

**ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (ПСИХИЧЕСКОЙ)
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА**

УДК 612.821.6

**ПРЕДНАСТРОЙКА ПЕРЕД БИМАНУАЛЬНОЙ РЕАКЦИЕЙ
РАЗГРУЗКИ: РОЛЬ МОТОРНОЙ КОРЫ В ДВИГАТЕЛЬНОМ
ОБУЧЕНИИ**

© 2006 г. **О. В. Казенников, И. А. Солопова, В. Л. Талис, *М. Е. Иоффе**

Институт проблем передачи информации РАН,

**Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,
e-mail: lab9@iitp.ru, labdo@mail.ru*

Поступила в редакцию 29.05.2006 г.

Принята в печать 29.06.2006 г.

Исследовали роль моторной коры в формировании выученной координации (стабилизация предплечья при его разгрузке) у человека. Испытуемые удерживали предплечьем правой (позной) руки груз 1 кг, который фиксировался с помощью электромагнита. Разгрузка позной руки испытуемого инициировалась подъемом такого же груза левой рукой. В контрольных сериях подъем груза не приводил к разгрузке позной руки. Изменение возбудимости моторной коры исследовали методом транскраниальной магнитной стимуляции, стимулируя область представительства двуглавой мышцы правого плеча в моторной коре в начале и в конце исследования. При повторных пробах разгрузки наблюдалось прогрессивное уменьшение амплитуды движения предплечья разгружаемой руки, сопровождавшееся усилением упреждающего торможения электромиограммы двуглавой мышцы разгружаемого плеча (обучение). При этом мышечные ответы на транскраниальную магнитную стимуляцию в процессе обучения значимо не изменялись. Анализ нормированной величины мышечного ответа на транскраниальную магнитную стимуляцию (ответ/фон) показал, что в конце обучения она увеличилась и стала достоверно больше, чем в начале обучения. Результаты позволяют сделать заключение о принципиальной роли моторной коры в торможении синергий и координаций, мешающих формированию новой координации, в процессе двигательного обучения.

Ключевые слова: моторная кора, позная преднастройка, двигательное обучение, реакция разгрузки, транскраниальная магнитная стимуляция.

**Anticipatory Postural Adjustment in Bimanual Unloading:
Role of the Motor Cortex in Motor Learning**

O. V. Kazennikov, I. A. Solopova, V. L. Talis, M. E. Ioffe

*Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow
Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow
e-mail: lab9@iitp.ru, labdo@mail.ru*

The role of the motor cortex was investigated during learning unusual postural adjustment. Healthy subjects held their right (postural) forearm in a horizontal position while supporting a 1-kG load via an electromagnet. Perturbation of the postural forearm position consisted in the load release triggered by the subject's voluntary moving of the other elbow. Repetition of the imposed unloading test resulted in a progressive reduction of the maximal forearm rotation, attended by an anticipatory decrease in m. biceps brachii activity (learning). Control situation consisted of the voluntary forearm loading. Changes in the motor evoked potential of m. biceps brachii were examined by means of transcranial magnetic stimulation at the beginning and at the end of learning. The evoked potential amplitude did not significantly change in process of the decrease of m. biceps brachii activity. At the end of learning, motor evoked potential / baseline electromyogram ratio increased as compared to the beginning of learning and to the control situation. The results highlight the fundamental role of the motor cortex in suppression of synergies which interfere with formation of a new coordination during motor learning.

Key words: motor cortex, postural adjustment, motor learning, unloading, transcranial magnetic stimulation.

Key words: motor cortex, postural adjustment, motor learning, unloading, transcranial magnetic stimulation.

На сегодняшний день принято считать, что в процессе двигательного обучения новое движение может формироваться из готовых блоков – синергий и координаций, сопровождаясь модификацией врожденных синергий и исчезновением элементов, мешающих выполнению нового движения. Роль моторной коры в двигательном обучении и ее пластичность показаны во многих работах [5, 11, 16, 17, 23, 28]. Однако специфика моторной коры в реорганизации синергий при обучении остается недостаточно изученной. В экспериментах на собаках было показано, что повреждение моторной коры необратимо устраняет выработанную координацию удерживания поднятой лапой чашки с пищей и приводит к возврату к врожденной координации – опусканию лапы при опускании головы в кормушку [1, 14, 26]. На основании этих экспериментов было выдвинуто предположение, что в процессе обучения моторная кора тормозит двигательные синергии, мешающие выполнению нового движения, и что это является одной из специфических функций моторной коры в формировании новых движений [15].

Торможение активности двуглавой мышцы плеча, возникающее перед бимануальной разгрузкой предплечья (так называемая естественная синергия) [13], является примером упреждающей перестройки позы у человека, удобным для изучения в силу малого числа мышц, участвующих в организации синергии. В искусственных условиях (разгрузка одной руки при снятии другой рукой другого груза) стабилизация предплечья не возникает, но может формироваться при повторении этого теста в процессе обучения (“искусственная синергия”) [25]. Ранее методом транскраниальной магнитной стимуляции (ТМС) нами было показано отсутствие активного участия моторной коры в “естественной синергии” и было сделано предположение, что специфическая роль моторной коры может проявляться в обучении позной преднастройке, а не в ее выполнении при естественных движениях [2]. Данные, полученные на животных и при исследовании больных [15], указывали на то, что при поражениях моторной коры и пирамидной системы “естественная синергия” не нарушается, а “искусственная” претерпевает специфические изменения. У больных с поражением внутренней капсулы обучение “искусственной синергии” также нарушается [21], что подтверждает представление о важности тормозной функции моторной коры при обучении [15]. На сегодня, хотя наличие нисходящего торможения с моторной коры хорошо известно [6, 7, 9 и др.], прямых данных об активации моторной коры, связанной с торможением неадекватных движений в процессе обучения, нет. В настоящей работе была предпринята попытка исследовать прямую возбудимость моторной коры

при формировании выученной координации разгрузки. Мы предположили, что возбудимость моторной коры будет возрастать при формировании выученной “искусственной синергии”. Возможное участие моторной коры в упреждающем разгрузку торможении активности двуглавой мышцы плеча мы тестировали с помощью ТМС области представительства этой мышцы.

МЕТОДИКА

В экспериментах принимали участие 10 право-руких испытуемых (8 мужчин и 2 женщины) в возрасте 35–55 лет, не имеющих в анамнезе неврологических заболеваний. Исследование проводилось в соответствии с этическими правилами, утвержденными Всемирной медицинской ассоциацией (Хельсинкская декларация). Все испытуемые были информированы о процедуре исследований и дали согласие на участие в эксперименте.

Установка и схема эксперимента. Испытуемые сидели с открытыми глазами в удобной позе на жестком кресле. Для разгрузки предплечья кресло было оснащено специальными упорами. Правое плечо с помощью ремня крепили к упору чуть выше локтя. В этом положении угол между плечом и вертикалью составлял около 20 град., предплечья обеих рук располагались горизонтально, кисть полупронирована. Известно, что обучение идет быстрее, если доминантная рука выполняет позную задачу [8]. Поэтому в нашем эксперименте правая, доминантная для испытуемых рука была всегда позной или разгружаемой. На запястье правой руки была подвешена специальная конструкция (описание см. [2]), снизу к которой с помощью электромагнита крепился груз весом 1 кг (рис. 1). Разгрузку правой руки инициировало движение предплечья левой руки: в ответ на звуковой сигнал испытуемый должен был как можно быстрее согнуть левую руку в локте с амплитудой около 10 см. При этом к предплечью был жестко прикреплен груз 1 кг и исходное положение предплечья было горизонтальным. Когда давление левой руки на подставку уменьшалось вдвое, цепь размыкалась, электромагнит выключался и груз, подвешенный на правой руке, падал, разгружая ее с задержкой около 15 мс (время срабатывания электромагнита). Испытуемого просили поддерживать предплечье правой (позной) руки горизонтально в течение всего эксперимента. Движения предплечья происходили в вертикальной парасагитальной плоскости.

Измеряемые показатели. Регистрировали угол в локтевом суставе правой руки потенциометрическим датчиком, установленном на локте (ПД на рис. 1) и нагрузку на правую руку с помощью тензометрического датчика (датчик нагрузки на рис. 1). Электромиограмму (ЭМГ) двуглавой (ДМП) и трехглавой (ТМП) мышц плеча правой руки ре-

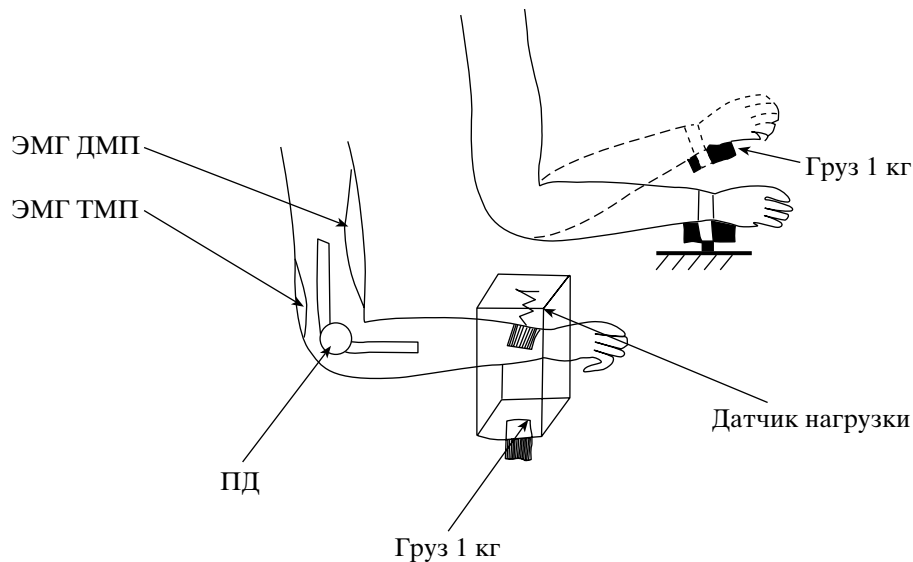


Рис. 1. Схематический вид экспериментальной установки. ПД-потенциометрический датчик на локтевом суставе правой руки, ЭМГ ДМП и ЭМГ ТМП – электромиограммы двуглавой и трехглавой мышц плеча соответственно. Кнопка под левой рукой размыкает цепь электромагнита и запускает падение груза с правой руки.

Fig. 1. Experimental setup. ПД, potentiometer of the elbow joint; ЭМГ ДМП and ТМП, electromyogram of right biceps and triceps, accordingly. The button under the left arm disconnects the electromagnet what results in lifting the weight from the right arm.

гистрировали с помощью поверхностных электродов усилителя “Medicor” (Венгрия).

Транскраниальная магнитная стимуляция. ТМС наносили одиночными импульсами с помощью стимулятора “Mags-1” фирмы “Schwarzer” (Германия) с магнитной катушкой в виде кольца (внутренний диаметр кольца – 9 см, внешний – 12.1 см). Катушку располагали слева вблизи вертекса в области коркового представительства ДМП правой руки при слабом напряжении этой мышцы. Вызванный ЭМГ-ответ (МО) ДМП в этом положении в 3–5 раз превышал уровень фоновой активности мышцы при силе стимула 40–50% от максимально возможной для данного стимулятора (2.4 Тл). Для предотвращения смещения места стимуляции во время эксперимента катушку крепили липкой лентой к резиновой шапке, надетой на голову испытуемого. Для запуска магнитного стимулятора использовали сигнал на размыкание электромагнита, задержка разгрузки после ТМС-стимула составляла 15 мс. Во время стимуляции испытуемые не испытывали никаких болезненных или неприятных ощущений. Возникало лишь ощущение непроизвольного сокращения мышцы, сходное с таковым при стимуляции нерва.

Процедура. Процедура обучения состояла из 60 проб, разделенных на три экспериментальные серии по 20 проб каждая (ОБУЧ1, ОБУЧ2 и ОБУЧ3). ТМС наносили в первых 5 (серия ОБУЧ1) и последних 10 пробах обучения (серия ОБУЧ3). Между сериями испытуемый отдыхал 3–4 мин. Для контроля неизменности положения катушки на голове испытуемого в начале и конце экспери-

мента регистрировали ТМС-ответ в нагруженной одним килограммом правой руке (ГРУЗ). Заметим здесь, что неизменность положения катушки, так же как и положения руки, подтвердил тот факт, что разница между фоновой активностью мышцы при стационарной нагрузке (ГРУЗ), так же как и между величинами ответов, полученных при этом до и после обучения, была недостоверна ($p = 0.7$). Кроме того, поскольку в данном эксперименте левая рука поднимала груз, то, предполагая, что подъем груза левой рукой сам по себе сопровождается повышенной активностью в правой моторной коре и через межполушарные связи может влиять на величину вызванного мышечного ответа в правой руке, дополнительно проводили так называемый контралатеральный тест (КОНТР). В нем при подъеме груза левой рукой разгрузки правой руки не происходило. Тест КОНТР проводили дважды: 5 раз с ТМС до обучения и 10 раз после (ТМС наносили в 5 последних пробах). Длительность всего эксперимента составляла около 40 мин, в течение которых испытуемые получали 40 ТМС-стимулов.

Обработка результатов. Электромиографические и механографические сигналы оцифровывали с частотой 1000 и 20 Гц соответственно и вводили в компьютер для последующей обработки. Величину ЭМГ-ответа на ТМС измеряли как разницу между максимальным и минимальным значением ЭМГ в диапазоне ответа 20–100 мс после артефакта от нанесения стимула. Уровень фоновой активности мышцы определяли как среднее значение выпрямленной и сглаженной миограммы в интервале 5–20 мс до нанесения стимула (ФОН 2). Для

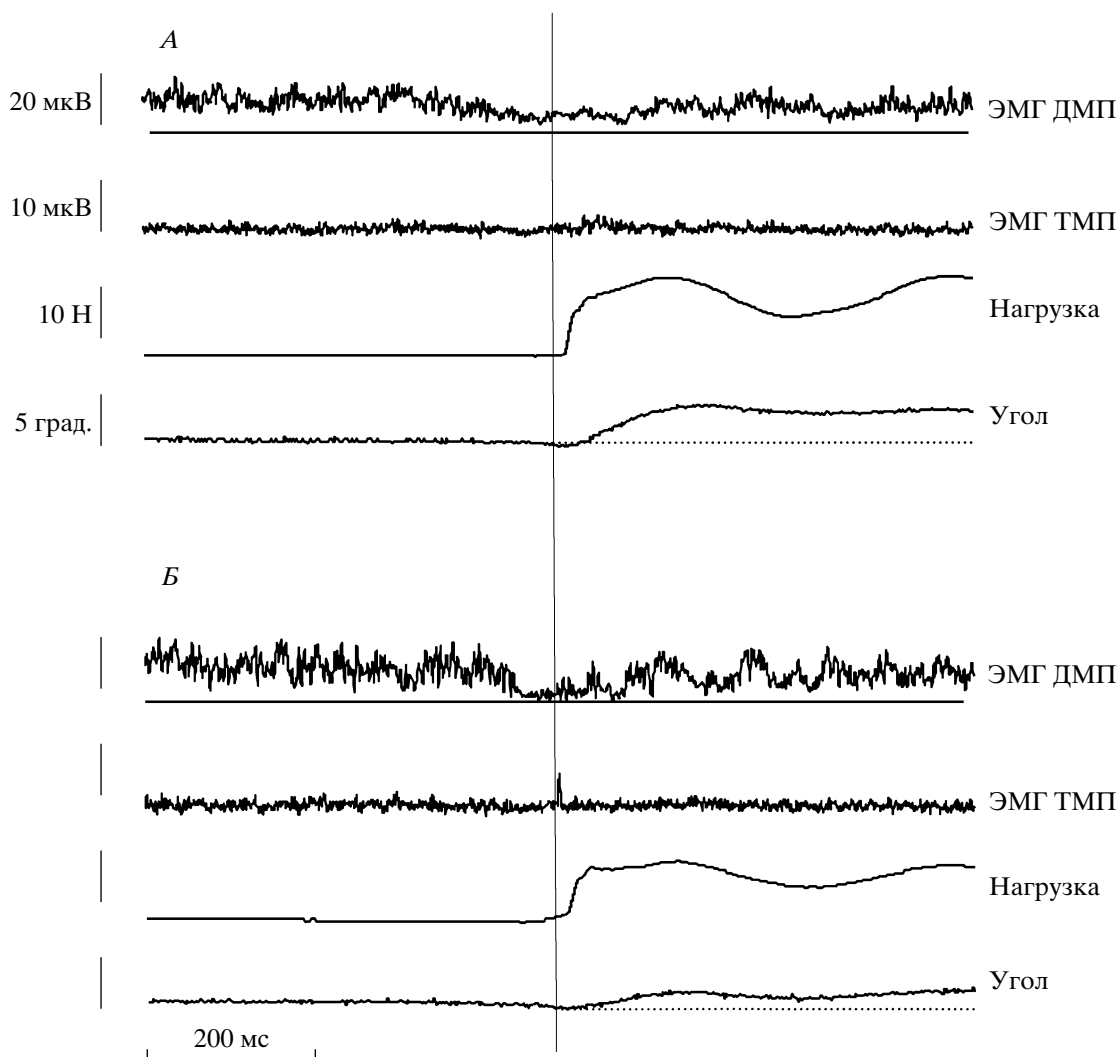


Рис. 2. Пример разгрузки правой руки в начале (А) и в конце обучения (Б) у одного из испытуемых. Показаны (сверху вниз) ЭМГ двуглавой мышцы плеча (ДМП), ЭМГ трехглавой мышцы плеча (ТМП), сила нагрузки на руку и угол в локтевом суставе. Вертикальная линия показывает момент размыкания электрической цепи. Видно, что вытормаживание ЭМГ ДМП перед разгрузкой усиливается в конце обучения.

Fig. 2. Examples of right arm unloading in the initial (A) and final (B) phase of learning. Biceps (ДМП) and triceps (ТМП) EMG, load force and elbow angle are represented top-down. Vertical line corresponds to the electromagnet disconnection. One can see that inhibition of the biceps EMG is increased in the course of learning.

оценки степени торможения, упреждающего разгрузку, значение миограммы в интервале 5–20 мс до нанесения стимула сравнивали с таковым в период 400–900 мс до нанесения стимула (ФОН 1). Для сравнения фоновой активности и амплитуды ответа у разных испытуемых в разных сериях фоновую активность и амплитуду ответа представляли в процентном выражении. Амплитуду движения в локтевом суставе вычисляли как разницу между средним значением показаний гониометрического датчика за время 100 мс до момента разгрузки и за такой же период времени после окончания разгрузки.

Статистический анализ. Для оценки степени изменения амплитуды движения предплечья и активности двуглавой мышцы плеча в процессе обу-

чения проводили однофакторный дисперсионный анализ ANOVA с фактором номер серии обучения (ОБУЧ1, ОБУЧ2, ОБУЧ3). Вызванные ответы в начале и в конце обучения (серии ОБУЧ1 и ОБУЧ3) сравнивали с помощью *t*-теста. Результаты статистического анализа считались достоверными, если вероятность ошибки была менее 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Двигательное обучение при бимануальной разгрузке

На рис. 2 представлена разгрузка предплечья для одного испытуемого, усредненная по пробам

первой (А) и третьей (Б) серии обучения. Вертикальная линия обозначает момент подъема груза левой рукой. Это приводило к падению груза с правой руки, что вело к сгибанию правой руки в локтевом суставе. В начале обучения (серия ОБУЧ 1) амплитуда локтевого сгибания правой руки составляла в среднем для всех испытуемых 4.0 ± 1.5 град. и достоверно уменьшалась в сериях ОБУЧ 2 и ОБУЧ 3 до 3.0 ± 1.1 и 2.7 ± 0.9 град. соответственно (ANOVA, $F_{2,18} = 21.44$, $p < 0.05$). Постепенное уменьшение амплитуды сгибания в процессе обучения сопровождалось изменением упреждающей мышечной активности в мышцах-сгибателях локтевого сустава. Действительно, в первой пробе первой серии ФОН2 существенно не отличался от ФОН1 (118%, $p = 0.87$), однако уже в течение первой серии он уменьшался и в среднем составлял $76 \pm 25\%$ от ФОН1. При дальнейшем обучении ФОН2 достоверно уменьшался по всем испытуемым до 72 ± 25 и $55 \pm 19\%$ в сериях ОБУЧ 2 и ОБУЧ 3 соответственно (ANOVA, $F_{2,18} = 7.00$, $p < 0.05$). Заметим, что уровень активности двуглавой мышцы плеча задолго до разгрузки (ФОН1) был неизменным во всех трех сериях для каждого из испытуемых (ANOVA, $F_{2,18} = 1.77$, $p = 0.2$). На рис. 3 глубина торможения перед разгрузкой (ФОН 2) продемонстрирована для каждого испытуемого в трех сериях обучения в процентах к ФОН1.

В антагонисте двуглавой мышцы – трехглавой мышце плеча текущая мышечная активность перед разгрузкой существенно не изменялась (рис.2). В целом по всем испытуемым ее изменение составляло менее 10% от фона и было недостоверным.

2. Мышечный ответ на ТМС при обучении (ОБУЧ1, ОБУЧ2 и ОБУЧ3) и в условиях стационарной нагрузки (ГРУЗ)

ТМС вызывала двухфазный ЭМГ-ответ в двуглавой мышце плеча с латентным периодом 16–18 мс. Уже в самом начале обучения – в первой пробе с разгрузкой – мышечный ответ (МО) уменьшался до 73% от МО при стационарной нагрузке ($p < 0.05$), тогда как уровень фоновой ЭМГ существенно не изменялся (см. выше). В серии ОБУЧ1 МО составлял $69 \pm 30\%$, а в серии ОБУЧ3 – $57 \pm 30\%$ от МО при стационарной нагрузке. Статистический анализ показал, что МО в сериях ОБУЧ1 и ОБУЧ3 был достоверно меньше, чем при стационарной нагрузке (парный t -тест, $p < 0.05$, рис 4, Б). Из рис. 4 видно, что хотя в процессе обучения МО уменьшались, разница ответов на ТМС между сериями ОБУЧ1 и ОБУЧ3 не преодолела уровня значимости ($p = 0.28$, рис. 4, Б). При этом упреждающее торможение в двуглавой мышце плеча (ФОН2) в процессе обучения становилось все более и более выраженным (рис. 4, А).

На рис. 5 представлена величина МО, нормированная к уровню активности мышцы перед раз-

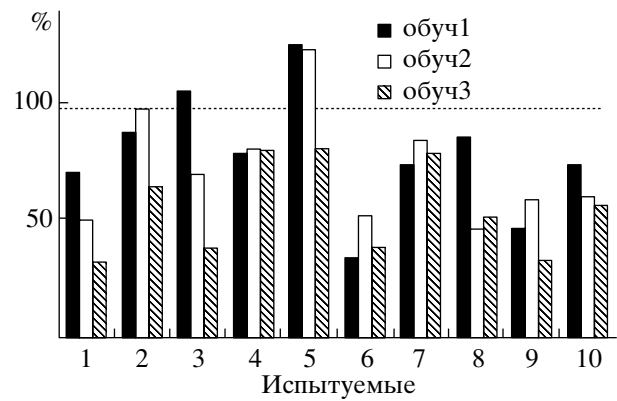


Рис. 3. Степень торможения ЭМГ двуглавой мышцы перед разгрузкой (ФОН2) для каждого из 10 испытуемых в начале (ОБУЧ1), в середине (ОБУЧ 2) и в конце обучения (ОБУЧ3). Каждый столбик содержит среднее из 5 проб одного испытуемого. Фоновая активность задолго до разгрузки (ФОН1) для каждого испытуемого принята за 100%.

Fig. 3. Inhibition of right biceps EMG before unloading in all subjects in the initial (black), middle (white) and final (hatched) stage of learning. Each column represents an average of 5 trials. Muscle activity close to unloading is represented in percentage in relation to the background activity long before unloading, 100% * – значимые различия с уровнем $p < 0.05$.

грузкой (МО/ФОН2) для каждого испытуемого, усредненная по сериям ОБУЧ1 и ОБУЧ3. Видно, что у 8 из 10 испытуемых это отношение в серии ОБУЧ3 было больше, чем в ОБУЧ1. В среднем по всем испытуемым величина МО/ФОН2 в серии ОБУЧ 3 была достоверно больше, чем в серии ОБУЧ 1 (парный t -тест, $p < 0.05$), и существенно превышала МО на ТМС в контроле (рис. 4, В).

3. Мышечный ответ на ТМС в контралатеральном тесте (КОНТР)

До обучения в тесте КОНТР у некоторых испытуемых наблюдалось возрастание мышечной активности в правой руке (ФОН2) на 40–50% от ФОН1. Усредненное по всем испытуемым, это увеличение составляло 19% и не было достоверным ($p = 0.13$). При этом усредненный по всем пробам МО в тесте КОНТР до обучения составлял 83% от МО в условии ГРУЗ, но это уменьшение также не было достоверным ($p = 0.27$).

После обучения в тесте КОНТР наблюдалось некоторое уменьшение мышечной активности в правой руке (ФОН2). Усредненный по всем испытуемым ФОН2 в тесте КОНТР составлял $86 \pm 21\%$ от ФОН1 и это изменение не было статистически значимым. Вместе с тем ФОН2 в тесте КОНТР после обучения стал достоверно меньше ФОН2 в тесте КОНТР до обучения. МО в тесте КОНТР после обучения составлял $76 \pm 28\%$ от МО в тесте ГРУЗ ($p < 0.05$). МО до и после обучения существенно не различались ($p = 0.6$), однако отноше-

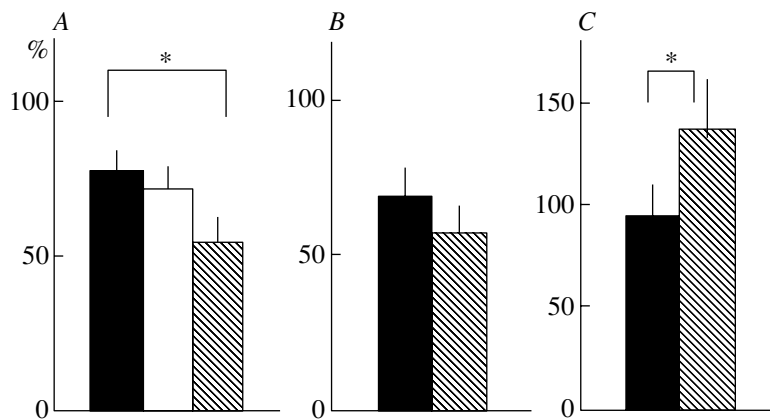


Рис. 4. Изменения фоновой активности и мышечных ответов на ТМС в процессе обучения. А – изменения фоновой активности в трех сериях обучения, усредненные по всем испытуемым. За 100% принята фоновая активность задолго до разгрузки (ФОН1). Б – мышечный ответ (МО) на ТМС, усредненный по всем испытуемым, в первой (ОБУЧ1) и последней (ОБУЧ3) серии обучения. За 100% принято усредненное значение ТМС-ответа в серии со стационарной нагрузкой. В – нормированные на фоновую активность перед разгрузкой (ФОН2) ТМС-ответы в двуглавой мышце плеча в первой и последней серии обучения. За 100% принято усредненное нормированное значение ТМС-ответа в серии со стационарной нагрузкой. Обозначения столбиков как на рис. 3.

Fig. 4. Changes of background activity and muscle evoked responses during the learning. А – average changes of muscle activity close to unloading in three series of learning in relation to the background activity level long before unloading. (100%). Б – an average muscle response evoked by TMS in the initial and final series of learning in relation to the muscle response in control series with permanent loading. В – muscle response evoked by TMS relative to muscle activity close to unloading in the initial and final series of learning. Ordinate, muscle response in control series with permanent loading.

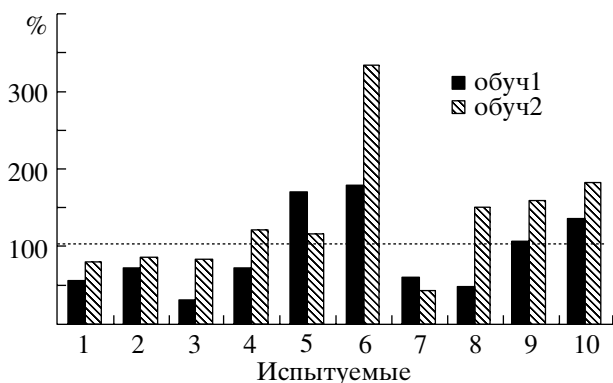


Рис. 5. Относительная величина мышечного ответа (МО) на ТМС (отношение величины ответа к ФОН 2) для каждого из 10 испытуемых в начале (ОБУЧ1) и в конце (ОБУЧ3) обучения.

Fig. 5. Ratio of muscle response evoked by TMS to muscle activity close to unloading for each subject in the initial (black) and final (hatched) series of learning.

ние МО/ФОН2 после обучения уменьшилось ($p = 0.058$). МО в тесте ГРУЗ после обучения составлял 94% от МО в тесте ГРУЗ до обучения и это изменение не было достоверным ($p = 0.70$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В работе показано, что в процессе обучения стабилизация правого предплечья при его разгрузке подъемом другого груза левой рукой возникает за счет торможения двуглавой мышцы плеча пра-

вой руки перед разгрузкой. При этом обнаружено, что степень торможения двуглавой мышцы плеча правой руки увеличивается в процессе обучения (рис. 2). Это соответствует имеющимся на сегодня данным литературы [21, 25]. В то же время в процессе обучения мышечный ответ на стимуляцию области представительства двуглавой мышцы правого плеча в моторной коре хотя и несколько уменьшается, но эти изменения не достигают уровня статистической значимости. (рис. 4, Б). Отношение ответа к фону в процессе обучения увеличивается (Рис. 4, В). Изменения мышечного ответа на ТМС могут отражать как изменения возбудимости моторной коры и кортико-спинальных нейронов, так и изменения возбудимости сегментарных мотонейронов, вызванные другими влияниями. Известно, что мышечный ответ при произвольном сокращении пропорционален уровню мышечной активности [3]. В то же время в первой пробе с разгрузкой наблюдалось уменьшение МО на ТМС, несмотря на то, что уровень мышечной активности не изменялся. Это указывает на то, что МО и фоновая мышечная активность в данной задаче изменялись независимо. Оказалось также, что в последней серии обучения (ОБУЧ3) моторный ответ существенно не меняется, несмотря на развитие упреждающего торможения в мышце. Поэтому можно полагать, что увеличение отношения моторного ответа к фоновой активности мышцы отражает изменение возбудимости моторной коры в процессе обучения. Таким образом, результаты настоящей работы, очевидно, свидетель-

ствуют об активном вовлечении моторной коры в организацию упреждающего торможения при обучении “искусственной синергии”. Следует отметить, что некоторое снижение фона и увеличение отношения МО к фону после обучения наблюдалось и в контралатеральном тесте, когда подъем груза не сопровождался разгрузкой другой руки. Это может быть связано с недостаточно сформированной дифференцировкой, так как в этом тесте использовался тот же звуковой сигнал, что и при обучении.

В предыдущей работе [2] мы не обнаружили активного участия моторной коры в реализации “естественной синергии” бимануальной разгрузки – стабилизации предплечья при его непосредственной разгрузке другой рукой. В эксперименте моторный ответ уменьшался пропорционально фону. В настоящей работе уменьшение упреждающей активности происходило в процессе обучения. Однако амплитуда моторного ответа не изменялась. Относительная амплитуда ответа (МО/ФОН) после обучения увеличивалась (рис. 4, В). Это соответствует данным литературы о различиях “естественной” и “искусственной синергии”. “Естественная синергия” формируется в онтогенезе [29] и имеется у большинства здоровых людей. Показано, что она нарушается при поражении некоторых подкорковых структур, в частности базальных ганглиев [15, 21]. Нами было сделано предположение, что специфическая роль моторной коры может проявляться в обучении позной преднастройке – в задаче “искусственной синергии”, что подтвердилось в настоящей работе.

Следует отметить, что обучение “искусственной синергии” является неосознанным (имплицитным): перед испытуемым не ставится задача стабилизации предплечья, он не контролирует амплитуду сгибания в локте и обычно не осознает, что она уменьшается в процессе эксперимента. Таким образом, активация моторной коры, связанная с торможением сгибания и стабилизацией предплечья, не вызывается сознательным процессом.

Существует много исследований, посвященных изучению возбудимости моторной коры при выполнении разных движений и при обучении. Показано, что ответ на ТМС в соответствующей мышце увеличивается после обучения при отсутствии изменений ответа в мышцах, не вовлеченных в обучение [22, 24 и др.]. Практика абдукции указательного пальца приводит к увеличению мышечного ответа на ТМС и увеличению представительства этой мышцы [10, 12, 30]. В результате обучения может происходить также усиление тормозных связей. Так, показано наличие двух тормозных систем в моторной коре, выявляемых по эффекту на ТМС при парном раздражении подпороговым кондиционирующим и надпороговым тестирующим стимулами с коротким (1–6 мс) и длинным (50–100 мс)

интервалами [27]. В зависимости от интервала и интенсивности стимула ответ может быть заторможенным или увеличенным. В литературе имеются данные о снижении амплитуды ответа на ТМС, связанного с торможением моторной коры, при выученном локальном торможении активности соответствующих мышц [19] или при торможении в конце движения [6]. Можно предположить, что тенденция к снижению величины МО, наблюдавшаяся в настоящей работе, связана с интенсификацией тормозных связей внутри коры в процессе обучения, однако увеличение отношения МО / ФОН говорит о корковой активации, вызывающей торможение мышечной активности. Возможно, в организации периферического торможения участвуют два сопутствующих корковых процесса. Интересно, что стабилизация не сопровождается увеличением активности антагониста (трехглавой мышцы плеча) и обеспечивается лишь торможением бицепса.

Бимануальная разгрузка наряду с поддержанием равновесия во время движения является одним из классических примеров координации позы и движения. Вопрос о центральных механизмах такой координации активно исследуется в течение длительного времени [20, 21, 25 и др.]. Известно, что повреждение моторной коры у животных преимущественно влияет на движение, но не на позу [1, 4]. Недавно показано, что при выполнении рукой позной и двигательной задач, связанных с преодолением внешней силы, в моторной коре обезьян активируются разные нейроны [18]. Правда, эти данные не дают ответа на вопрос о механизмах координации позы и движения. Результаты настоящей работы говорят о роли моторной коры в такой координации – формировании выученного торможения позной активности одной руки перед движением другой руки.

ВЫВОДЫ

1. При многократной разгрузке предплечья путем подъема другой рукой другого груза происходило обучение стабилизации предплечья разгружаемой руки. При этом уменьшалась амплитуда локтевого сгибания и усиливалось торможение ЭМГ двуглавой мышцы плеча разгружаемой руки перед разгрузкой. Активность трехглавой мышцы плеча существенно не изменялась.

2. В процессе обучения ответ двуглавой мышцы разгружаемой руки на транскраниальную моторную стимуляцию представительства этой мышцы в моторной коре существенно не изменялся по абсолютной величине, но достоверно увеличивался по отношению к фону.

3. В контрольных сериях, когда подъем груза не сопровождался разгрузкой другой руки, в процессе обучения наблюдалось некоторое снижение мы-

печной активности руки, которая разгружалась в экспериментальных сериях, тогда как ответ этой мышцы на транскраниальную магнитную стимуляцию существенно не изменялся.

4. Результаты свидетельствуют о существенной роли моторной коры в торможении мышечной активности, мешающей формированию новой координации в процессе двигательного обучения.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48610 и 06-04-48891) и Российского гуманитарного научного фонда (проект 06-06-00275).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Иоффе М.Е.* Механизмы двигательного обучения. М.: Наука, 1991. 134 с.
2. *Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л., Гришин А.А., Иоффе М.Е.* Участие моторной коры в бимануальной реакции разгрузки // Журн. высш. нерв. деят. 2004. Т. 54. № 3. С. 759–766.
3. *Талис В.Л., Солопова И.А., Казенников О.В.* Кортикоспинальная возбудимость при прямых и перекрестных реакциях на стимуляцию мышечных афферентов у человека: исследование методом транскраниальной магнитной стимуляции // Сенсорные системы. 2005. Т. 19. № 3. С. 225–263.
4. *Шумилина А.И.* Об участии пирамидной и экстрапирамидной систем в моторной деятельности деафферентированной конечности // Проблемы высшей нервной деятельности / Под ред. Анохина П.К. М.: Изд-во АМН СССР, 1949. С. 174–185.
5. *Asanuma H.* The Motor Cortex. N.Y.: Plenum Press, 1989.
6. *Buccolieri A., Abbruzzese G., Rothwell J.C.* Relaxation from a voluntary contraction is preceded by increased excitability of motor cortical inhibitory circuits // J. Physiol. 2004. V. 558. P. 685–695.
7. *Davey N.J., Romaiguere P., Maskill D.W., Ellaway P.H.* Suppression of voluntary motor activity revealed using transcranial magnetic stimulation of the motor cortex in man // J. Physiol. 1994. V. 477. Pt 2. P. 223–235.
8. *Diedrichsen J., Verstynen T., Lehman S.L., Ivry R.B.* Cerebellar involvement in anticipating the consequences of self-produced actions during bimanual movements // J. Neurophysiol. 2005. V. 93. P. 801–812.
9. *Gandevia S.C., Petersen N., Butler J.E., Taylor J.L.* Impaired response of human motoneurons to corticospinal stimulation after voluntary exercise // J. Physiol. 1999. V. 521. Pt 3. P. 749–759.
10. *Halder P., Sterr A., Brem S., Bucher K., Kollias S., Brandels D.* Electrophysiological evidence for cortical plasticity with movement repetition // Eur. J. Neurosci. 2005. V. 21. P. 2271–2277.
11. *Hallett M.* Plasticity of the human motor cortex and recovery from stroke // Brain Res. Brain Res. Rev. 2001. V. 36. P. 169–174.
12. *Hayashi S., Hasegawa Y., Kasai T.* Further insight into the task-dependent excitability of motor evoked potentials in first dorsal interosseous muscle in humans // Exp. Brain Res. 2001. V. 95. P. 64–68.
13. *Hugon M., Massion J., Wiesendanger M.* Anticipatory postural changes induced by active unloading and comparison with passive unloading in man // Pflugers Arch. 1982. V. 393. P. 292–296.
14. *Ioffe M.E.* Pyramidal influences in establishment of new motor coordination in dogs // Physiol. Behav. 1973. V. 11. P. 145–153.
15. *Ioffe M., Massion J., Schmitz C., Viallet F., Gantcheva R.* Reorganization of motor patterns during motor learning: a specific role of the motor cortex // Progress in Motor Control – III / Ed. Latash M.L. Campain, Ill.: Human Kinetics, 2002. P. 123–146.
16. *Kleim J.A., Hogg T.M., Vanderberg P.M., Cooper N.R., Bruneau R., Remple M.* Cortical synaptogenesis and motor map reorganization occur during late, but not early, phase of motor skill learning // J. Neurosci. 2004. V. 24. P. 628–633.
17. *Krakauer J., Shadmehr R.* Consolidation of motor memory // Trends Neurosci. 2006. V. 29. P. 58–64.
18. *Kurtzer I., Herter T.M., Scott S.H.* Random change in cortical load representation suggests distinct control of posture and movement // Nature Neurosci. 2005. V. 8. P. 498–504.
19. *Liepert J., Classen J., Cohen L.G., Hallett M.* Task-dependent changes of intracortical inhibition // Exp. Brain Res. 1998. V. 118. P. 421–426.
20. *Massion J.* Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination // Progr. Neurobiol. 1992. V. 38. P. 35–56.
21. *Massion J., Ioffe M., Schmitz C., Viallet F., Gantcheva R.* Acquisition of anticipatory postural adjustments in a bimanual load lifting task: normal and pathological aspects // Exp. Brain Res. 1999. V. 128. P. 229–235.
22. *Muellbacher W., Ziemann U., Boroojerdi B., Cohen L., Hallett M.* Role of the human motor cortex in rapid motor learning // Exp. Brain Res. 2001. V. 136. P. 431–438.
23. *Nudo R.J., Wise B.M., Fuentas F.S., Milliken G.W.* Neural substrates for the effects of rehabilitative training of motor recovery after ischemic infarct // Science. 1996. V. 272. P. 1791–1794.
24. *Pascual-Leone A., Nguyet D., Cohen L.G., Brasil-Neto J.P., Cifuentes A., Hallett M.* Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills // J. Neurophysiol. 1995. V. 74. P. 1037–1045.
25. *Paulignan Y., Dufosse M., Hugon M., Massion J.* Acquisition of coordination between posture and movement in a bimanual task // Exp. Brain Res. 1989. V. 77. P. 337–348.
26. *Pavlova O.G., Alexandrov A.V.* Head-forelimb movement coordination and its rearrangement by learning in the dog. The role of motor cortex // The Head-Neck Sensory-Motor System / Eds Berthoz A., Graf W., Vidal P.P. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1992. P. 591–596.
27. *Sanger T.D., Gard R.R., Chen R.* Interactions between two different inhibitory systems in the human motor cortex // J. Physiol. 2001. V. 530. P. 307–317.
28. *Sanes J., Donoghue J.* Plasticity and primary motor cortex // Ann. Rev. Neurosci. 2000. V. 23. P. 393–415.
29. *Schmitz C., Assaiante C.* Developmental sequence in the acquisition of anticipation during a new coordination in a bimanual load-lifting task in children // Neurosci. Lett. 2002. V. 330. P. 215–218.
30. *Takahashi M., Hayashi S., Ni Z., Yahagi S., Favilla M., Kasai T.* Physical practice induces excitability changes in human hand motor area during motor imagery // Exp. Brain Res. 2005. V. 163. P. 132–136.