnol. 2020. 8: 581619.
- Mima T., Hallett M. Corticomuscular coherence: a review. J. Clin. Neurophysiol. 1999. 16 (6): 501–511.
- Moiseev S., Pukhov A., Mikhailova E., Gorodnichev R. Methodological and computational aspects of extracting extensive muscle synergies in moderate-intensity locomotions. J. Evol. Biochem Phys. 2022. 58: 88–97.
- Nakanishi Y., Yanagisawa T., Shin D., Chen C., Kambara H., Yoshimura N., Fukuma R., Kishima H., Hirata M., Koike Y. Decoding fingertip trajectory from electrocorticographic signals in humans. Neurosci Res. 2014. 85: 20–7.
- Nakanishi Y., Yanagisawa T., Shin D., Fukuma R., Chen C., Kambara H., Yoshimura N., Hirata M., Yoshimine T., Koike Y. Prediction of three-dimensional arm trajectories based on ECoG signals recorded from human sensorimotor cortex. PLoS One. 2013. 8 (8): e72085.
- Overduin S.A., d'Avella A., Roh J., Carmena J.M., Bizzi E. Representation of Muscle Synergies in the Primate Brain. J. Neurosci. 2015. 35 (37): 12615–24.

- Ozdemir R.A., Contreras-Vidal J.L., Paloski W.H. Cortical control of upright stance in elderly. *Mech Ageing Dev.* 2018. 169: 19–31.
- Pei D., Olikkal P., Adali T., Vinjamuri R. Reconstructing Synergy-Based Hand Grasp Kinematics from Electroencephalographic Signals. *Sensors (Basel).* 2022. 22 (14): 5349.
- Reyes A., Laine C.M., Kutch J.J., Valero-Cuevas F.J. Beta Band Corticomuscular Drive Reflects Muscle Coordination Strategies. *Front Comput Neurosci.* 2017. 11: 17.
- Roeder L., Boonstra T.W., Smith S.S., Kerr G.K. Dynamics of corticospinal motor control during overground and treadmill walking in humans. *J. Neurophysiol.* 2018. 120 (3): 1017–1031.
- Saito H., Yokoyama H., Sasaki A., Kato T., Nakazawa K. Flexible recruitments of fundamental muscle synergies in the trunk and lower limbs for highly variable movements and postures. *Sensors (Basel).* 2021. 21 (18): 6186.
- Santuz A., Ekizos A., Janshen L., Mersmann F., Bohm S., Baltzopoulos V., Arampatzis A. Modular Control of Human Movement During Running: An Open Access Data Set. *Front Physiol.* 2018. 9: 1509.
- Shin D., Watanabe H., Kambara H., Nambu A., Isa T., Nishimura Y., Koike Y. Prediction of muscle activities from electrocorticograms in primary motor cortex of primates. *PLoS One.* 2012. 7 (10): e47992.
- Weersink J.B., de Jong B.M., Halliday D.M., Maurits N.M. Intermuscular coherence analysis in older adults reveals that gait-related arm swing drives lower limb muscles via subcortical and cortical pathways. *J. Physiol.* 2021. 599 (8): 2283–2298.
- Yang Y., Dewald J., Van der Helm F., Schouten A.C. Unveiling neural coupling within the sensorimotor system: directionality and nonlinearity. *Eur. J. Neurosci.* 2018. 48 (7): 2407–2415.
- Yarossi M., Brooks D.H., Erdoğan D., Tunik E. Similarity of hand muscle synergies elicited by transcranial magnetic stimulation and those found during voluntary movement. *J. Neurophysiol.* 2022. 128 (4): 994–1010.
- Yokoyama H., Kaneko N., Ogawa T., Kawashima N., Watanabe K., Nakazawa K. Cortical Correlates of Locomotor Muscle Synergy Activation in Humans: An Electroencephalographic Decoding Study. *iScience.* 2019. 15: 623–639.
- Yokoyama H., Kato T., Kaneko N., Kobayashi H., Hoshino M., Kokubun T., Nakazawa K. Basic locomotor muscle synergies used in land walking are finely tuned during underwater walking. *Sci Rep.* 2021. 16; 11 (1): 18480.
- Yoshimura N., Tsuda H., Kawase T., Kambara H., Koike Y. Decoding finger movement in humans using synergy of EEG cortical current signals. *Sci. Rep.* 2017. 7 (1): 11382.
- Zandvoort C.S., Van Dieën J.H., Dominici N., Daffertshofer A. The human sensorimotor cortex fosters muscle synergies through cortico-synergy coherence. *Neuroimage.* 2019. 199: 30–37.

SPATIO-TEMPORAL PATTERNS OF CORTICAL-MUSCULAR INTERACTION DURING LOCOMOTION

S. A. Moiseev^{a, #} and R. M. Gorodnichev^a

^aVelikiye Luki State Academy of Physical Education and Sports, Velikiye Luki, Russia

[#]e-mail: sergey_moiseev@vlgafc.ru

The paper considers the synergetic effects manifested at the cortical and muscular levels during locomotor activity showed in conditions of horizontal hanging of the lower extremities. The analysis of the synergies' spatio-temporal structure was carried out using the data matrix factorization methods. It was found out the control of the movements' structure is mainly realized through the three muscle synergies. The activity synchronization of the motor, associative, visual and sensorimotor regions of the cortex bilateral part is due to the specifics of performing locomotion in conditions of gravitational unloading and the associated features of receptor signaling. The identified components indicating synchronization of different areas of the right and left cortex may reflect the control processes associated with the control of alternate activation of the flexor and extensor muscles of the contralateral limb during locomotion. The data on the cortical activity spatial-temporal structuring indicate the separate management of muscle synergies through synchronization of cortical commands and the temporary organization of muscle synergies in the frequency ranges 0.30 to 8.00 Hz. Such patterns may reflect the activity of the rhythm-generating mechanism involved in the management of cyclic locomotor activity.

Keywords: muscle synergies, cortical control locomotion, cortical-muscular interaction