

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

УДК 612.821

**ПОДДЕРЖАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЕЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ
АКТИВНОСТИ МЫШЦ-СГИБАТЕЛЕЙ ПАЛЬЦЕВ ЧЕЛОВЕКА
С ПОМОЩЬЮ ЗРИТЕЛЬНОЙ ОБРАТНОЙ СВЯЗИ**

© 2012 г. В. Л. Талис¹, Х. М. Кастеллоте², О. В. Казенников¹, А. А. Гришин¹, М. Е. Иоффе³

¹ Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва,

² Национальная школа профессиональной медицины Института Карлоса III, Мадрид, Испания,

³ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,

e-mail: talis@iitp.ru, Juan.M.Castellote@uv.es, labdo@mail.ru

Поступила в редакцию 13.02.2011 г.

Принята в печать 10.10.2011 г.

Исследовали удержание уровня интегрированной электромиограммы в пределах $20 \pm 5\%$ и $40 \pm 5\%$ от интегрированной электромиограммы, соответствующей максимальной произвольной силе сокращения мышц тенара, со зрительной обратной связью и без нее. Обследование проводили на здоровых испытуемых, выполнявших пять проб удержания заданной интегрированной электромиограммы со зрительной обратной связью в один день; пять проб удержания заданной интегрированной электромиограммы со зрительной обратной связью в течение 5 дней и воспроизведение заданного уровня интегрированной электромиограммы по памяти (без зрительного контроля) после выполнения пяти проб со зрением. Точность выполнения задания оценивали по относительному времени нахождения интегрированной электромиограммы вне указанной 10%-ной зоны (ОШИБКА), вариативности (ВАРИАТИВНОСТЬ) и сдвигу среднего уровня интегрированной электромиограммы (СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО) за 30 с пробы. Получено, что точность удержания уровня $20 \pm 5\%$ со зрительной обратной связью за пять проб улучшалась по всем параметрам у всех испытуемых. При 5-дневной тренировке ОШИБКА и ВАРИАТИВНОСТЬ уменьшались только в 1-й день, а в последующие дни улучшения выполнения задания не происходило. При воспроизведении 20%-ного уровня интегрированной электромиограммы по памяти ОШИБКА была более чем в 2 раза выше, чем при удержании этого уровня со зрительной обратной связью. Контроль 40%-ного уровня интегрированной электромиограммы не улучшался ни в течение 5 проб, ни в течение пяти дней тренировки со зрительной обратной связью. Воспроизведение 40%-ного уровня интегрированной электромиограммы по памяти приводило к увеличению параметра ОШИБКИ еще в 1.5 раза. Делается заключение, что моторная система и, в частности, моторная кора, может использовать зрительную обратную связь для поддержания заданного уровня мышечной активности.

Ключевые слова: сгибатель пальцев, зрительная обратная связь, проприоцептивная память, интегрированная электромиограмма.

**Control of Different Electrimyogram Levels of *M. Abductor Pollicis Brevis*
by Means of Visual Feedback in Healthy Subjects**

V. L. Talis, J. M. Castellote, O. V. Kazennikov, A. A. Grishin, M. E. Ioffe

Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow,

National School of Professional Medicine, Carlos III Institute, Madrid, Spain,

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow,

talis@iitp.ru, Juan.M.Castellote@uv.es, labdo@mail.ru

We studied voluntary control of integrated electromyogram (IEMG) in the range of $20 \pm 5\%$ and $40 \pm 5\%$ of the IEMG of *µm. abductor pollicis brevis* during its maximum voluntary contraction with and without visual feedback. Healthy subjects performed IEMG control with visual feedback in 5 trials; IEMG control with visual feedback in 5 trials for 5 days, and the reproduction of memorized IEMG value with-

out visual feedback after 5 trials of IEMG under the visual control. The accuracy of IEMG control was estimated by the following parameters: time of IEMG being out of the required 10% range (ERROR); IEMG variability (VARIABILITY), and the bias of IEMG mean level (BIAS) during 30-sec trials. The IEMG control in the range of $20 \pm 5\%$ with visual feedback improved in all subjects over the course of 5 trials. Within 5-day training, ERROR and VARIABILITY reduced on the first day only; during the last 4 days there was no accuracy increase. ERROR increased more than twice when the 20% IEMG level was reproduced without vision. The IEMG control in the range of $40 \pm 5\%$ improved neither during 5 trials, nor during 5 days of training with visual feedback. ERROR increased for about 1.5 times when the 40% IEMG level was reproduced without vision. It was concluded that the motor system, particularly the motor cortex, could control the given level of muscle activity using the visual feedback.

Keywords: finger flexor, visual feedback, proprioceptive memory, integrative electromiogram.

Известно, что при нарушении одного афферентного канала усиливается роль других афферентных входов. Так, при дефиците зрения существенно возрастает роль тактильной чувствительности. В последнее время стала активно исследоваться роль искусственного изменения афферентации в компенсации двигательных нарушений, например при постинсультных гемипарезах. В ряде работ показана активирующая роль искусственного увеличения афферентного входа (стимуляция пораженных конечностей) [3, 11 и др.], тогда как другие авторы указывают на снятие коркового торможения при снижении афферентации [13] и активацию определенных областей моторной коры при снижении афферентного входа к соседним областям [10].

Ряд работ посвящен взаимодействию разных афферентных входов в зрительно-моторной координации [5, 9, 12]. Согласно одним авторам [6, 12] основную роль в контроле положения конечности играет зрение, тогда как другие [2, 5, 9] отводят ведущую роль проприоцептивной информации. Показано [8], что в тесте точностного схвата зрительный образ объекта и “эфферентная копия” сохраняются в моторной памяти и влияют на силу схвата в течение короткого времени (меньше 150 мс).

Цель настоящей работы связана с анализом роли зрительной обратной связи и проприоцепции в выполнении задачи воспроизведения разных уровней электрической активности мышцы в норме и в процессе обучения.

МЕТОДИКА

В эксперименте участвовали семь испытуемых (четверо мужчин и три женщины) в возрасте 20–55 лет. Все испытуемые были правшами и не имели каких-либо 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.

Во время эксперимента испытуемый сидел перед экраном монитора, правая рука удобно располагалась на столе, сжимая металлическую U-образную скобу большим и указательным пальцами так, что расстояние между ними при схвате составляло 3 см 3-й, 4-й и 5-й пальцы испытуемого были произвольно отведены в сторону так, чтобы не участвовать в сжатии скобы во время пробы. Электромиограмму (ЭМГ) мышц тенара правой руки регистрировали поверхностными электродами с помощью 4-канального усилителя “Medi-cor” (Венгрия; частота оцифровки 1000 Гц). Перед началом эксперимента испытуемого просили с максимальной произвольной силой (МПС) надавить на упор в течение 10–15 с. Интегрированную ЭМГ (ИЭМГ) при развитии МПС получали путем усреднения по каждому 10 последовательным точкам сигнала выпрямленной ЭМГ. В ходе экспериментальных проб испытуемому предъявляли на экране монитора две горизонтальные линии в диапазоне $20 \pm 5\%$ (1-й вариант) или $40 \pm 5\%$ (2-й вариант) от уровня ИЭМГ при МПС. Глядя на экран, испытуемый сдвигал скобу так, чтобы сигнал ИЭМГ находился в пределах указанного диапазона (рис. 1) в течение 30 с (пробы со зрительной обратной связью). Поскольку предварительные эксперименты показали, что время, за которое ИЭМГ выходит на плато, обычно не превышает 3 с, то учет качества выполнения задания начинался через 2 с после начала пробы (на экране в этот момент появлялась вертикальная линия). Затем испытуемый повторял пробы, не видя ИЭМГ на экране (“по памяти”). Последова-

тельность предъявления проб в эксперименте была следующей: пять проб удержания $20 \pm 5\%$ со зрением, пять проб удержания $20 \pm 5\%$ “по памяти”, пять проб удержания $40 \pm 5\%$ со зрением, пять проб удержания $40 \pm 5\%$ “по памяти”. Воспроизведение 20 и 40%-ного уровня МПС без зрительной обратной связи выполняли двое испытуемых. После каждой пробы без зрительной обратной связи испытуемый видел, как эта проба была выполнена. Кроме того, два других испытуемых тренировались удерживать 20 и 40%-ный уровень ИЭМГ со зрительной обратной связью в течение 5 дней (пять проб 20%-ного, а затем пять проб 40%-ного уровня каждый день).

Рассматривались следующие три параметра качества выполнения задания.

1. Время нахождения ИЭМГ вне заданного коридора удержания по отношению ко времени всего периода стационарного удержания (ОШИБКА, %).

2. Среднеквадратичное отклонение ИЭМГ в каждой пробе за время стационарного удержания усилия, нормированное на среднее значение в этой пробе (ВАРИАТИВНОСТЬ, %).

3. Разница между средним в данной пробе и заданным (20 или 40%) уровнем ИЭМГ за время стационарного удержания, нормированная к заданному уровню (СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО, %).

Сравнение параметров ИЭМГ производили с помощью однофакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями (repeated measures ANOVA), в котором номер пробы (1, 2–5) рассматривался как внутрииндивидуальный фактор. Для *post-hoc* анализа использовали тест Фишера. Уровень статистической значимости для принятия различий был 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Точность удержания $20 \pm 5\%$ и $40 \pm 5\%$ ИЭМГ со зрительной обратной связью в течение пяти проб

После звукового сигнала на выполнение задания и появления на экране ИЭМГ вместе с требуемым коридором удержания в виде двух линий испытуемый, как правило, с небольшим “перехлестом” начинал удерживать ИЭМГ в требуемых пределах (рис.1, Б). Время, за которое ИЭМГ выходило на плато, обычно не превышало 3 с.

На рис. 2 (слева) показана эффективность удержания $20 \pm 5\%$ ИЭМГ по показателям

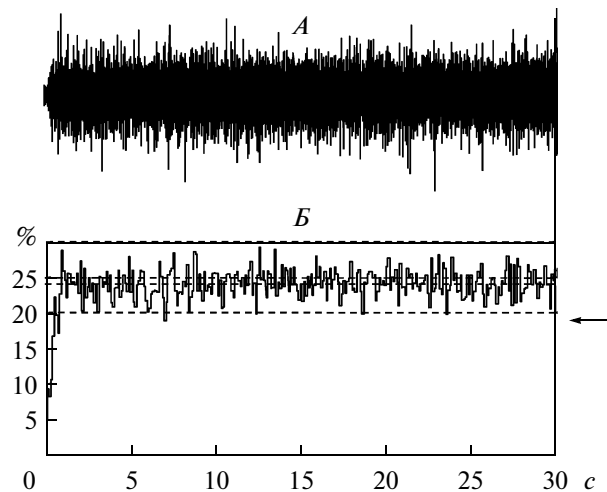


Рис. 1. Пример удержания ИЭМГ в диапазоне $20 \pm 5\%$ со зрительной обратной связью. А – “сырая” ЭМГ. Б – ИЭМГ в той же пробе. Пунктирными линиями помечены уровни 20, $20 \pm 5\%$ и средний уровень ИЭМГ в данной пробе, который дополнительно указан стрелкой. Видно, что средний уровень ИЭМГ в данной пробе был ниже 20% (СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО), а в ходе 30-секундной пробы ИЭМГ лишь незначительную часть времени “выходила” из установленного коридора (ОШИБКА).

Fig. 1. Typical example of IEMG control in the range of $20 \pm 5\%$ with vision. А – raw EMG. Б – IEMG in the same trial. Dotted lines mark 20, $20 \pm 5\%$ and mean level of IEMG in this trial (additionally marked by arrow). Note that mean level of IEMG in this trial was lower than 20% (BIAS) and IEMG was out of desired range insignificantly short time (ERROR).

ОШИБКА, ВАРИАТИВНОСТЬ и СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО. В среднем по группе испытуемые выполняли задание с прогрессивным уменьшением ОШИБКИ в течение пяти проб (ANOVA, $F_{4,24} = 3.42$, $p < 0.05$). *Post-hoc* тест показал достоверное уменьшение ОШИБКИ в 4-й пробе по сравнению с 1-й ($p < 0.05$). Также наблюдалось снижение ВАРИАТИВНОСТИ до 10% от исходного (ANOVA, $F_{4,24} = 2.88$, $p < 0.05$). Средний уровень ИЭМГ прогрессивно снижался ниже требуемого (ANOVA, $F_{4,24} = 3.11$) и уменьшение было значимо в 4-й пробе по сравнению с 1-й (*post-hoc* тест, $p < 0.05$). Следует отметить, что в среднем по группе средний уровень ИЭМГ был ниже заданного 20%-ного уровня уже с 1-й пробы (СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО).

На рис. 2 (справа) показана эффективность удержания $40 \pm 5\%$ ИЭМГ. При выпол-

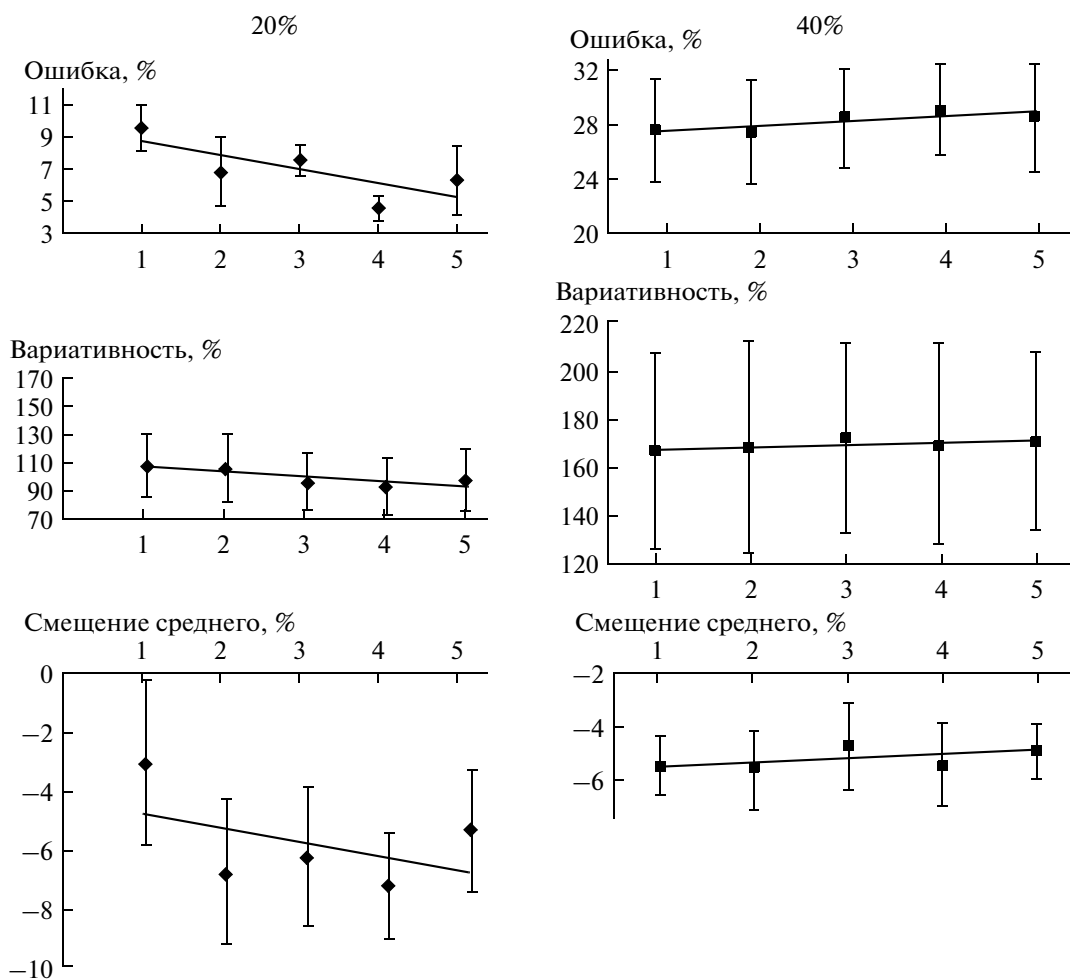


Рис. 2. Точность удержания ИЭМГ в диапазоне $20 \pm 5\%$ и $40 \pm 5\%$ со зрением в ходе пяти проб. ОШИБКА, ВАРИАТИВНОСТЬ и СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО (среднее \pm средняя ошибка) даны для группы из семи испытуемых вместе с линией аппроксимации. По горизонтали – номер пробы.

Fig. 2. Accuracy of IEMG control in the range of $20 \pm 5\%$ and $40 \pm 5\%$ with vision during 5 trials: Mean value of ERROR, VARIABILITY and BIAS for 7 subjects and regression lines. Abscissa – number of trial.

нении этого задания достоверных изменений ни одного из параметров точности в течение пяти проб обнаружено не было. Индивидуальные данные с 1-й пробы различались сильным разбросом (разброс ОШИБКИ при удержании $40 \pm 5\%$ в несколько раз превышал таковой при удержании $20 \pm 5\%$ ИЭМГ). Поддерживать менее вариативным 40%-ный уровень ИЭМГ не представлялось возможным и, более того, параметр ВАРИАТИВНОСТЬ на протяжении пяти проб даже несколько увеличивался. Заметим, что при представлении вариативности удержания $40 \pm 5\%$ на рис. 2 справа шкала ординат увеличена примерно вдвое по сравнению с представлением вариативности удержания 20% на рис. 2 слева. Кроме того, вариативность на рис. 2 дана в относительных единицах, так что по абсо-

лютной величине вариативность 40%-ного уровня отличалась еще в 2 раза сильнее от вариативности 20%, чем это видно из рис. 2. По параметру СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО, как и при удержании 20%-ного уровня ИЭМГ, испытуемые удерживали средний уровень ИЭМГ ниже заданного сразу с 1-й пробы, и тренировочного эффекта в ходе пяти проб при удержании 40%-ного уровня не наблюдалось.

Точность удержания 20% и 40% ИЭМГ со зрительной обратной связью в пяти ежедневных пробах в течение 5 дней

Тренировка в течение 5 дней проводилась для двух испытуемых. Качество выполнения задания у этих испытуемых было сходным. На рис. 3 показаны параметры контроля 20%

одного испытуемого. Можно заметить, что эффективность тренировки в 1-й день (на рис. 3 аппроксимационная прямая для тренировки в 1-й день выделена жирной линией) была выше, чем в последующие: по параметру ОШИБКА эффект тренировки (уменьшение ошибки) в 1-й день был существенно сильнее, чем в остальные (ANOVA, $F_{4,16} = 6.24$, $p < 0.05$). *Post-hoc*-тест выявил существенную разницу 1-го дня тренировки от всех последующих ($p < 0.05$). В течение пяти проб у данного испытуемого видно уменьшение вариативности также только в 1-й день, а во все последующие дни вариативность в ходе пяти проб не менялась (ANOVA, $F_{4,16} = 3.03$, $p < 0.05$). По показателю СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО испытуемые снижали средний уровень ИЭМГ от пробы к пробе, что было характерно для основной группы испытуемых (рис. 2).

Выполнение задания удерживать 40% ИЭМГ в течение 5 дней со зрительной обратной связью у обоих испытуемых не улучшалось: вариативность существенно не менялась, а по параметру СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО, как и при удержании 20%-ного уровня ИЭМГ, испытуемые старались держать средний уровень ИЭМГ ниже заданного, и эта тенденция не изменялась от дня ко дню.

Точность удержания $20 \pm 5\%$ и $40 \pm 5\%$ ИЭМГ без зрительной обратной связи после тренировки в течение пяти проб со зрительной обратной связью

Точность выполнения задачи удержания 20% и 40% ИЭМГ без зрительной обратной связи после тренировки в течение пяти проб со зрением была проанализирована для двух испытуемых. Если ОШИБКА при удержании 20% ИЭМГ со зрением уменьшалась в ходе тренировки (от 0.9 до 0.2 у одного и от 0.9 до 0.3 у второго испытуемого), то при первом выполнении этого задания без зрения ОШИБКА увеличилась по сравнению с ее средним в присутствии зрения и прогрессивно нарастала от пробы к пробе (таблица). При воспроизведении 20%-ного уровня без зрительной обратной связи средний уровень ИЭМГ (СМЕЩЕНИЕ СРЕДНЕГО) был ниже требуемого и это смещение, как и ОШИБКА, усиливалось от пробы к пробе, несмотря на то, что испытуемому предъявляли результат его удержания после окончания пробы (см. "Методику"). Следует отметить, что параметр ВАРИАТИВНОСТЬ ИЭМГ в этой задаче при закрывании глаз не менялся.

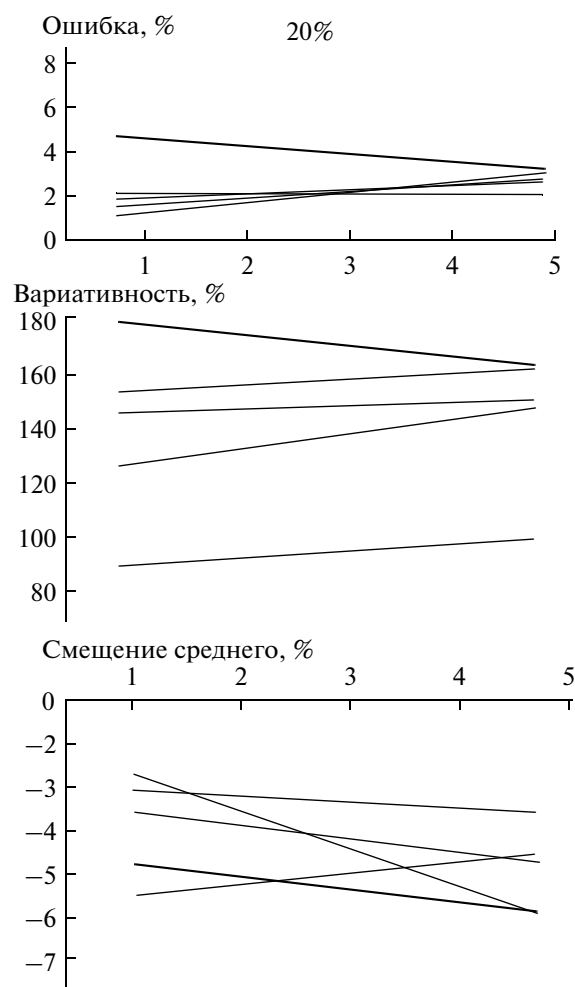


Рис. 3. Точность удержания $20 \pm 5\%$ ИЭМГ со зрением в ходе пяти проб в течение 5 дней. Показаны 5 линий аппроксимации по данным пяти проб в каждый из 5 дней (жирной линией выделена линия аппроксимации пяти проб 1-го дня).

Fig. 3. Accuracy of IEMG control in the range of $20 \pm 5\%$ with vision during 5 trials in a course of 5 days. Five regression lines for each of 5 days are presented (thick line is the regression line of the first day).

Если тренировка с открытыми глазами 40%-ного уровня не приводила к существенному улучшению качества выполнения (рис. 2), то при выполнении этого задания без зрительной обратной связи параметр ОШИБКА еще больше вырос (в среднем с 0.35 до 0.74 у одного и от 0.22 до 0.93 – у второго испытуемого). ВАРИАТИВНОСТЬ значимо не изменилась, а недооценка среднего уровня усилилась (таблица).

Точность удержания ИЭМГ в диапазоне $20 \pm 5\%$ и $40 \pm 5\%$ у двух испытуемых в ходе пяти проб со зрительной обратной связью (зрение) и без нее (без зрения)

Accuracy of IEMG control of two subjects in the range of $20 \pm 5\%$ and $40 \pm 5\%$ during 5 trials with visual feedback (Vision) and without visual feedback (No vision)

Первый испытуемый, $20 \pm 5\%$						
№ пробы	ошибка		вариативность		смещение среднего	
	зрение	без зрения	зрение	без зрения	зрение	без зрения
1	0.09	0.07	1.10	1.08	0.05	-0.01
2	0.05	0.03	0.91	0.88	-0.09	-0.03
3	0.08	0.02	0.97	0.84	-0.09	-0.05
4	0.03	0.87	0.81	0.84	-0.06	-0.32
5	0.02	0.51	0.84	0.92	-0.04	-0.25
Среднее	0.05	0.30	0.93	0.91	-0.05	-0.13
SD	0.03	0.38	0.12	0.10	0.06	0.14
Первый испытуемый, $40 \pm 5\%$						
№ пробы	ошибка		вариативность		смещение среднего	
	зрение	без зрения	зрение	без зрения	зрение	без зрения
1	0.32	0.42	1.62	2.00	-0.06	-0.09
2	0.3	0.7	1.54	1.88	-0.06	-0.17
3	0.38	1	1.89	1.73	-0.07	-0.32
4	0.34	0.59	1.77	2.45	-0.06	-0.16
5	0.42	1	1.97	2.37	-0.07	-0.39
Среднее	0.35	0.74	1.76	2.08	-0.06	-0.23
SD	0.05	0.26	0.18	0.31	0.00	0.12
Второй испытуемый, $20 \pm 5\%$						
№ пробы	ошибка		вариативность		смещение среднего	
	зрение	без зрения	зрение	без зрения	зрение	без зрения
1	0.09	0.11	0.44	0.40	0.05	0.09
2	0.05	0.08	0.40	0.39	0.03	0.07
3	0.05	0.19	0.34	0.37	0.05	-0.17
4	0.03	0.14	0.34	0.44	0.02	-0.12
5	0.03	0.32	0.39	0.39	0.02	-0.20
Среднее	0.05	0.17	0.38	0.40	0.04	-0.07
SD	0.02	0.09	0.04	0.03	0.01	0.14
Второй испытуемый, $40 \pm 5\%$						
№ пробы	ошибка		вариативность		смещение среднего	
	зрение	без зрения	зрение	без зрения	зрение	без зрения
1	0.22	0.99	0.69	0.72	-0.02	-0.32
2	0.22	1	0.71	0.77	-0.02	-0.41
3	0.19	0.95	0.66	0.83	-0.01	-0.27
4	0.23	0.96	0.67	0.76	0.00	-0.28
5	0.23	0.73	0.72	0.77	-0.02	-0.19
Среднее	0.22	0.93	0.69	0.77	-0.01	-0.29
SD	0.02	0.11	0.03	0.04	0.01	0.08

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таким образом, результаты работы показывают, что, произвольное удержание ИЭМГ в зонах $20 \pm 5\%$ и $40 \pm 5\%$ ИЭМГ МПС со зрительным контролем возможно уже в 1-й пробе. При этом выявились существенные различия между удерживанием в зоне $20 \pm 5\%$ и в зоне $40 \pm 5\%$. При удержании $20 \pm 5\%$ точность была выше, а колебания среднего уровня меньше, чем при удержании 40%-ного уровня. Известно, что вариативность усилия возрастает при возрастании его среднего уровня, поэтому естественно было ожидать, что вариативность поддержания 40% ИЭМГ МПС больше, чем 20% МПС (см., например, [4, 7]). Обучение в ходе пяти проб одного дня наблюдалось лишь при удержании 20%-ного уровня, что видно из уменьшения параметров ОШИБКА и ВАРИАТИВНОСТЬ на рис. 2. Очевидно, что уровень 20% от ИЭМГ при МПС является оптимальным для удерживания со зрительным контролем. Важно отметить, что обучение наблюдалось в четырех последовательных пробах, тогда как в 5-й пробе параметры удержания ИЭМГ несколько ухудшались, возможно, в результате утомления.

Стратегия удержания ИЭМГ в диапазоне 20 ± 5 и $40 \pm 5\%$ ИЭМГ МПС была одинаковой: испытуемые удерживали средний уровень ИЭМГ вблизи нижнего уровня зоны. Очевидно, что это связано с меньшей вариативностью ЭМГ при меньшем ее уровне [7].

При 5-дневной тренировке точность выполнения задания по параметрам ОШИБКА И ВАРИАТИВНОСТЬ в 1-й день была выше, чем в последующие.

Результаты тестирования задач без зрительной обратной связи после кратковременного обучения под зрительным контролем говорят о том, что проприоцептивная память в этих условиях, очевидно, недостаточна для выполнения этих задач.

Интересно сравнить результаты настоящей работы с работой М.В. Шестаковой с соавт. [1], в которой исследовалось удерживание уровня ИЭМГ мышц тенара в задаче точностного схвата на уровнях 20, 40 и 60% от максимального со зрительным контролем и без него до и после 10-дневного обучения со зрительной обратной связью у здоровых испытуемых и больных с поражениями моторной коры и пирамидной системы. Оказалось, что при уровне 20% максимальной ИЭМГ в

первых пробах у здоровых испытуемых воспроизведение точности без зрительного контроля (по проприоцептивной памяти) значительно не ухудшается, тогда как 10-дневное обучение улучшает точность выполнения задачи под зрительным контролем, но существенно не влияет на воспроизведение "по памяти". При поражении моторной системы точность выполнения в 1-й день под зрительным контролем несущественно нарушена, однако после 10 дней тренировки у здоровых испытуемых результат обучения без контроля зрения хуже, чем со зрительным контролем, а при поражении моторной системы без контроля зрения никакого обучения не происходит. Авторы приходят к заключению о том, что в данной парадигме проявляются два разных механизма памяти. Быстрое воспроизведение в 1-й день без контроля зрения может быть основано на копии моторной команды и/или кратковременной проприоцептивной памяти. Оно не нарушается при поражении моторной системы. Образование нового навыка связано с долговременной памятью. Это обучение после поражения моторной системы ухудшается при зрительном контроле и полностью отсутствует без него. Таким образом, при поражении моторной системы испытуемые не могут обучаться без контроля зрения. Основную роль в таком обучении играет проприоцептивная референтная система, оценивающая ошибку, но она работает лишь при сохраненной моторной системе.

В настоящем исследовании показано, что зрительная обратная связь может быть использована в управлении мышечной активностью: в ходе пяти проб можно было видеть прогрессивное уменьшение ошибки удержания ИЭМГ в коридоре $20 \pm 5\%$ уровня МПС. Вместе с тем аналогичная задача удержания 40% уровня МПС не поддавалась тренировке в присутствии зрительной обратной связи. Таким образом, даже при сохранении как зрительной, так и проприоцептивной афферентации обучение точности поддержания достаточно высокого уровня сокращения мышц кисти существенно нарушено в использованных условиях эксперимента.

Таким образом, можно предполагать, что моторная система, и в частности моторная кора, влияет на состояние проприоцептивной системы, определяющей эффект воспроизведения реакции без зрительного контроля. Представляет интерес прямое исследование возбудимости моторной коры в процессе

обучения и воспроизведения уровня ИЭМГ по памяти. Соответствующее исследование возбудимости моторной коры с помощью транскраниальной моторной стимуляции является предметом следующей работы.

ВЫВОДЫ

1. При наличии зрительной обратной связи здоровые испытуемые удерживали интегрированную электромиограмму мышцы тенара в диапазоне $20 \pm 5\%$ электромиограммы максимального произвольного усилия этой мышцы более чем в 90% времени пробы.

2. При повторном выполнении в течение одного дня задачи удержания уровня интегрированной электромиограммы в диапазоне $20 \pm 5\%$ точность выполнения задачи увеличивалась.

3. Испытуемые также успешно выполняли задачу удержания уровня интегрированной электромиограммы в диапазоне $40 \pm 5\%$, однако точность выполнения этого задания была ниже, чем при удержании уровня электромиограммы в диапазоне $20 \pm 5\%$, и улучшения выполнения этой задачи в пяти последовательных пробах в течение одного дня не происходило.

4. Тренировка удержания уровня интегрированной электромиограммы как в диапазоне $20 \pm 5\%$, так и $40 \pm 5\%$ в течение 5 дней не приводила к улучшению выполнения задачи.

5. Без зрительной обратной связи происходило ухудшение точности выполнения обеих задач, как во время 1-й пробы, так и на протяжении последовательных пяти проб.

6. Основную роль при выполнении данной задачи играет зрительная обратная связь, отсутствие которой не может быть компенсировано проприоцептивной афферентацией.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 09-04-00564, 11-04-01068, 11-04-00132).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шестакова М.В., Ланская Л.Д., Билименко А.Е. и др. Обучение произвольному контролю ИЭМГ со зрительной обратной связью в норме

и у больных с постинсультными гемипарезами: роль зрительной и проприоцептивной афферентации. Механизмы адаптивного поведения. Тез. межд. симпозиума, посвященного 80-летию организации Института физиологии им. И.П. Павлова РАН. СПб., 2005. 6 с.

2. *Ángyán L., Tézely T., Ángyán Z., Petöfi Á.* Changes in the amplitude and direction of goal-directed hand movements in the lack of visual information. *Acta Physiol. Hung.* 2006. 93(2–3): 107–116.
3. *Conforto A.B., Kaelin-Lang A., Cohen L.G.* Increase in hand muscle strength of stroke patients after somatosensory stimulation. *Ann. Neurol.* 2002. 51(1): 122–125.
4. *Hamilton A.F., Jones K.E., Wolpert D.M.* The scaling of motor noise with muscle strength and motor unit number in humans. *Exp. Brain Res.* 2004. 157: 417–430.
5. *Jackson C.P.T., Miall R.C., Balslev D.* Spatially valid proprioceptive cues improve the detection of a visual stimulus. *Exp. Brain Res.* 2010. 205: 31–40.
6. *Jenmalm P., Dahlstedt S., Johansson R.S.* Visual and tactile information about object-curvature control fingertip forces and grasp kinematics in human dexterous manipulation. *J. Neurophysiol.* 2000. 84: 2984–2997.
7. *Jones K.E., Hamilton A.F., Wolpert D.M.* Sources of signal-dependent noise during isometric force production. *J. Neurophysiol.* 2002. 88: 1533–1544.
8. *Loh M.N., Kirsch L., Rothwell J.C., Lemon R.N., Davare M.* Information about the weight of grasped objects from vision and internal models interacts within the primary motor cortex. *J. Neurosci.* 2010. 30(20): 6984–6990.
9. *Monaco S., Króliczak G., Quinlan D.J., Fattori P., Galletti C., Goodale M.A., Culham J.C.* Contribution of visual and proprioceptive information to the precision of reaching movements. *Exp. Brain Res.* 2010. 202(1): 15–32.
10. *Muellbacher W., Richards C., Ziemann U., Wittenberg G., Wetz D., Boroojerdi B., Cohen L., Hallett M.* Improving hand function in chronic stroke. *Arch Neurol.* 2002. 59(8): 1278–1282.
11. *Peurala S.H., Pitkänen K., Sivenius J., Tarkka I.M.* Cutaneous electrical stimulation may enhance sensorimotor recovery in chronic stroke. *Clin. Rehabil.* 2002. 16(7): 709–716.
12. *Ren L., Khan A.Z., Blohm G., Henriques D.Y.P., Sergio L.E., Crawford J.D.* Proprioceptive guidance of saccades in eye-hand coordination. *J. Neurophysiol.* 2006. 96: 1464–1477.
13. *Ziemann U., Wittenberg G.F., Cohen L.G.* Stimulation-induced withing-representation and across-representation plasticity in human motor cortex. *J. Neurosci.* 2002. 22(13): 5563–5571.