

Співактивація м'язів-антагоністів у рухових задачах первинної активації агоністів

Д. І. Шушуєв, А. В. Горковенко, О. В. Легедза, Д. О. Заводовський, О. І. Костюков

¹Інститут фізіології імені О.О. Богомольця НАН України, Київ;
e-mail: dmitrysmile36@gmail.com e-mail2: zavodovskiyi@biph.kiev.ua

Нелінійна динаміка взаємодії м'язів одного суглоба є актуальною проблемою керування рухами, вивчення якої ускладнюється гістерезисними явищами. У роботі досліджено активацію м'язів, які згинають та розгинають ліктьовий суглоб за умов, коли вони діяли як антагоністи в рухових задачах первинної активації агоністів. Згиначі та розгиначі по черзі активувалися візуальними командами біологічного зворотного зв'язку і тому послідовно виступали в ролі агоністів та антагоністів. При трапецієподібних змінах довжини та сили м'язів показано відповідність електроміограм первинно і спільно активованих груп м'язів. Синусоїдальні зміни також викликали подібні електроміографічні реакції, часова асиметрія яких була зумовлена гістерезисними властивостями м'язів. Статистичний аналіз підтвердив загальний збіг проявів асиметрії електроміограм у первинно активованих та співактивованих м'язах, що може свідчити про допоміжну функціональну роль антагоністів. Гістерезисні властивості м'язів істотно впливають на формування і виконання моторного завдання з боку ЦНС на групи м'язів агоністів та антагоністів.

Ключові слова: передня кінцівка людини; руховий контроль; центральні команди; двосуглобові рухи; скорочення м'язів; електроміограма.

ВСТУП

Проблема надмірності рухового контролю людини, вперше поставлена Бернштейном [1], стосується діяльності м'язів, що належать до одного або різних суглобів чи кінцівок. Бернштейн ввів концепцію «синергії» для вивчення цілеспрямованих рухів людини; це поняття можна розглядати як здатність центральної нервової системи (ЦНС) знижувати рухову надмірність через зменшення ступенів свободи при складних рухах. Проблеми керування рухами за допомогою обмеженої кількості м'язових синергій докладно розглянуто у оглядових статтях [2–4]. Одним з найважливіших, проте менш вивчених експериментально, типів синергії є взаємодія м'язів-антагоністів, що діють навколо одних і тих самих суглобів. Труднощі вивчення синергічної взаємодії м'язів-антагоністів тісно пов'язані з проблемою їх складної нелінійної динаміки. Одна з найбільш істотних неліній-

них властивостей функціонально різних м'язів стосується модифікації сили їх скорочення залежно від напрямку зміни довжини [5]. Водночас будь-який рух у суглобі супроводжується протилежними змінами довжини його м'язів-антагоністів, а аналіз взаємодії ефектів гістерезису в експериментальній моделі суглоба продемонстрував наявність ефектів невизначеності в рівноважних станах положення в суглобі, які залежать від передісторії руху [6]. Розглядають два основних патерни активації антагоністів: реципрокний і співактиваційний. Під час реципрокної активації, коли відсутня реакція антагоніста на піку активності агоніста, рухи у зворотному напрямку демонструють швидкий початок та лінійний хід у часі. Такий спосіб взаємодії м'язів-антагоністів особливо добре підходить для точної регуляції як амплітуди, так і швидкості рухів суглобів [6]. З іншого боку, співактивація антагоністичних м'язів може істотно зменшити наслідки гістерезисних

© Інститут фізіології ім. О.О. Богомольця НАН України, 2024

© Видавець ВД “Академперіодика” НАН України, 2024

ефектів м'язового скорочення, таких як існування досить тривалих залишкових рухів після фіксації рівня активації агоністів і, таким чином, зменшити різницю невизначеності між сталими значеннями кута суглоба на початковій та фінальній стадіях руху [6, 7]. Подальший прогрес у вивченні синергічної взаємодії антагоністичних груп м'язів, що діють навколо суглобів кисті людини, може бути пов'язаний з нещодавно запропонованим методом штучного розділення нав'язаного зовні «пасивного» руху руки з експериментальним завданням генерації «активної» сили в режимі біологічного зворотного зв'язку [8].

Мета нашого дослідження – порівняння електроміографічних (ЕМГ) відповідей м'язів, які згинають і розгинають лікоть при різних комбінаціях програм руху та генерування сили, що дало змогу розглядати їх як агоністи та антагоністи при відповідних рухах.

МЕТОДИКА

У дослідженні брали участь 9 дорослих тестованих віком 22–27 років (середній вік $25,2 \pm 2,6$ роки), всі були правшами. Експериментальна процедура відповідала етичним стандартам Гельсінської декларації 1964 р з наступними поправками, а також Комітету з біомедичної етики Інституту фізіології ім. О. Богомольця НАН України, Київ, Україна (№ протоколу засідання Комітету 5/13 від 25.11.2013). Інформована згода була отримана від усіх учасників експериментів. Ми використовували роботизовано-мехатронний пристрій (РМП), створений у нашій лабораторії, котрий був детально описаний раніше [8, 9]. Він базується на комп'ютеризованій системі, яка керує незалежними двокоординатними переміщеннями рухомої платформи з вертикально встановленим на ній маніпулятором. Площина основи РМП розташовувалась у горизонтальному положенні, при цьому

ручка маніпулятора відповідала рівню центра плечового суглоба тестованого. Експерименти включали зовні нав'язані рухи правої руки тестованого за умов фіксації положення ліктьового суглоба. Зовні нав'язані рухи здійснювалися відповідно до програми пасивних рухів за допомогою переміщень маніпулятора, руків'я якого людина тримала кистю. Водночас за допомогою системи візуального біологічного зворотного зв'язку, тестований створював заданий вектор зусилля в горизонтальній площині, натискаючи кистю руки на руків'я маніпулятора. При цьому вимірювалась амплітуда та напрямок вектора сили. В кінці кожного експерименту реєстрували ЕМГ від усіх м'язів при максимальному довільному скороченні (МДС) в ізометричному режимі, окремо для згинальних та розгинальних рухів відповідно.

Поверхневі ЕМГ реєстрували від наступних м'язів: довга головка двоголового м'яза плеча (*musculus biceps brachii caput longum*; далі – BVcl), коротка головка двоголового м'яза плеча (*musculus biceps brachii caput breve*; далі – BVcb), плечопроменеий м'яз передпліччя (*musculus brachioradialis*; далі – Br), бічна головка триголового м'яза плеча (*musculus triceps brachii caput laterale*; далі – TBclat) та довга головка триголового м'яза плеча (*musculus triceps brachii caput longum*; далі – TBcl). ЕМГ реєстрували біполярними електродами (Віорас System EL 503, США) з міжцентровою відстанню близько 25 мм. Електроди були закріплені на правій руці тестованого над відповідними м'язами. Зареєстровані ЕМГ-сигнали пропускали через 16-канальний підсилювач (CWE, Inc., PA 19003, США) і фільтрували в діапазоні від 10 до 2000 Гц. ЕМГ разом із позиційними сигналами від мехатронного пристрою вивчали за допомогою системи збору даних CED Power 1401 з використанням програми Spike 2 («Cambridge Electronic Design», Велика Британія). Підсилені сигнали оцифровували з частотою дискретизації 10 c^{-1} , а для авто-

номного аналізу результатів використовували програму Origin 18 («OriginLab Corporation», США). Всі записи ЕМГ-сигналів піддавали повнохвильовому випрямленню та фільтрації (фільтр Баттерворта четвертого порядку, смуга пропускання 0–10 Гц) в автономному режимі. Ця процедура вносила фазовий зсув відносно реальних змін інтенсивності ЕМГ у межах 130–150 мс. В подальшому оброблені та усереднені ЕМГ-сигнали нормували відносно МДС окремо для кожного тестованого.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

РМП у поєднанні з методом біологічного зворотного зв'язку для формування векторів сил дав змогу відокремити сам рух від центральних моторних команд, які його

забезпечують. Експериментатор програмує просторово-часовий профіль траєкторії руху кінцевої точки руки, щоб досягти, наприклад, лінійних розподілів зміни довжини для різних м'язів, що діють навколо досліджуваного суглоба (рис. 1).

Незважаючи на суттєві відмінності в біомеханічних характеристиках згиначів і розгиначів ліктьового суглоба, дві різні програми пасивного руху забезпечили подібні трапецієподібні профілі змін довжини $BBcl$ і $TBcl$ (L_3 та L_p , рис. 1). Паралельно кінцевим траєкторіям зміни довжини м'язів, формувалися програми командних сигналів, які мав відслідковувати тестований, створюючи потрібні силові профілі (траєкторії M , рис. 1). Таким чином, продемонстровано відповідність між часовими профілями активних скорочень згиначів (А) і розгиначів

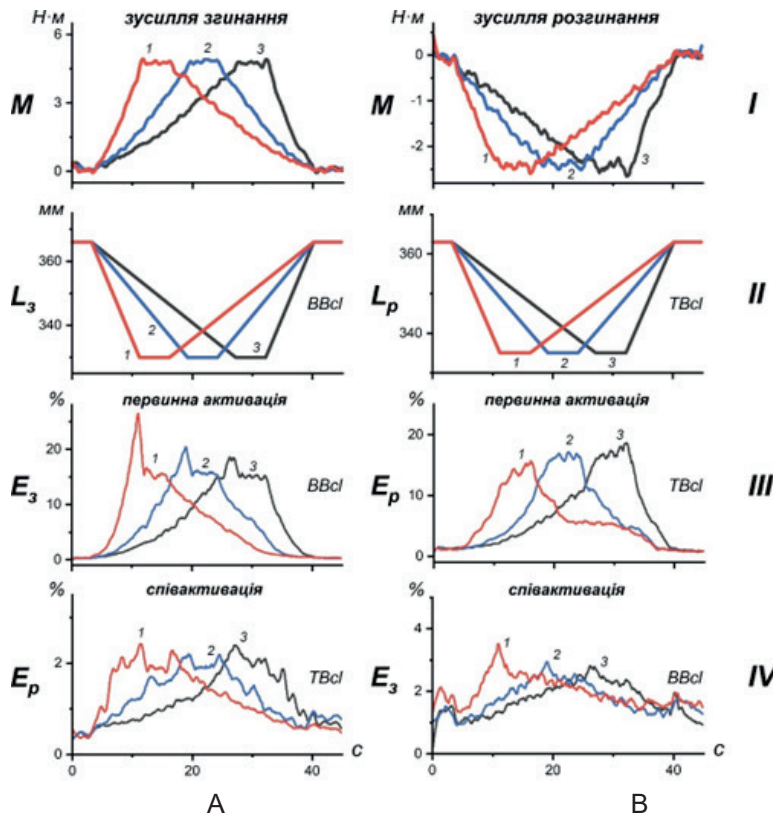


Рис. 1. Моменти сили у ліктьовому суглобі (M), створювані первинно активованими м'язами-згиначами (А, I) та м'язами-розгиначами (Б, I) у режимі біологічного зворотного зв'язку при зовні нав'язаних рухах у ліктьовому суглобі. L_3 , L_p – довжина м'язів-згиначів і м'язів-розгиначів; E_3 , E_p – ЕМГ відповідних м'язів. $BBcl$, $TBcl$ – скорочені назви м'язів (див. Методику). Числа 1, 2, 3 відповідають пов'язаним між собою патернам довжини і моментів сили м'язів з їх ЕМГ-активністю. Амплітуда ЕМГ-сигналів представлена у відсотках відносно максимального довільного скорочення

(Б) та циклами їх скорочення-подовження трапецієподібної форми. Незважаючи на подібність ЕМГ-реакцій, спостерігаються деякі відмінності, зокрема, на вершинах траєкторій трапецієподібного руху. Так, у м'язів-згиначів з'являються виражені динамічні компоненти, тоді як у м'язів-розгиначів можна відзначити уповільнення інтенсивності ЕМГ та їх незначне повільне збільшення. Найцікавішим результатом експерименту є виявлення закономірностей співактивації м'язів-антагоністів, роль яких відіграють розгиначі, коли цільовий рух забезпечується активацією згиначів (А), і згиначі, коли рух

пов'язаний з активністю розгиначів (Б). Незважаючи на значно меншу інтенсивність співактиваційної активності як згиначів, так і розгиначів, їх динаміка в часі нагадувала таку, що спостерігалася в м'язах-агоністах. Слід відзначити, що зазначені вище відмінності в реакціях ЕМГ у первинно активованих м'язах (див. рис. 1, III), добре відтворюються і в реакціях співактивації. Принаймні це стосується динамічних компонентів відповідних ЕМГ.

Зв'язок між часовими структурами первинної активації та співактивації також було досліджено при складніших програмах руху (рис. 2). Порівнювали ЕМГ-реакції м'язів

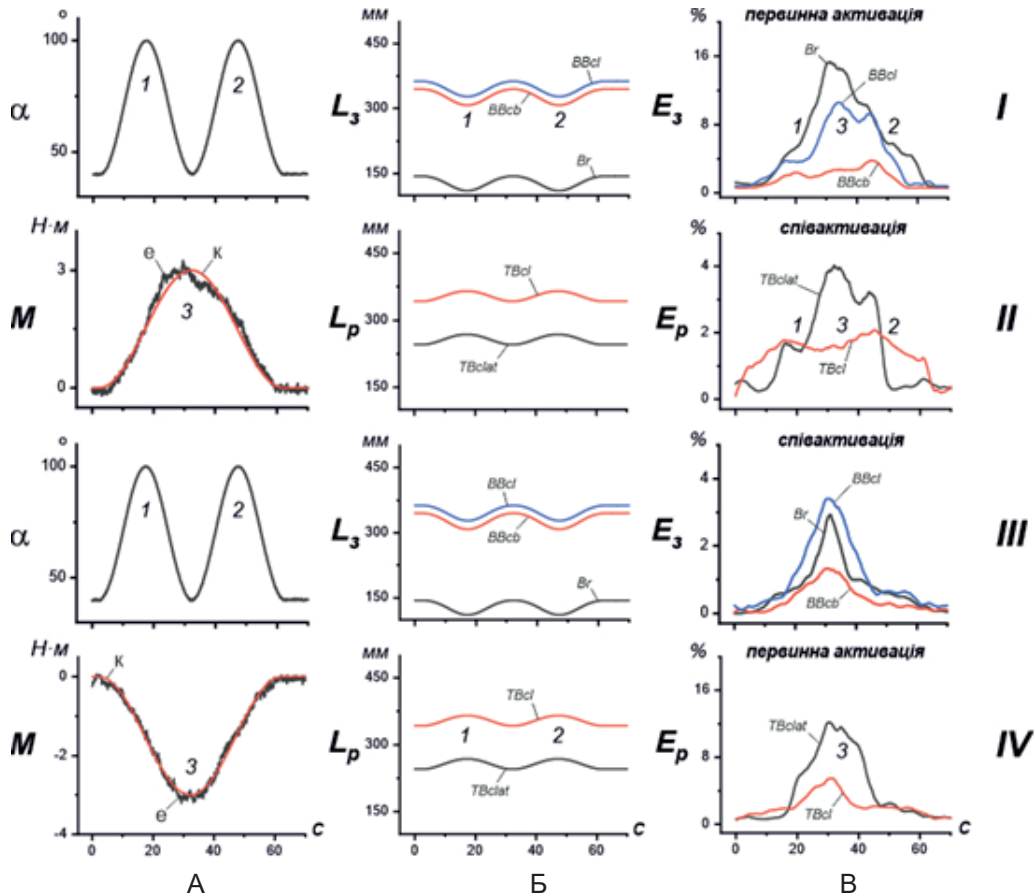


Рис. 2. Порівняння ЕМГ-активності в м'язах ліктового суглоба, зареєстрованих під час двохвильових рухів (програма пасивного руху: панелі А, I, III), застосованих одночасно з протилежно спрямованими синусоїдальними хвилями моменту сили (активні м'язові скорочення: панелі А, II, IV), які викликаються первинною активацією згиначів (I) або розгиначів (IV). α – кут у ліктовому суглобі; М – момент сили у ліктовому суглобі; κ , e – командний та експериментальний сигнали моменту сили відповідно. L_3 , L_p – довжина м'язів-згиначів і м'язів-розгиначів; E_3 , E_p – ЕМГ відповідних м'язів. Br, BBcb, BBcl, TBclat та TBcl – скорочені назви м'язів (див. Методику). 1, 2, 3 – хвилі сигналу. Амплітуда ЕМГ-сигналів представлена у відсотках відносно максимального довільного скорочення

на протилежно спрямовані повільні синусоїдальні хвилі моменту сили, що створювався тестованим (див. рис. 2, А, II, IV), і які накладалися на ідентичні пасивні рухи в суглобі (див. рис. 2, А, I, III). Пасивні рухи склалися з двох синусоїдальних хвиль вдвічі більшої частоти порівняно з хвилями моменту сили, таким чином, рухові хвилі були симетрично розташовані щодо хвиль моменту сили.

Зворотно-поступальні зміни в довжині м'язів, або в формі їх зусиль, є звичайним інструментом для ідентифікації гістерезису в системі рухового контролю. Синусоїдальні зміни суглобового кута (див. рис. 2, А) викли-

кали в м'язах-згиначах і м'язах-розгиначах подібні коливання їх довжини (див. рис. 2, Б), причому ці коливання в м'язах-антагоністах були спрямовані протилежно один одному (L_3 , L_p). Загальний розгляд моделі руху, що включає як зміни довжини, так і сили (два піки 1, 2 зміни довжини L_3 і один пік 3 на запису М, див. рис. 2, В) помітно зміщені один відносно одного, що є основною причиною чіткого розмежування окремих коливань ЕМГ (1, 2, 3 на записах E_3 , рис. 2, В).

Хвилі зміни суглобового кута викликають відповідні хвилі скорочення-подовження м'язів-згиначів на фазах зростання та спаду

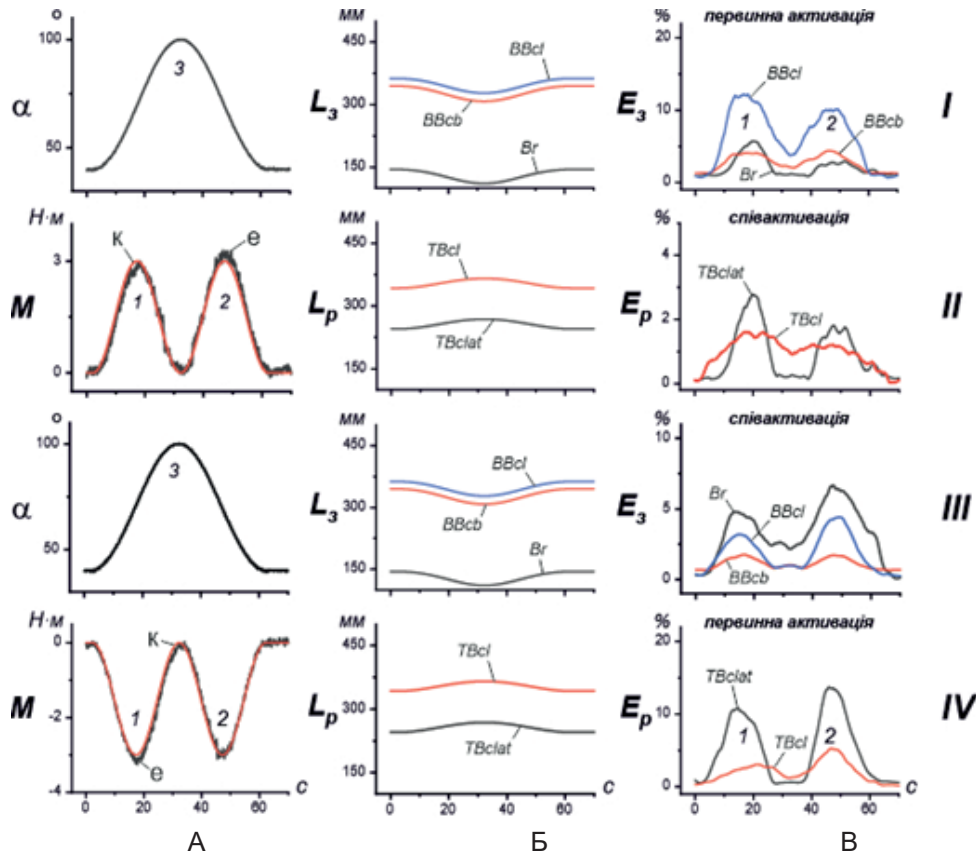


Рис. 3. Порівняння двох різних патернів ЕМГ-активності м'язів ліктьового суглоба, зареєстрованих під час поодиноких синусоїдальних рухів. α – кут у ліктьовому суглобі. Ідентичні програми пасивних рухів (А, I, III) були застосовані одночасно з двома протилежно спрямованими хвилями зміни моменту сили (М), пов'язані з активними м'язовими скороченнями (А, II, IV) при первинній активації згиначів (В, I) і розгиначів (В, IV) (результати отримані в тому самому експерименті, що й на рис. 2). κ , ϵ – командний та експериментальний сигнали моменту сили відповідно. L_3 , L_p – довжина м'язів-згиначів і м'язів-розгиначів; E_3 , E_p – ЕМГ відповідних м'язів. *Br*, *BBcb*, *BBcl*, *TBclat* та *TBcl* – скорочені назви м'язів (див. Методику). 1, 2, 3 – хвилі сигналу. Амплітуда ЕМГ-сигналів представлена у відсотках відносно скорочення довільного скорочення

зусилля, тому інтенсивність активації м'язів на цих ділянках рухової програми повинна відрізнятися, що відображається у різниці пікової амплітуди хвиль ЕМГ (рис. 2, В, I, 1, 2). У згиначах, принаймні у Вг та ВВсб, найбільш інтенсивна ділянка ЕМГ-активності пов'язана з вершиною моменту сили 1, однак підвищення амплітуди ЕМГ у цій ділянці також спостерігається в ВВсІ. Попри очевидні відмінності між записами інтенсивності ЕМГ у трьох агоністів, трихвильова структура ЕМГ була переважно зареєстрована в усіх експериментах, а записи ЕМГ нагадували такі, що показані на рис. 2, В-І.

Для реєстрації первинної активації розгиначів ліктьового суглоба інвертували командний сигнал, що визначає активне м'язове скорочення, зберігаючи форму нав'язаних зовні рухів (рис. 2, А, III, IV). Зміни довжини м'язів-розгиначів та згиначів були спрямовані протилежно, тому навіть при однаковому характері утворення сили розгиначами (зусилля зростає відповідно до синусоїдального командного сигналу) первинна активація розгиначів істотно відрізнялася такої згиначів (рис. 2, Б, IV). Це легко пояснити, якщо взяти до уваги протилежний характер зміни довжини розгиначів: м'язи отримували дві хвилі (1, 2) подовження-скорочення, під час яких, як відомо, на фазі подовження інтенсивність еферентних сигналів повинна суттєво зменшуватися. Таким чином,

замість трихвильового патерну ЕМГ, як у разі згиначів, при первинній активації розгиначів (див. рис. 2, В, IV) можна спостерігати лише добре виражену поодинокую хвилю високої амплітуди, розташовану по центру сигналу моменту сили. Втім рухові хвилі призводять до асиметричної форми ЕМГ-реакцій первинної активації м'язів-розгиначів. Можна відзначити деяку відмінність первинної активації розгиначів порівняно зі згиначами (див. рис. 2, В, I, IV). Іноді в реакціях розгиначів можна було помітити багатокомпонентну структуру, яка відповідала силовим і руховим хвилям (ТВсІат), однак дрібні деталі, що відповідали руховим компонентам, були дещо розмиті.

Під час виконання цих експериментів було виявлено, що зв'язок між часовою структурою співактивації антагоністів та профілем первинної активації агоністів можна проаналізувати кількісно в дещо іншій комбінації часового профілю моментів сили і нав'язаних рухів в суглобі. Це стає можливим для двокомпонентних ЕМГ як у первинній активації агоністів, так і у співактивації антагоністів, що виникали при протилежному співвідношенні пасивних рухів в суглобах і генерації активної сили порівняно з вищеписаним експериментом (рис. 3). При цьому для первинної активації згиначів і розгиначів застосовувалися дві більш швидкі хвилі моменту сили та поодинокі повільні хвилі зміни

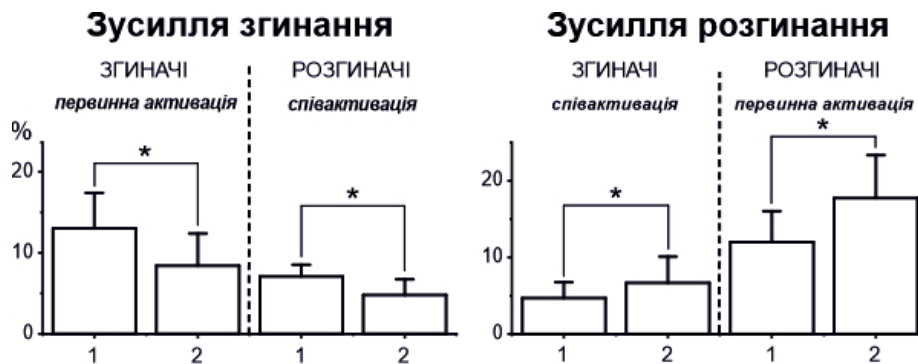


Рис. 4. Статистичне порівняння середніх значень амплітуд ЕМГ між ідентичними парами (1, 2) хвиль моменту сили при згинальних (А) та розгинальних зусиллях у суглобі (Б), створюваних тестованими (n = 9) на ділянках підйому або спадку нав'язаного зовні синусоїдального руху у суглобі. *P < 0,05

суглобного кута (див. рис. 3, А, I, IV). Таке співвідношення між пасивною та активною програмами руху призводило до формування чітких двокомпонентних коливань ЕМГ як у первинній активації згиначів та розгиначів, так і в їх співактивації. При первинній активації згиначів, завдяки очевидним комбінаціям ефектів гістерезису в цих м'язах, перша хвиля ЕМГ була вищою за другу, тоді як у розгиначах відображалось протилежне співвідношення амплітуд (див. рис. 3, В, I, IV). Подібно до експерименту, показаного на рис. 2, таке співвідношення між амплітудами компонентів ЕМГ повторювалося у відповідних реакціях співактивації м'язів-антагоністів (див. рис. 3, В, II, III). Це може бути передумовою для статистичного тестування відповідності між первинною активацією м'язів-агоністів і супутньою співактивацією м'язів-антагоністів. Результати випробувань у межах тієї самої експериментальної концепції, що показано на рис. 3; 4 і представлено в таблиці. На рис. 4 наведено статистичне порівняння середніх значень амплітуди ЕМГ в ідентичних парах тестів з моментом сили у напрямку згинання (А) та розгинання (Б). Порівняння середніх амплітуд хвиль ЕМГ, які зареєстровані у тестованих у разі зростання або спаду зовні нав'язаного синусоїдального руху в суглобі, демонструє чіткий збіг характеру співвідношення амплітуд першої та другої хвиль ЕМГ на записах первинної активації агоністів та відповідної співактивації антагоністів.

Програма статистичної оцінки була однаковою для двох типів моментів сили, що діють навколо ліктьового суглоба в

напрямах згинання або розгинання. Для статистичної оцінки результатів було застосовано двофакторний дисперсійний аналіз з повторними вимірами. Враховувалися два фактори: перший — напрямок активного моменту сили з двома рівнями (згинання або розгинання); другий — порядок хвилі моменту сили, який визначає положення хвилі щодо ділянок підйому або спаду в зовнішньому прикладеному руху суглоба (два рівні). Для попарних *post-hoc* порівнянь використовували тест з поправкою Бонферроні.

Традиційні підходи до кількісного дослідження м'язової динаміки за допомогою аналізу ЕМГ при реальних рухах кінцівок людини повинні поєднувати контроль траєкторій руху з оцінкою можливих змін зовнішніх сил, що діють на кінцівку, якщо такі існують. З іншого боку, щоб забезпечити навіть незначні зміни в такій комбінації, наприклад, змінити один з контрольованих параметрів, за умов, що інший потрібно залишити фіксованим, експериментатору часто доводиться істотно реконструювати механічну частину експериментальної установки. У цьому дослідженні ми застосували новий підхід до таких експериментів, використовуючи метод поділу рухових програм безпосередньо на сам рух, який задавався ззовні за допомогою РМП, і незалежну програму формування людиною вектора зусилля руки з використанням візуального зворотного зв'язку [8, 9].

Було використано три різні програми експериментів (рис. 1–3), одна з яких була прийнята для статистичного підтвердження спостережуваної подібності часового профілю

Статистична оцінка впливу тестових факторів (рис. 3 та 4).

Активне зусилля	Фактори					
	Напрямок моменту сили		Порядок хвилі моменту сили		Взаємодія факторів	
	F	P	F	P	F	P
Згинання	33,830	0,000	188,937	0,000	24,576	0,000
Розгинання	45,191	0,000	49,483	0,000	8,538	0,010

співактивації до патернів первинної активації в обох групах м'язів-антагоністів ліктьового суглоба. У кожному разі використовувалися симетричні схеми як пасивних рухів, так і часових змін довільного силового компоненту. Через добре відомі властивості гістерезису м'язів та системи рухового контролю в цілому [5–9], симетричний розвиток у часі змін довжини та сили м'язів-агоністів супроводжувався асиметричною формою їх ЕМГ реакцій. Характер асиметрії ЕМГ реакцій первинно активованих м'язів пояснюється гістерезисними властивостями м'язового скорочення, що залежать від напрямку зміни довжини та сили м'язів. Оскільки довжини згиначів і розгиначів змінюються в протилежних напрямках, загальний збіг асиметрії ЕМГ у первинно активованих і співактивованих м'язах може свідчити про підпорядковану і допоміжну роль співактивації.

Нещодавно експерименти з використанням транскраніальної магнітної стимуляції показали, що співактивація антагоністів може помітно підвищити кортикотонорну збудливість м'язів над'яtkово-гомiлkового суглоба людини як у статичних, так і в динамічних умовах [10]. Експерименти, проведені на приматах [11, 12] та при обстеженні людей [13, 14], надали додаткові докази, що підтверджують переважання спільної активації агоністів і антагоністів у низхідному моторному контролі, тоді як ізольовані рухові програми згинання та розгинання менш поширені.

Спільна активація м'язів, які є агоністами та антагоністами є важливим елементом нормального функціонування моторного контролю; це ключова проактивна стратегія, яка використовується для регулювання жорсткості суглобів [15] та збільшення їхнього імпедансу у відповідь на зовнішні механічні сили [16] для завдань, що вимагають високої точності [17] або коли стабільність суглоба скомпрометована деякими порушеннями рухового контролю

[18, 19]. Враховуючи виявлені ефекти, вважаємо перспективним напрямом для подальшого дослідження феноменів спільної активації м'язів-антагоністів адаптацію експериментальних дизайнів і перевірку їх відтворюваності на тваринних моделях за норми та за індукованих патологічних станів м'язової системи кінцівок [20, 21]. Здається цілком очевидним, що характер спільної активації антагоністичних груп м'язів, досліджених в нашій роботі на прикладі м'язів ліктьового суглоба, може по-іншому проявлятися в інших м'язах кінцівок людини. Принаймні, можна припустити, що для дистальних м'язів руки ці патерни активації навіть у простих хапальних рухах демонструють складну високоінтенсивну ЕМГ активність у тестах на спритність і в повсякденних рухах [22].

На підставі наших результатів можна припустити, що досить повільні центральні команди, подібні тим, що використовуються в цій роботі, реалізуються дещо іншими нейронними механізмами, ніж ті, що забезпечуються послідовностями ЕМГ сплесків у згиначах і розгиначах дистальних суглобів кисті.

ВИСНОВКИ

Показано, що при трапецієподібних змінах довжини та сили м'язів є відповідність електроміограм первинно і спільно активованих груп м'язів. Водночас синусоїдальні зміни також викликали подібні електроміографічні реакції, часова асиметрія яких була зумовлена гістерезисними властивостями м'язів. Статистичний аналіз підтвердив загальний збіг проявів асиметрії електроміограм у первинно активованих та співактивованих м'язах, що може свідчити про допоміжну функціональну роль антагоністів. Гістерезисні властивості м'язів істотно впливають на формування і виконання моторного завдання з боку ЦНС на групи м'язів агоністів та антагоністів. У будь-якому

разі вивчення цих процесів через порівняння дистальних і більш проксимальних суглобів може бути перспективним для розуміння центральних механізмів моторного контролю.

The authors of this study confirm that the research and publication of the results were not associated with any conflicts regarding commercial or financial relations, relations with organizations and/or individuals who may have been related to the study, and interrelations of co-authors of the article.

**D. I. Shushuiev¹, A. V. Gorkovenko¹,
O. V. Lehedza¹, D.O. Zavodovskiy¹,
A. I. Kostyukov¹**

COACTIVATION OF ANTAGONIST MUSCLES IN MOTOR TASKS WITH PRIMARY AGONIST ACTIVATION

¹Bogomolets Institute of Physiology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine; e-mail: dmitrysmile36@gmail.com

Study of the nonlinear dynamics of muscles interaction within a single joint is complicated by hysteresis phenomena. Here, we investigate the activation of the flexor and extensor muscles of the elbow joint under conditions when they functioned as antagonists in motor tasks involving the primary activation of agonists. Flexors and extensors were alternately activated through visual biofeedback and therefore successively act as agonists and antagonists. When muscle length and force were altered trapezoidally, the electromyograms of both the initially activated and co-activated muscle groups aligned accordingly. Sinusoidal changes also produced similar electromyographic responses, with asymmetry attributed to the muscles' hysteresis properties. Statistical analysis confirmed the overall asymmetry in electromyograms of initially activated and co-activated muscles, suggesting a supportive antagonists' role. Key words: human forelimb; motor control; central commands; bilateral joint movements; muscle contraction; electromyogram.

REFERENCES

1. Bernstein NA. The Coordination and regulation of movements. London: Pergamon Press. 1967.
2. Safavynia SA, Torres-Oviedo G, Ting LH. Muscle synergies: implications for clinical evaluation and rehabilitation of movement. *Top Spinal Cord Inj Rehabil.* 2011;17(1):16-24.
3. Bizzi E, Cheung VCK. The neural origin of muscle

- synergies. *Front Comp Neurosci.* 2013;7:51.
4. Latash ML. Laws of nature that define biological action and perception. *Phys Life Rev.* 2021;36:47-67.
5. Kostyukov AI. Muscle hysteresis and movement control: a theoretical study. *Neuroscience.* 1998; 83(1):303-20.
6. Gorkovenko AV, Sawczyn S, Bulgakova NV, Jaszczur-Nowicki J, Mishchenko VS, Kostyukov AI. Muscle agonist-antagonist interactions in an experimental joint model. *Exp Brain Res.* 2012; 222(4):399-414.
7. Tomiak T, Gorkovenko AV, Tal'nov AN, Abramovych TI, Mishchenko VS, Vereshchaka IV, Kostyukov AI. The averaged EMGs recorded from the arm muscles during bimanual "rowing" movements. *Front Physiol.* 2015;6:349.
8. Zasada M, Gorkovenko AV, Strafun SS, Vasylenko DA, Pilewska W, Kulyk YuA, Kostyukov AI. A new approach to the study of two-joint upper limb movements in humans: Independent programming of the positioning and force. *Neurophysiology.* 2020; 52:397-406.
9. Kostyukov AI, Gorkovenko AV, Kulyk YA, Lehedza OV, Shushuiev DI, Zasada M, Strafun SS. Central commands to the elbow and shoulder muscles during circular planar movements of hand with simultaneous generation of tangential forces. *Front Physiol.* 2022;13:864404.
10. Kesar TM, Tan A, Eicholtz S, Baker K, Xu J, Anderson JT, Wolf SL, Borich MR. Agonist-antagonist coactivation enhances corticomotor excitability of ankle muscles. *Neural Plast.* 2019;2019:5190671.
11. Fetz EE, Cheney PD. Functional relations between primate motor cortex cells and muscles: fixed and flexible. *Ciba Found Symp.* 1987;132:98-117.
12. Humphrey DR, Reed DJ. Separate cortical systems for control of joint movement and joint stiffness: reciprocal activation and coactivation of antagonist muscles. *Adv Neurol.* 1983;39:347-72.
13. Hansen S, Hansen NL, Christensen LOD, Petersen NT, Nielsen JB. Coupling of antagonistic ankle muscles during co-contraction in humans. *Exp Brain Res.* 2002;146(3):282-92.
14. Nielsen J, Kagamihara Y. The regulation of presynaptic inhibition during co-contraction of antagonistic muscles in man. *J Physiol.* 1993;464:575-93.
15. De Serres SJ, Milner TE. Wrist muscle activation patterns and stiffness associated with stable and unstable mechanical loads. *Exp Brain Res.* 1991;86(2):451-8.
16. Osu R, Franklin DW, Kato H, Gomi H, Domen K, Yoshioka T, Kawato M. Short- and long-term changes in joint co-contraction associated with motor learning as revealed from surface EMG. *J Neurophysiol.* 2002;88(2):991-1004.
17. Enoka RM. Neural strategies in the control of muscle force. *Muscle Nerve Suppl.* 1997;5:S66-S9.
18. Finley JM, Dhaher YY, Perreault EJ. Contributions of feed-forward and feedback strategies at the human ankle during control of unstable loads. *Exp Brain Res.* 2012;217(1):53-66.
19. Shemmell J, An JH, Perreault EJ. The differential role

- of motor cortex in stretch reflex modulation induced by changes in environmental mechanics and verbal instruction. *J Neurosci.* 2009;29(44):13255-63.
20. Zavodovskyi D, Lehedza O, Bulgakova N, Semenuk N, Kostyukov O. The method of evoked potentials as a promising direction for the study of nociception in anesthetized animals. *Fiziol Zh.* 2024;70(3):65-72. [Ukrainian].
21. Zavodovskiy DO, Bulgakova NV, Sokolowska I, Prylutskyi YI, Ritter U, Gonchar OO, Kostyukov AI, Vlasenko OV, Butowska K, Borowik A, Piosik J, Maznychenko A. Water-soluble pristine C60 fullerenes attenuate isometric muscle force reduction in a rat acute inflammatory pain model. *BMC Musculoskelet Disord.* 2023;24(1).
22. Rowson J, Yoxall A, Gonzalez V. Differences in EMG burst patterns during grasping dexterity tests and activities of daily living. *Front Bioeng Biotechnol.* 2018;6:68.

*Матеріал надійшов
до редакції 25.10.2024*