

УДК 612.833

## АКТИВАЦИЯ МЕЖКОНЕЧНОСТНЫХ СВЯЗЕЙ ПОВЫШАЕТ МОТОРНЫЙ ВЫХОД В НОГАХ У ЗДОРОВЫХ ИСПЫТУЕМЫХ: ИССЛЕДОВАНИЕ В УСЛОВИЯХ РАЗГРУЗКИ РУК И НОГ

© 2016 г. В. А. Селионов, И. А. Солопова, Д. С. Жванский

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

E-mail: selionov@iitp.ru

Поступила в редакцию 28.04.2015 г.

В условиях горизонтальной вывески верхних и нижних конечностей изучали влияние движений рук и движений в отдельных их суставах на электрофизиологические и кинематические характеристики произвольных и вызванных вибрацией шагоподобных движений ног. Вывеска рук существенно повышала возможность активации шагательного автоматизма неинвазивным воздействием на тонические сенсорные входы. Подключение активных движений рук на фоне произвольной шагательной ритмики приводило к увеличению электромиографической активности мышц бедра и сопровождалось возрастанием объема движений бедра и голени. Пассивные движения рук влияли на вызванные движения ног аналогично активным движениям. Движения в плечевых суставах способствовали увеличению активности мышц бедер и соответствующему увеличению объемов движений в коленном и тазобедренном суставах. В то же время движения предплечий и кистей, оказывая сходное с движениями плеч облегчающее влияние на электрофизиологические и кинематические характеристики шагательной ритмики, в большей степени влияли на паттерны движений дистальных сегментов ног. В условиях подпороговой вибрации мышц ног произвольные движения рук способствовали активации произвольной шагательной ритмики. При произвольных движениях ног подключение движений рук оказывало существенно меньшее влияние на параметры шагательной ритмики, чем при вызванных движениях ног. Таким образом, совместные движения верхних и нижних конечностей являются эффективным методом активации нейронных сетей, связывающих генераторы ритмики рук и ног. В условиях разгрузки конечностей основную роль во влиянии движений рук на паттерны движений ног играют, по-видимому, взаимодействия между цервикальным и люмбо-сакральным отделами спинного мозга. Описанные методы активации межконечностных связей могут быть использованы в реабилитации ходьбы у пациентов, перенесших инсульт, у пациентов с повреждениями спинного мозга, у пациентов с болезнью Паркинсона и другими неврологическими заболеваниями.

*Ключевые слова:* межконечностные взаимодействия, вибрация, генератор шагания.

DOI: 10.7868/S0131164616010161

Известно, что в условиях разгрузки произвольные шагательные движения ног могут быть инициированы вибрационной стимуляцией мышц, электрической стимуляцией нервов [1], магнитной или чрескожной электрической стимуляцией спинного мозга [2, 3], а также тоническими центральными влияниями: феномен Конштамма, прием Эндрассика [1, 4]. Кроме того, влияние на генерацию шагательной ритмики может оказывать и транскраниальная магнитная стимуляция моторной коры [5]. Основными факторами, влияющими на структуру шагательного цикла являются положение бедра в цикле шага [6] и опорная афферентация стопы [7, 8]. Однако эти два фактора не являются единственными, которые могут изменять моторный выход в ногах. По-

скольку предполагается, что нейронные механизмы управления совместными движениями всех четырех конечностей при ходьбе человека имеют общие черты с управлением при четвероногой локомоции животных [9–11], то можно ожидать, что взаимодействие между цервикальным и люмбо-сакральным отделами спинного мозга будет также оказывать воздействие на паттерны шагательной ритмики. На рефлекторном уровне показано существование нейронных путей, связывающих мотонейроны верхних и нижних конечностей во время ритмических движений [12, 13]. Подчеркивается также, что как кожные рефлексы, так и амплитуда *H*-рефлексов зависят от фазы движения и двигательной задачи во время циклических движений руками [14–17] и во время есте-

ственного качания руками при шагании [15]. Функциональные связи между верхними и нижними конечностями во время выполнения совместных ритмических задач могут проявляться во влиянии движений рук на степень активации мышц ног. В ряде работ на здоровых испытуемых было показано повышение активности мышц нижних конечностей во время шагательных движений в положении лежа [18–20] и при ходьбе по ленте тредбана [21]. Ритмические движения рук, имитирующие их качание во время ходьбы и бега, оказывают также заметный модулирующий эффект на электрическую активность мышц (электромиография – ЭМГ) ног при стоянии [22]. Недавно было показано, что в положении лежа в условиях разгрузки ног движения рук по ленте тредбана, имитирующие ходьбу, даже могут инициировать шагательные движения ног [23]. Эта сильная динамическая связь была также подтверждена в работе Ю. Герасименко и соавт. [3], в которой было показано, что чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга на цервикальном уровне существенно облегчала непроизвольное шагание, вызванное такой же стимуляцией люмбо-сакрального отдела спинного мозга. Отметим, что в описанных работах движения рук оказывали влияние как на проксимальные, так и на дистальные отделы ног. Однако неизвестно, как движения отдельных звеньев рук отразятся на параметрах шагательной ритмики.

Наиболее вероятными кандидатами для обеспечения координированных межконечностных движений у человека являются проприоспинальные связи между нейронными сетями верхних и нижних конечностей [12, 24]. Однако нельзя исключить и супраспинальные влияния на взаимодействие нейронных сетей цервикального и люмбо-сакрального отделов спинного мозга [25]. Непроизвольные шагательные движения в условиях разгрузки ног в значительно меньшей степени вследствие минимизации гравитационных влияний и отсутствия опорной афферентации подвержены влиянию коры головного мозга, чем произвольные движения [5]. Поэтому в этих условиях можно предположить возрастание роли связей между нейронными сетями спинного мозга, генерирующими ритмические движения верхних и нижних конечностей, в их взаимодействии. Вероятно, что система управления ритмическими движениями с уменьшенными или полностью исключенными супраспинальными влияниями будет более податлива к дополнительным афферентным воздействиям, возникающим при выполнении циклических движений верхними конечностями. Можно полагать, что в условиях вывески всех четырех конечностей, когда верхние конечности будут двигаться сочетанно с движениями нижних конечностей с паттернами, прису-

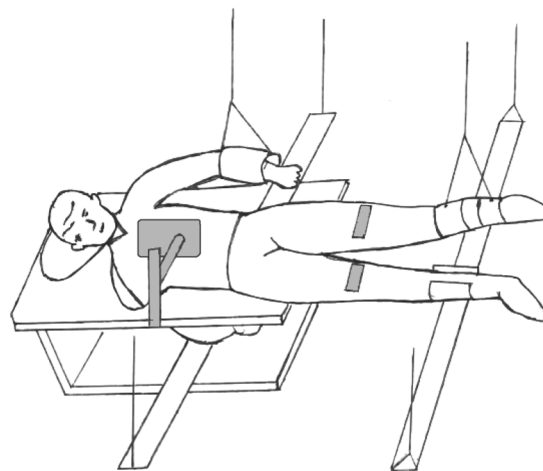


Рис. 1. Экспериментальная установка.

щими естественной локомоции, эти связи проявятся еще в большей степени.

Целью настоящей работы было исследование влияния ритмических движений рук на механизм генерации непроизвольной шагательной ритмики, а также на параметры произвольных и вызванных вибрацией шагательных движений при сочетанных движениях рук и ног. Оценивали также влияние движений в отдельных суставах верхних конечностей на общий паттерн вызванного шагания.

## МЕТОДИКА

В исследовании приняли участие 20 здоровых испытуемых (11 мужчин и 9 женщин, средний возраст  $57.4 \pm 10.0$  лет), не имеющих двигательных нарушений и давших согласие на участие в эксперименте. Для изучения влияния движений рук на общую картину генерации непроизвольных (вызванных активацией проприоцептивных входов) ритмических движений нижних конечностей существующая установка для совершения движений ног в горизонтальной плоскости в положении лежа на боку [1] была дополнена новым блоком, позволяющим совершать ритмические движения рук в воздухе как отдельно, так и одновременно с движениями ног (рис. 1). Минимизация внешних влияний, связанных с действием гравитации при нормальной локомоции, позволила изучать влияние афферентных сигналов от движущихся рук на работу центрального генератора шагательных движений в условиях ослабления супраспинальных команд и при отсутствии задачи поддержания позы. Испытуемые лежали на правом боку с вывешенными верхними и нижними конечностями. Для устранения механических связей, возникающих при движениях конечностей верхнего и нижнего пояса, туловище ис-

пытуемого фиксировалось упорами со стороны спины и груди. Для вызова непроизвольных шагательных движений применяли непрерывную вибрационную стимуляцию (20–60 Гц) четырехглавых мышц бедра (*m. quadriceps femoris*) обеих ног. На фоне установившихся непроизвольных ритмических движений ног испытуемых просили выполнять одну из 4 двигательных задач для рук: 1) произвольные ритмические движения, 2) произвольные ритмические движения только в плечевых суставах, 3) произвольные ритмические движения только в локтевых суставах, 4) произвольные ритмические движения только в лучезапястных суставах. Все двигательные задачи для рук совершались противофазно. Испытуемых просили сосредоточиться только на движениях рук и не вмешиваться в вызванные движения ног. Произвольные ритмические движения рук совершались в удобном темпе (по выбору обследуемого) или в более быстром темпе. Для уменьшения воздействия супраспинальных команд на межконечностные взаимодействия изучали влияние пассивных движений рук на вызванные движения ног. Пассивные движения рук осуществлялись при помощи экспериментатора, характеристики этих движений были сходны с таковыми при произвольных движениях рук. При совершении ритмических движений рук только в плечевых суставах, руки испытуемых были выпрямлены, так что угол в локтевом суставе составлял 180 градусов. При совершении движений только в локтевых суставах плечи испытуемых фиксировались экспериментатором. При совершении движений только в лучезапястных суставах руки располагались в удобном, эквипонометрическом положении. Если при движениях кистей движения в каком-либо из остальных суставов превышали 5 градусов, то такие пробы исключались из анализа данных.

Для сравнения степени межконечностного связывания при движениях ног, инициируемых разными способами, испытуемые также совершали произвольные движения рук на фоне произвольных движений ног. Амплитуды движений бедра и голени при произвольных и при вызванных движениях ног были сходными.

У 10 испытуемых (участвовавших в основной серии экспериментов) в дополнительной серии экспериментов исследовали влияние движений верхних конечностей на генерацию ритмических шагательных движений при подпороговой (10–20 Гц) вибрации ног.

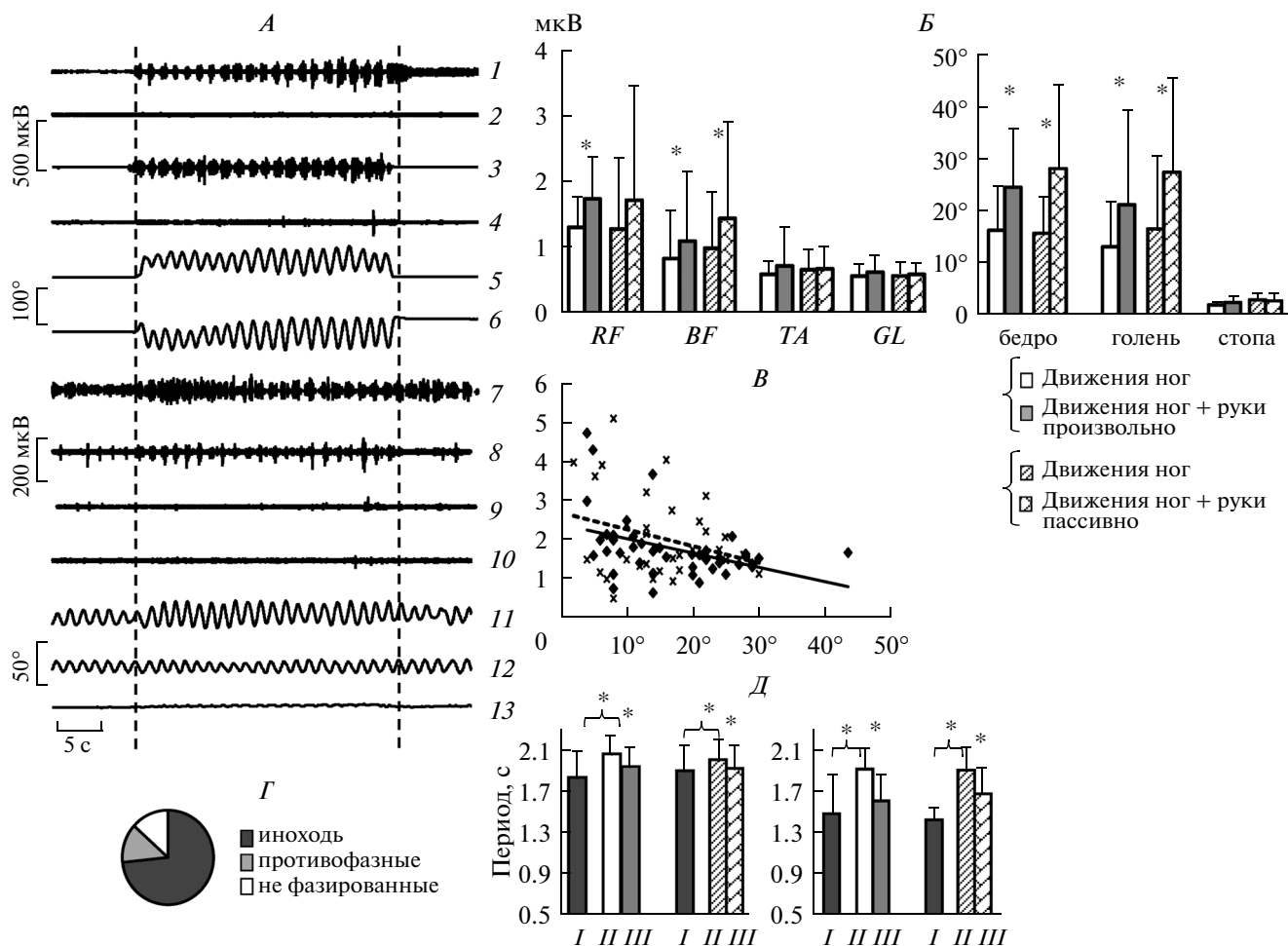
Углы в плечевых, локтевых и лучезапястных суставах рук, в тазобедренных, коленных и голеностопных суставах ног регистрировали потенциометрическими датчиками. Электромиографическую активность (ЭМГ) мышц бедра (*m. rectus femoris* – *RF* и *m. biceps femoris* – *BF*) и голени

(*m. tibialis anterior* – *TA* и *m. gastrocnemius lateralis* – *GL*) обеих ног, мышц плеча (*m. deltoideus posterior* – *DP*, *m. deltoideus anterior* – *DA*, *m. triceps brachii* – *TB* и *m. biceps brachii* – *BB*) и кисти (*m. flexor carpi radialis* и *m. extensor carpi radialis*) регистрировали поверхностными электродами с использованием беспроводного усилителя “Delsys”. Полученные данные оцифровывали с частотой 1000 Гц и вводили в компьютер.

В каждом условии эксперимента было зарегистрировано по одной пробе длительностью 90 с: 30 с – вызванные шагательные движения ног при неподвижных руках, 30 с – совместные движения рук (или звеньев рук) и ног, 30 с – вызванные шагательные движения ног при неподвижных руках. Вычисляли объем движений (вызванных или произвольных) в суставах ног при неподвижных руках и при совместных движениях рук и ног, а также периоды движений конечностей. Для каждой мышцы рассчитывали среднюю амплитуду за цикл отфильтрованной (20–1000 Гц) и выпрямленной ЭМГ. Для каждого из трех временных интервалов вычисляли среднее значение каждой величины, усредняя 8–10 циклов движений в установившемся режиме. Изменение характеристик движений ног определяли как среднее отношение соответствующих амплитуд (*A*) движений в тазобедренных коленных суставах и ЭМГ-активности мышц ног при совместных движениях ног и рук ( $n + p$ ) и при движениях только ног до подключения движений рук (коэффициент *K*,  $K = A_{n+p}/A_n$ ). Данные для правой и левой конечности усреднялись. Для выяснения статистической значимости результатов использовали *t*-тест Стьюдента. Результаты статистического анализа считались достоверными, если вероятность ошибки была менее 0.05. Данные в работе представлены в виде среднего значения  $\pm$  среднеквадратичное отклонение.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Влияние движений рук на характеристики вызванных и произвольных движений ног.* Вибрационная стимуляция мышц ног в условиях вывески всех четырех конечностей вызывала непроизвольные шагательные движения у 18 из 20 испытуемых (90%), которые и приняли участие в дальнейшем исследовании. Произвольные движения рук (средняя амплитуда движений в плечевых суставах –  $32^\circ \pm 10^\circ$ , в локтевых суставах –  $29^\circ \pm 17^\circ$  при отсутствии движений в лучезапястных суставах), осуществляемые на фоне вызванных движений ног, существенно увеличивали амплитуду ЭМГ-активности мышц бедра (*RF*, *BF*) ( $p < 0.05$  для каждой мышцы, парный *t*-тест), что сопровождалось значимым повышением объемов движений в тазобедренном ( $p < 0.001$ ) и коленном ( $p < 0.01$ ) суставах (рис. 2, А, Б). Отметим, что чем



**Рис. 2.** Влияние произвольных и пассивных движений рук на параметры вызванного шагания.

**А** – пример записи влияния произвольных движений руками на вызванные вибрацией движения ног у одного испытуемого. Сверху вниз: 1–4 – ЭМГ мышц левой руки; 5, 6 – изменение углов в левом плечевом и локтевом суставах, соответственно; 7–10 – ЭМГ мышц левой ноги; 11–13 – изменение углов в левом тазобедренном, коленном и голеностопном суставах. 1 – *m. biceps brahii* (BB); 2 – *m. triceps brahii* (TB); 3 – *m. deltoideus anterior* (DA); 4 – *m. deltoideus posterior* (DP); 7 – *m. rectus femoris* (RF); 8 – *m. biceps femoris* (BF); 9 – *m. tibialis anterior* (TA); 10 – *m. gastrocnemius lateralis* (GL). Отклонение вверх соответствует сгибанию в суставе. Пунктирные линии показывают начало и окончание движений рук;

**Б** – усредненные по всем испытуемым и по обеим конечностям величины ЭМГ-активности мышц ног, а также объемы движений в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах во время движений ног без и совместно с произвольными или пассивными движениями рук;

**В** – зависимость прироста (в разях) объема движений ног в тазобедренных суставах при подключении произвольных (ромбики) и пассивных (крестики) движений рук (по вертикали) от начального объема движений ног (руки в покое) (по горизонтали) для всех испытуемых;

**Г** – распределение испытуемых по фазовым соотношениям между движениями верхних и нижних конечностей;

**Д** – периоды движений рук (I), ног без (II) и совместно (III) с произвольными или пассивными движениями рук в обычном (слева) и ускоренном (справа) темпах. \* – достоверные различия ( $p < 0.05$ ) между условиями эксперимента.

больше был объем вызванных движений ног, тем меньше было влияние движений рук (рис. 2, **В**). Заметных движений в голеностопном суставе, также как и ЭМГ-активности в мышцах голени не наблюдалось. При совершении движений рук в удобном темпе частота их движений ( $0.58 \pm 0.09$  Гц) была существенно больше частоты вызванных движений ног до подключения рук ( $0.51 \pm 0.05$  Гц) (рис. 2, **Д**) ( $p < 0.001$ ). При одновременных движе-

ниях верхних и нижних конечностей наблюдалось значимое увеличение темпа движений ног, так что конечная частота их движений в установившемся режиме стала близкой к частоте движений рук ( $p = 0.12$ ). Увеличение скорости движений рук (в среднем в 1.3 раза) – быстрые движения рук – приводило к большему увеличению темпа движений ног ( $p < 0.001$ ) и выравниванию периодов их движений ( $p = 0.26$ ) (рис. 2, **Д**). Это увеличение

Увеличение объемов движений в суставах ног и электромиографической (ЭМГ) активности мышц бедра (коэффициент  $K$ ) при подключении движений рук к вызванным и произвольным движениям ног

Характеристики движений ног	$K$ при вызванных движениях ног	$K$ при произвольных движениях ног
Объем движений в тазобедренных суставах	$1.8 \pm 0.3^*$	$1.3 \pm 0.4$
Объем движений в коленных суставах	$1.9 \pm 1.3^*$	$1.1 \pm 0.6$
ЭМГ-активность $RF$	$1.2 \pm 0.3$	$1.1 \pm 0.1$
ЭМГ-активность $BF$	$1.4 \pm 0.6^*$	$1.2 \pm 0.4$

\* – значимые различия между коэффициентом  $K$  при вызванных и произвольных движениях ног ( $p < 0.05$ ).

скорости приводило к существенно большему возрастанию ЭМГ-активности мышцы  $BF$  (в 2 раза,  $p < 0.001$ ) при подключении быстрых движений рук по сравнению с пробами, когда руки двигались с привычной частотой (увеличение в 1.3 раза). Анализ фазовых соотношений между движениями верхних и нижних конечностей показал, что большинство испытуемых (73%) выполняли движения руки и ноги одной стороны синфазно, еще 13% испытуемых – противофазно, а у остальных 14% фазовый сдвиг между движениями руки и ноги одной стороны был непостоянен (рис. 2, Г).

При пассивных движениях рук объемы движений в суставах (средняя амплитуда движений в плечевых суставах –  $31^\circ \pm 9^\circ$ , локтевых суставах –  $25^\circ \pm 14^\circ$  при отсутствии движений в лучезапястных суставах) были близки к амплитудам произвольных движений рук. Наблюдаемая при таких движениях ЭМГ-активность мышц рук ( $DA$  –  $2.8 \pm 2.2$  мкВ,  $DP$  –  $3.1 \pm 2.9$  мкВ,  $BB$  –  $1.9 \pm 1.3$  мкВ,  $TB$  –  $1.8 \pm 0.6$  мкВ) не отличалась значимо от активности при произвольных движениях ( $DA$  –  $3.1 \pm 2.2$  мкВ,  $DP$  –  $2.9 \pm 1.5$  мкВ,  $BB$  –  $2.6 \pm 2.3$  мкВ,  $TB$  –  $2.0 \pm 0.8$  мкВ) ( $p > 0.05$  для каждой мышцы, парный  $t$ -тест). Пассивные движения рук также приводили к существенному увеличению амплитуды ЭМГ-активности мышцы  $BF$  ( $p < 0.05$ ) и значимому повышению объемов движений в тазобедренном ( $p < 0.001$ ) и коленном ( $p < 0.001$ ) суставах (рис. 2, Б). Существенных различий в приростах объемов движений в суставах ног при произвольных и пассивных движениях рук обнаружено не было. Как и при произвольных движениях рук, тем больше был объем вызванных движений ног, тем меньше было влияние пассивных движений рук (рис. 2, В). Пассивные движения рук как с естественной частотой, так и в более быстром темпе приводили к увеличению частоты движений ног и, соответственно, к выравниванию частот движений верхних и нижних конечностей (рис. 2, Д). Таким образом, оба типа движений рук оказывали сходное воздействие на параметры вызванных движений ног.

После прекращения как произвольных, так и пассивных движений рук движения ног продол-

жались, при этом наблюдалось значимое снижение ЭМГ-активности мышц бедра и объемов движений в суставах ног, хотя активность часто не возвращалась к исходным значениям (до подключения рук).

При произвольных движениях ног объемы движений в тазобедренных ( $18^\circ \pm 6^\circ$ ) и в коленных суставах ( $13^\circ \pm 12^\circ$ ) были близки ( $p = 0.23$ ) к таковым при вызванных движениях. Произвольные движения ног были в меньшей степени подвержены влиянию произвольных движений верхних конечностей (таблица): приросты амплитуд ЭМГ-активности мышц бедра, а также приросты объемов движений ног были существенно меньше, чем при вызванных движениях ног. В отличие от частоты движений рук во время вызванного шагания, при произвольных движениях ног частота движений верхних и нижних конечностей не отличалась ( $p = 0.35$ ) с самого начала их совместных движений (средняя частота совместных движений  $0.56 \pm 0.08$  Гц). Фазовые соотношения между произвольными движениями верхних и нижних конечностей, выполняемых испытуемыми, были следующими: 41% выполняли движения руки и ноги одной стороны синфазно, 29% – противофазно, 30% – с непостоянным фазовым сдвигом между движениями руки и ноги одной стороны.

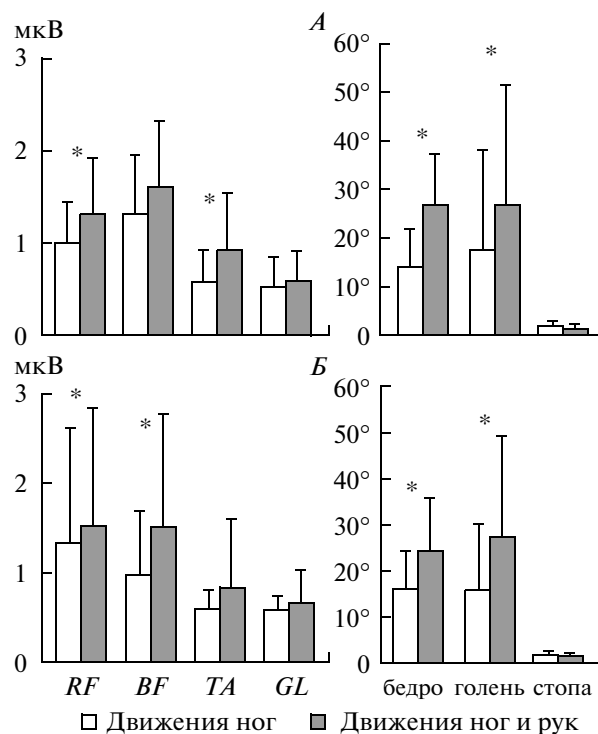
*Влияние произвольных движений в отдельных суставах рук на характеристики вызванных движений ног.* Движения только в отдельных суставах рук также оказывали облегчающее влияние на параметры вызванных шагательных движений. При движениях только плеч (рис. 3, А) наблюдалось значимое возрастание амплитуд ЭМГ-активности мышцы бедра –  $RF$  и мышцы голени –  $TA$  ( $p < 0.05$  для каждой мышцы), при движениях только предплечий наблюдалось значимое возрастание амплитуд ЭМГ-активности обеих мышц бедра (рис. 3, Б). Это сопровождалось увеличением объемов движений в коленных и тазобедренных суставах ног. Сравнение приростов амплитуд движений в суставах ног при движениях только в плечевых суставах показало сходную величину изменения углов в коленных и тазобедренных су-

ставах ( $p = 0.17$ ), тогда как движения только в локтевых суставах сопровождались большим приростом амплитуд в коленных суставах по сравнению с тазобедренными суставами ( $p < 0.03$ ).

Движения кистей при неподвижных остальных звеньях рук также эффективно повышали шагательную активность ног. Помимо существенного увеличения ЭМГ-активности двуглавой мышцы бедра и прироста движений в коленном и тазобедренном суставах, у 6 испытуемых наблюдалась активация мышц голени и появление движений в голеностопных суставах или возрастание их амплитуды (рис. 4, А, Б). Следует отметить, что прирост объемов движений в коленных суставах значительно превышал прирост амплитуды движений в тазобедренных суставах. Движения только кистей оказывали сходное с движениями рук влияние на частоту шагательной ритмики: изначально кисти двигались с существенно ( $p < 0.001$ ) большей частотой, чем ноги, но в ходе их совместных движений частота движений ног значительно возрастала ( $p < 0.02$ ) и сравнивалась с частотой движений кистей (рис. 4, В). Также как и при произвольных движениях рук, влияние движений кистей зависело от изначального объема вызванных движений ног: чем больше были движения в суставах ног, тем меньше влияние движений кистей на прирост амплитуды (рис. 4, Г). Постэффект после прекращения движений отдельных звеньев рук был сходен с таковым после прекращения произвольных или пассивных движений верхних конечностей.

Таким образом, движение дистальных звеньев верхних конечностей оказывало большее влияние на движения в дистальных отделах ног.

*Совместное взаимодействие подпороговой вибрации ног и ритмических движений рук.* Подпороговая вибрация мышц ног не вызывала никакой двигательной активности нижних конечностей. После подключения движений рук на фоне такой вибрации у 9 из 10 испытуемых задержкой 2–15 с начинались движения ног (рис. 5, А). Частота этих вызванных движений ног была близка к частоте движений рук и была существенно выше ( $p < 0.03$ ) частоты вызванных движений ног при эффективной вибрационной стимуляции (рис. 5, Б). Динамика изменения амплитуды движений в тазобедренном и коленном суставах у каждого испытуемого после начала движений рук показана на рис. 5, В. Следует отметить, что средняя, установившаяся амплитуда движений в суставах ног при сочетанном влиянии подпороговой вибрации и движений рук ( $22^\circ \pm 8^\circ$  – для тазобедренного сустава,  $22^\circ \pm 15^\circ$  – для коленного сустава) значительно не отличалась ( $p = 0.3$ ) от амплитуд движений в суставах ног при эффективной вибрации и движениях рук ( $24^\circ \pm 11^\circ$  и  $21^\circ \pm 18^\circ$  соответственно). После прекращения движений рук движения ног

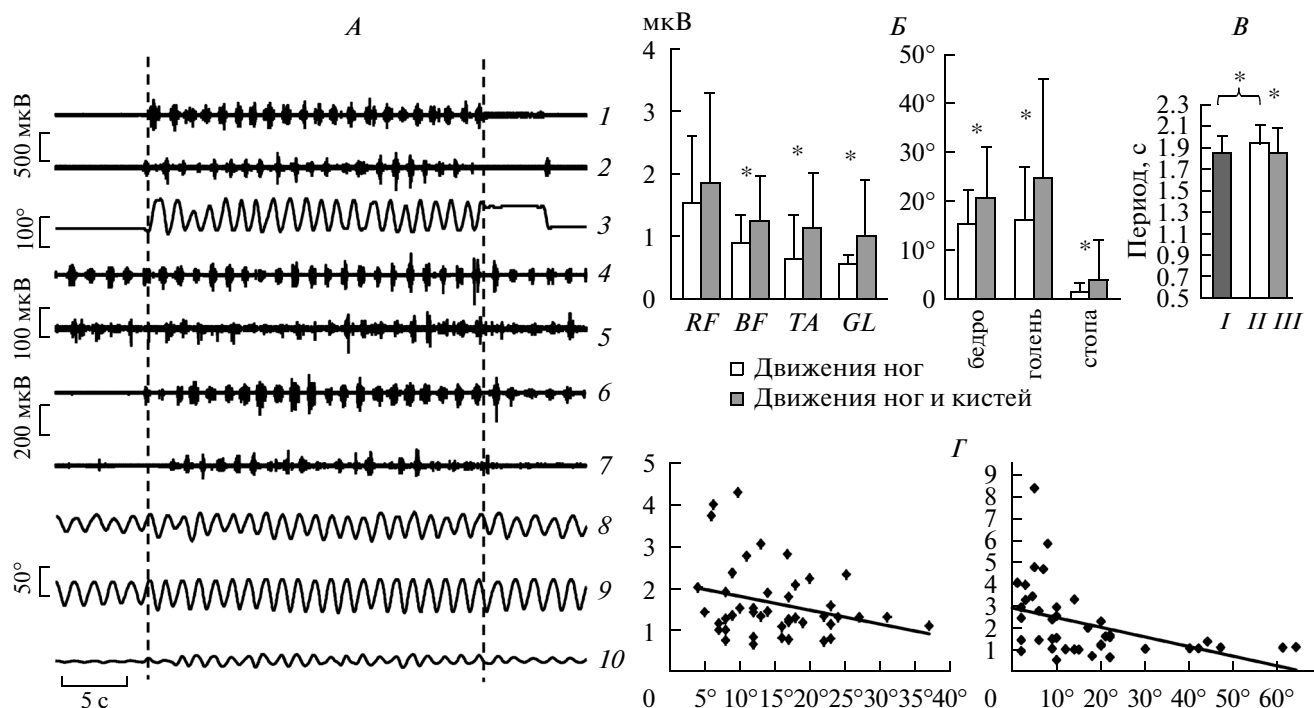


**Рис. 3.** Влияние движений в отдельных суставах рук на параметры вызванных движений ног. Усредненные по всем испытуемым и по обеим конечностям величины ЭМГ-активности мышц ног, а также объемы движений в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах во время движений ног без и совместно с движениями рук только в плечевых суставах (А) и только в локтевых суставах (Б). \* – достоверные различия ( $p < 0.05$ ) между условиями эксперимента.

продолжались еще 3–5 циклов, впоследствии движения постепенно затухали до полной остановки.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Эффективность вызова непроизвольной шагательной ритмики сильно различается в зависимости от способа ее активации, степени участия двигательной коры. Так, в условиях вывески только ног, вибрационная стимуляция их мышц или электрическая стимуляция поверхностных нервов может вызывать непроизвольные ритмические движения у 60–65% испытуемых [1], магнитная стимуляция спинного мозга – у 10% испытуемых [2], феномен Конштамма – у 90% испытуемых. В условиях вывески всех четырех конечностей (рис. 1) количество испытуемых, у которых активировалась непроизвольная шагательная ритмика, возросло до 90%. Поскольку в ряде работ предполагается, что активация и управление шагательными движениями зависит от двигательной задачи, т.е. в значительной степени от пространственной организации двигательного акта [26, 27], то, по-видимому, тониче-



**Рис. 4.** Влияние движений рук в лучезапястных суставах на параметры вызванной шагательной ритмики.

**А** – Пример записи влияния произвольных противофазных движений кистей на вызванные вибрацией движения ног у одного испытуемого. Сверху вниз: 1–2 – ЭМГ мышц предплечья левой руки, 3 – изменение угла в левом лучезапястном суставе, 4–7 – ЭМГ мышц бедра и голени левой ноги, 8–10 – изменение углов в левом тазобедренном, коленном и голеностопном суставах. 1 – *m. flexor carpi radialis* (FCR); 2 – *m. extensor carpi radialis* (ECR); 4 – *m. rectus femoris* (RF); 5 – *m. biceps femoris* (BF); 6 – *m. tibialis anterior* (TA); 7 – *m. gastrocnemius lateralis* (GL). Отклонение вверх соответствует сгибанию в суставе. Пунктирные линии показывают начало и окончание движений кистей. Отметим увеличение движений в голеностопном суставе при движениях кистей.

**Б** – усредненные по всем испытуемым и по обеим конечностям величины ЭМГ-активности мышц ног, а также объемы движений в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах во время движений ног без и совместно с движениями в лучезапястных суставах.

**В** – периоды движений рук (I), ног без (II) и совместно (III) с произвольными движениями кистей.

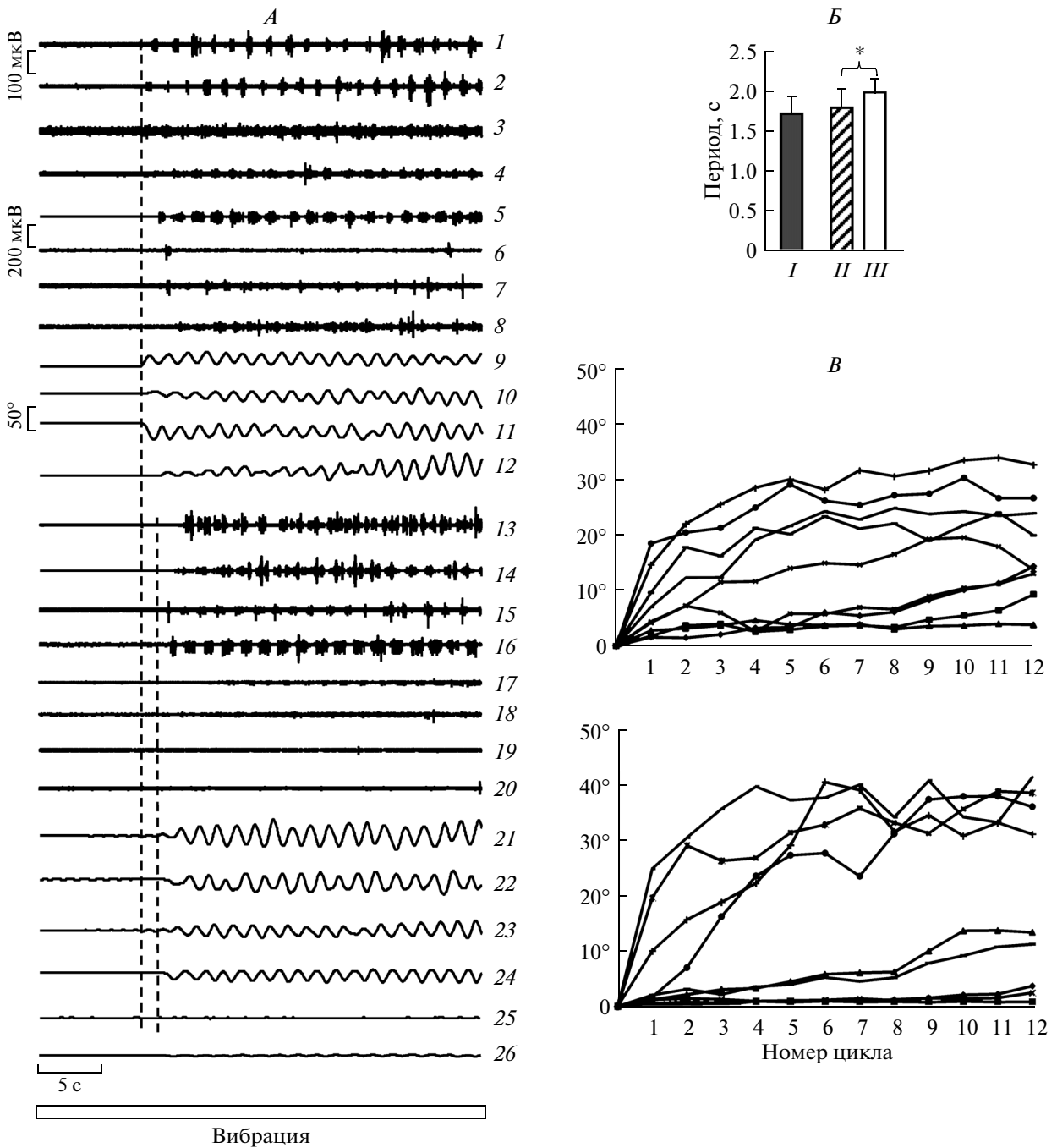
**Г** – зависимость прироста (в разгах) объема движений ног в тазобедренных (слева) и коленных (справа) суставах при подключении движений кистей (по вертикали) от начального объема движений ног (кисти в покое) (по горизонтали) для всех испытуемых. \* – достоверные различия ( $p < 0.05$ ) между условиями эксперимента.

ская готовность генератора ритмики ног повышается во время разгрузки верхних конечностей и, как следствие, увеличивается возможность его активации.

В настоящей работе показано сильное облегчающее влияние движений рук на активацию непроизвольной шагательной ритмики в условиях подпороговой вибрации мышц ног (рис. 5), которая сама по себе была неэффективна. Можно предполагать, что на интернейронах люмбарного утолщения спинного мозга происходит интеграция проприоцептивных входов от движущихся рук и вибрируемых мышц ног, которая даже в условиях подпороговой вибрации, способствует активации шагательного автоматизма. Полученный эффект можно сравнить с влиянием “шагательных” движений рук на активацию генератора ритмики ног в работе Ф. Силос-Лабини и соавт. [23]. Однако в этом исследовании проприоспи-

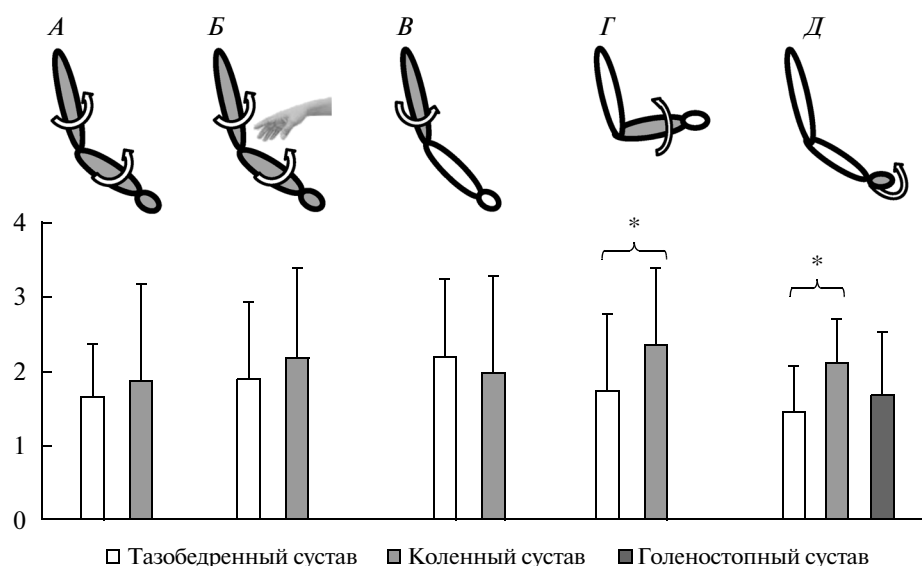
нальный приток от движений рук был существенно сильнее, поскольку руки двигались с опорой на ленту тредбана.

В условиях, когда вибрация была эффективна для вызова непроизвольной ритмики ног, подключение движений рук также оказывало сходное облегчающее воздействие на характеристики двигательной активности ног, независимо от того, какой тип движений совершали руки: произвольные или пассивные (рис. 2, А, Б; рис. 6, А, Б). Эти результаты, как и данные других авторов [12, 18, 23, 24], показывают активацию связей между цервикальным и люмбо-сакральным уровнями регуляции движений верхних и нижних конечностей, зависящие как от центральных команд, так и от межсегментарных взаимодействий. При пассивных движениях, как предполагается, влияние центральных команд меньше [25], тогда как периферическая обратная связь, связанная с



**Рис. 5.** Активация шагательной ритмики при подпороговой вибрации ног при ритмических движениях рук.  
 А – пример записи влияния произвольных движений рук на активацию шагательной ритмики у одного испытуемого. Сверху вниз: 1–8 – ЭМГ мышц левой/правой рук, 9, 10 – изменение углов в плечевых и 11, 12 – локтевых суставах левой/правой рук, 13–20 – ЭМГ мышц левой/правой ног, 21, 22 – изменение углов в тазобедренных, 23, 24 – в коленных и 25, 26 – в голеностопных суставах левой/правой ног. 1, 2 – *m. biceps brahii* (BB); 3, 4 – *m. triceps brahii* (TB); 5, 6 – *m. deltoideus anterior* (DA); 7, 8 – *m. deltoideus posterior* (DP); 13, 14 – *m. rectus femoris* (RF); 15, 16 – *m. biceps femoris* (BF); 17, 18 – *m. tibialis anterior* (TA); 19, 20 – *m. gastrocnemius lateralis* (GL). Отклонение вверх соответствует сгибанию в суставе. Пунктирные линии показывают начало движений рук и начало непроизвольных движений ног. Б – средние периоды движений рук при подпороговой вибрации ног (I), вызванных при этом движений ног (II), вызванных шагательных движений при эффективной вибрации (III). В – динамика изменения амплитуды движений в тазобедренном (вверху) и коленном (внизу) суставах у 9 испытуемых при активации непроизвольных ритмических движений ног подпороговой вибрацией и движениями рук (данные левой и правой ног усреднены).





**Рис. 6.** Средние приросты (в градусах) объема движений ног в тазобедренных, коленных и голеностопных суставах при подключении к вызванным шагательным движениям произвольных движений рук (*А*), пассивных движений рук (*Б*), движений рук только в плечевых суставах (*В*), движений рук только в локтевых суставах (*Г*), движений только кистей (*Д*).  
\* – достоверные различия ( $p < 0.05$ ) в величинах приростов.

движениями конечностей, сходна при пассивных и активных движениях рук [28, 29]. В нашем исследовании кинематика движений рук, также как и активность их мышц при произвольных и пассивных движениях, были сходными. Также эти два типа движений рук оказывали аналогичное влияние на электрофизиологические и кинематические параметры вызванных движений ног. Это, по-видимому, указывает на то, что основное влияние на изменение этих параметров движений ног играют сенсорные проприоцептивные сигналы от движущихся верхних конечностей. Подобный эффект сходного влияния активных и пассивных движений рук наблюдался в работе [30] при совершении ритмических движений рук и ног в положении лежа на спине. Однако в работе Н. Кавашимы и соавт. [31], проведенной на больных с повреждениями спинного мозга, активные движения рук оказывали большее влияние на активность мышц голени в пассивно движущихся ногах, чем пассивные движения рук. Эти отличия от наших результатов могут быть связаны с различными состояниями генератора шагательной ритмики, обусловленными как различием в положении тела в пространстве, так и другой двигательной задачей для ног. В нашем исследовании в отсутствие опорной афферентации активность в мышцах голени не наблюдалась, и основное влияние движения рук оказывали на активность в мышцах бедра. Кроме того, в нашей двигательной задаче движения рук и ног были независимы, в то время как в исследовании [31] руки и ноги были кинематически связаны.

Облегчающее влияние движений рук (как активных, так и пассивных) зависело от начальных параметров вызванного шагания (рис. 2, *В*, рис. 4, *Г*). Параметры шагательных движений при суммарном воздействии вибрации и движений рук были сходными с характеристиками движений в суставах ног при подпороговой вибрации и движениях рук. Это предполагает, что порог активации ритмических шагательных движений зависит от суммарной величины афферентных притоков к генераторным нейронным сетям спинного мозга, а установившийся двигательный паттерн определяется моторным выходом генератора шагательных движений, присущим данной двигательной задаче. С достижением максимального для выполнения данной двигательной задачи моторного выхода было связано ограничение прироста объемов движений в суставах ног: чем в меньшей степени активировались нейронные сети, генерирующие локомоторный ритм, тем в большей степени движения рук могли влиять на их состояние.

Несмотря на то что частота подключаемых движений рук всегда была больше частоты вызванных движений ног, в процессе их совместных движений происходило выравнивание темпов их движений, что может быть обусловлено общими центральными влияниями на произвольные движения рук и вызванные движения ног. В пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что при произвольных движениях рук и ног частоты их движений были изначально сходны и не изменялись в процессе совместных движений. Изменение частоты вызванных движений ног и выравнивание ее с частотой движений рук (рис. 2, *Д*,

рис. 4, В) также подчеркивают связь механизмов управления верхними и нижними конечностями и значимость движений рук в структурировании локомоторного паттерна [32].

При подключении движений рук к произвольно активированным движениям ног также наблюдались приросты движений в суставах ног, но они были существенно меньше, чем приросты во время вызванного шагания (таблица). Величина прироста может зависеть от многих факторов, таких как величина проприоцептивного притока от движущихся рук [20], начальная амплитуда движений в суставах ног (рис. 2, В). В нашем исследовании объемы движений верхних конечностей при вызванных и произвольных движениях ног были сходны, также как и исходные параметры движений ног, тем не менее влияния движений рук были различны. Одно из возможных объяснений данных различий заключается в том, что межсегментарные проприоспинальные связи активируются в значительно большей степени при вызванной локомоции, тогда как прямые нисходящие кортикоспинальные влияния при произвольном шагании в меньшей степени связывают два уровня генерации движений. Наряду с этим, влияние с рук на ноги в значительной степени может зависеть от изначального состояния нейронного аппарата, генерирующего шагательный ритм. Можно предполагать, что произвольная активация шагательных движений в большей степени активирует нейронные сети люмбарного отдела спинного мозга за счет прямых супраспинальных влияний [5], чем активация этих же сетей вибрацией и поэтому степень влияния движений рук на произвольные движения была меньше.

Неожиданным результатом нашей работы оказалось то, что у большинства испытуемых при совместных движениях рука и нога одной стороны двигались синфазно, хотя такие синфазные движения ипсилатеральных конечностей не характерны для вертикальной локомоции [10]. Отметим, что движения рук являлись произвольными и связь их движений с фазами движений ног специально не оговаривалась. Положение лежа исключает необходимость активации диагональных связей, поскольку отсутствует задача поддержания равновесия во время ходьбы и ее стабилизации [33]. Указания на то, что человеку легче выполнять синфазные движения одной стороны тела при совершении ритмических, но не локомоторных задач содержатся в ряде работ [34–36]. Это может, отчасти, объяснять преобладание “иноходи” в условиях нашего эксперимента при сочетанных движениях рук и ног.

Движения в отдельных суставах рук по-разному влияли на прирост объемов движений в нижних конечностях: движения дистальных сегментов рук (предплечья, кисти) оказывали более сильное влия-

ние на паттерны вызванных движений дистальных сегментов ног (рис. 3, 4; рис. 6, В, Г, Д). При движениях предплечий это проявлялось в значимо большем увеличении активности мышц *BF*, что сопровождалось большими приростами движений в коленных суставах. При движениях только кистей наблюдалось существенное возрастание активности мышц голени и возникновение движений в голеностопных суставах у части испытуемых. Интересно, что при движениях только кистей приросты объемов движений в тазобедренном и коленном суставах ног были аналогичны приростам при движениях всей руки с неподвижными кистями. Несмотря на то что во время естественной ходьбы человека кисти не принимают участия в локомоторном акте, в некоторых задачах для совместных движений кистей и стоп, прослежено четкое взаимодействие между их движениями [37], имеющее сходство с подобным взаимодействием при четвероногой локомоции [38]. Наши результаты подтверждают существование такой связи между дистальными отделами конечностей у здорового человека, а также предполагают упорядоченность организации внутриспинальных связей между двумя уровнями управления движениями: цервикальным и люмбо-сакральным.

Полученные результаты подтверждают идею о существовании нейронного связывания между руками и ногами у человека [11, 12] и могут иметь клиническое применение. Ритмические движения рук могут быть дополнительным фактором, повышающим эффективность реабилитации пациентов с парезами нижних конечностей. Глубокое знание механизмов межконечностных взаимодействий может иметь важное значение для применения в реабилитации ходьбы у пациентов с болезнью Паркинсона [4], с повреждениями спинного мозга [11], у пациентов, перенесших инсульт [39] и имеющих другие неврологические заболевания.

## ВЫВОДЫ

1. Получены дополнительные доказательства существования функционально значимого нейронного взаимодействия между нейронными сетями, управляющими движениями верхних и нижних конечностей, которое может быть активировано движениями рук, сочетанных с движениями ног.

2. Движения рук оказывают сильное облегчающее влияние на электрофизиологические и кинематические характеристики шагательной ритмики произвольных и вызванных вибрацией шагательных движений ног. Суммация подпороговой вибрации ног и движений рук способствует активации произвольной шагательной ритмики. Взаимодействие верхних конечностей с нижними в значительной степени зависит от природы (цен-

тральная или афферентная) активации циклических движений ног: вызванные движения нижних конечностей в большей степени были подвержены влиянию движений рук. Проприоцептивный приток от движущихся рук способствует, по-видимому, повышению уровня тонической готовности нейронных цепей спинного мозга, генерирующих шагательный ритм.

3. Пассивные и произвольные движения рук оказывают сходное влияние на характеристики двигательной активности ног. Это предполагает, что существенную роль в изменении мышечной активности и в кинематических характеристиках движений ног играют межсегментарные взаимодействия, активированные сочетанными движениями верхних и нижних конечностей.

4. Движения в отдельных суставах рук облегчают вызванную шагательную ритмику, при этом движения предплечий и кистей (в большей степени) влияют на паттерны движений дистальных сегментов ног. Подобные влияния предполагают упорядоченность организации внутриспинальных связей между цервикальным и люмбо-сакральными уровнями управления движениями.

Работа частично поддержана грантами РФФИ № 13-04-12076-офи-м, № 15-04-02825.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Selionov V.A., Ivanenko Y.P., Solopova I.A., Gurfinkel V.S. Tonic central and sensory stimuli facilitate involuntary air-stepping in humans // *J. Neurophysiol.* 2009. V. 101. № 6. P. 2847.
2. Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Machueva E. et al. Novel and direct access to the human locomotor spinal circuitry // *J. Neurosci.* 2010. V. 30. № 10. P. 3700.
3. Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Puhov A. et al. Initiation and modulation of locomotor circuitry output with multisite transcutaneous electrical stimulation of the spinal cord in noninjured humans // *J. Neurophysiol.* 2015. V. 113. № 3. P. 834.
4. Selionov V.A., Solopova I.A., Zhvansky D.S. et al. Lack of non-voluntary stepping responses in Parkinson's disease // *Neuroscience.* 2013. V. 235. P. 96.
5. Solopova I.A., Selionov V.A., Kazennikov O.V., Ivanenko Y.P. Effects of transcranial magnetic stimulation during voluntary and non-voluntary stepping movements in humans // *Neurosci. Lett.* 2014. V. 579. P. 64.
6. Hultborn H., Meunier S., Pierrot-Deseilligny E., Shindo M. Changes in presynaptic inhibition of Ia fibres at the onset of voluntary contraction in man // *J. Physiol.* 1987. V. 389. P. 757.
7. Khusnutdinova D., Natreba A., Kozlovskaya I. Mechanic stimulation of the soles support zones as a countermeasure of the contractile properties decline under microgravity conditions // *J. Gravit. Physiol.* 2004. V. 11. № 2. P. 141.
8. Томиловская Е.С., Мошонкина Т.Р., Городничев Р.М. и др. Механическая стимуляция опорных зон стоп: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека // *Физиология человека.* 2013. Т. 39. № 5. С. 34.
9. Balter J.E., Zehr E.P. Neural coupling between the arms and legs during rhythmic locomotor-like cycling movement // *J. Neurophysiol.* 2007. V. 97. № 2. P. 1809.
10. Patrick S.K., Noah J.A., Yang J.F. Interlimb coordination in human crawling reveals similarities in development and neural control with quadrupeds // *J. Neurophysiol.* 2009. V. 101. № 2. P. 603.
11. Dietz V. Quadrupedal coordination of bipedal gait: implications for movement disorders // *J. Neurol.* 2011. V. 258. № 8. P. 1406.
12. Zehr E.P., Duysens J. Regulation of arm and leg movement during human locomotion // *Neuroscientist.* 2004. V. 10. № 4. P. 347.
13. Zehr E.P., Chua R. Modulation of human cutaneous reflexes during rhythmic cyclical arm movement // *Exp. Brain Res.* 2000. V. 135. № 2. P. 241.
14. Zehr E.P., Kido A. Neural control of rhythmic, cyclical human arm movement: task dependency, nerve specificity and phase modulation of cutaneous reflexes // *J. Physiol.* 2001. V. 537. № Pt 3. P. 1033.
15. Zehr E.P., Haridas C. Modulation of cutaneous reflexes in arm muscles during walking: further evidence of similar control mechanisms for rhythmic human arm and leg movements // *Exp. Brain Res.* 2003. V. 149. № 2. P. 260.
16. Mezzarane R.A., Klimstra M., Lewis A. et al. Interlimb coupling from the arms to legs is differentially specified for populations of motor units comprising the compound H-reflex during 'reduced' human locomotion // *Exp. Brain Res.* 2011. V. 208. № 2. P. 157.
17. Massaad F., Levin O., Meyns P. et al. Arm sway holds sway: locomotor-like modulation of leg reflexes when arms swing in alternation // *Neuroscience.* 2014. V. 258. P. 34.
18. Huang H.J., Ferris D.P. Neural coupling between upper and lower limbs during recumbent stepping // *J. Appl. Physiol.* 2004. V. 97. № 4. P. 1299.
19. Kao P.-C., Ferris D.P. The effect of movement frequency on interlimb coupling during recumbent stepping // *Motor Control.* 2005. V. 9. № 2. P. 144.
20. Солопова И.А., Селионов В.А., Жванский Д.С., Гришин А.А. Взаимовлияние верхних и нижних конечностей при циклических движениях // *Физиология человека.* 2011. Т. 37. № 3. С. 55.
21. Stephenson J.L., De Serres S.J., Lamontagne A. The effect of arm movements on the lower limb during gait after a stroke // *Gait Posture.* 2010. V. 31. № 1. P. 109.
22. Danna-Dos-Santos A., Shapkova E.Y., Shapkova A.L. et al. Postural control during upper body locomotor-like movements: similar synergies based on dissimilar muscle modes // *Exp. Brain Res.* 2009. V. 193. № 4. P. 565.
23. Sylos-Labini F., Ivanenko Y.P., Maclellan M.J. et al. Locomotor-like leg movements evoked by rhythmic arm movements in humans // *PLoS One.* 2014. V. 9. № 3. P. e90775.
24. Dietz V. Do human bipeds use quadrupedal coordination? // *Trends Neurosci.* 2002. V. 25. № 9. P. 462.

25. *Bannatyne B.A., Edgley S.A., Hammar I. et al.* Networks of inhibitory and excitatory commissural interneurons mediating crossed reticulospinal actions // *Eur. J. Neurosci.* 2003. V. 18. № 8. P. 2273.
26. *Komiyama T., Zehr E.P., Stein R.B.* Absence of nerve specificity in human cutaneous reflexes during standing // *Exp. Brain Res.* 2000. V. 133. № 2. P. 267.
27. *Lamont E.V., Zehr E.P.* Task-specific modulation of cutaneous reflexes expressed at functionally relevant gait cycle phases during level and incline walking and stair climbing // *Exp. Brain Res.* 2006. V. 173. № 1. P. 185.
28. *Brooke J.D., Cheng J., Misiaszek J.E., Lafferty K.* Amplitude modulation of the soleus H reflex in the human during active and passive stepping movements // *J. Neurophysiol.* 1995. V. 73. № 1. P. 102.
29. *Kamibayashi K., Nakajima T., Fujita M. et al.* Effect of sensory inputs on the soleus H-reflex amplitude during robotic passive stepping in humans // *Exp. Brain Res.* 2010. V. 202. № 2. P. 385.
30. *Huang H.J., Ferris D.P.* Upper and lower limb muscle activation is bidirectionally and ipsilaterally coupled // *Med. Sci. Sports Exerc.* 2009. V. 41. № 9. P. 1778.
31. *Kawashima N., Nozaki D., Abe M.O., Nakazawa K.* Shaping appropriate locomotive motor output through interlimb neural pathway within spinal cord in humans // *J. Neurophysiol.* 2008. V. 99. № 6. P. 2946.
32. *De Kam D., Rijken H., Manintveld T.* Arm movements can increase leg muscle activity during submaximal recumbent stepping in neurologically intact individuals // *J. Appl. Physiol.* 2013. V. 115. № 1. P. 34.
33. *Collins S.H., Adamczyk P.G., Kuo A.D.* Dynamic arm swinging in human walking // *Proc. Biol. Sci.* 2009. V. 276. № 1673. P. 3679.
34. *Baldissera F., Cavallari P., Civaschi P.* Preferential coupling between voluntary movements of ipsilateral limbs // *Neurosci. Lett.* 1982. V. 34. № 1. P. 95.
35. *Nakagawa K., Muraoka T., Kanosue K.* Factors that determine directional constraint in ipsilateral hand-foot coordinated movements // *Physiol. Rep.* 2013. V. 1. № 5. P. e00108.
36. *Meesen R.L.J., Wenderoth N., Temprado J.J. et al.* The coalition of constraints during coordination of the ipsilateral and heterolateral limbs // *Exp. Brain Res.* 2006. V. 174. № 2. P. 367.
37. *Baldissera F.G., Cavallari P., Esposti R.* Synchrony of hand-foot coupled movements: is it attained by mutual feedback entrainment or by independent linkage of each limb to a common rhythm generator? // *BMC Neurosci.* 2006. V. 7. P. 70.
38. *MacIellan M.J., Ivanenko Y.P., Cappellini G. et al.* Features of hand-foot crawling behavior in human adults // *J. Neurophysiol.* 2012. V. 107. № 1. P. 114.
39. *Debaere F., Van Assche D., Kiekens C. et al.* Coordination of upper and lower limb segments: deficits on the ipsilesional side after unilateral stroke // *Exp. Brain Res.* 2001. V. 141. № 4. P. 519.

## The Activation of Interlimb Interactions Increase the Motor Output in Legs in Healthy Subjects under the Conditions of Arm and Leg Unloading

V. A. Selionov, I. A. Solopova, D. S. Zhvansky

*E-mail: selionov@iitp.ru*

We studied the effect of arm movements and movements of separate arm joints on the electrophysiological and kinematic characteristics of voluntary and vibration-triggered stepping-like leg movements under the conditions of horizontal support of upper and lower limbs. The horizontal support of arms provided a significantly increase in the rate of activation of locomotor automatism by non-invasive impact on tonic sensory inputs. The addition of active arm movements during involuntary rhythmic stepping-like leg movements led to an increase in EMG activity of hip muscles and was accompanied by an increase in the amplitude of hip and shin movements. Passive arm movements had the same effect on induced leg movements. The movement of the shoulder joints led to an increase in the activity of hip muscles and an increase in the amplitude of movements of the knee and hip joints. At the same time, the movement of forearms and wrists had similar facilitating effect on electrophysiological and kinematic characteristics of rhythmic stepping-like movements, but influenced the distal segments of legs to a greater extent. Under the conditions of sub-threshold vibration of leg muscles, voluntary arm movements led to the activation of involuntary rhythmic stepping movements. During voluntary leg movements, the addition of arm movements had a significantly smaller impact on the parameters of rhythmic stepping than during involuntary leg movements. Thus, the simultaneous movements of upper and lower limbs are an effective method of activation of neural networks connecting the rhythm generators of arms and legs. Under the conditions of arm and leg unloading, the interactions between the cervical and lumbosacral segments of the spinal cord seem to play the major role in the impact of arm movements on the patterns of leg movements. The described methods of activation of interlimb interactions can be used in the rehabilitation of post-stroke patients and patients with spinal cord injuries, Parkinson's disease and other neurological diseases.

*Keywords:* interlimb interactions, vibration, central pattern generator.