

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

УДК 612.821.6

**ИЗМЕНЕНИЕ КОРТИКОСПИНАЛЬНОЙ ВОЗБУДИМОСТИ
ПРИ ВИБРАЦИОННЫХ РЕАКЦИЯХ МЫШЦ КИСТИ ЧЕЛОВЕКА**

© 2008 г. В. Л. Талис, И. А. Солопова, О. В. Казенников

*Институт проблем передачи информации РАН, Москва,
e-mail lab9@iitp.ru*

Поступила в редакцию 17.12.2008 г.

Принята в печать 27.02.2008 г.

Методом транскраниальной магнитной стимуляции исследовали изменения кортикоспинальной возбудимости при вибрации мышц-сгибателей и разгибателей кисти здорового человека. Анализировали соотношение мышечных ответов на стимуляцию и уровень активности в этих мышцах при их напряжении в связи с вибрацией (тонический вибрационный рефлекс) и вследствие вибрации мышцы-антагониста в условиях изометрии (антагонистический вибрационный рефлекс), а также при произвольном напряжении. Обнаружено, что величина нормированного мышечного ответа в сгибателях кисти возрастала по сравнению с пороговым значением на 66% при прямой, на 75% при переключенной вибрационной реакции и на 18% при произвольном напряжении. Однако увеличение моторных ответов при вибрационных реакциях по сравнению с таковыми при произвольном напряжении не достигло уровня значимости в отличие от ответов в сгибателях предплечья. Полученные результаты обсуждаются с точки зрения различного участия моторной коры в вибрационных реакциях на дистальных и проксимальных мышцах.

Ключевые слова: моторная кора, тонический вибрационный рефлекс, вибрационный рефлекс на антагонисте, кинестетическая иллюзия, транскраниальная магнитная стимуляция.

**Corticospinal Excitability during Vibratory Reaction
of Forearm Muscles in Man**

V. L. Talis, I. A. Solopova, O. V. Kazennikov

*Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow,
e-mail lab9@iitp.ru*

We investigated the effects of forearm flexor/extensor muscles vibration on corticospinal excitability by means of transcranial magnetic stimulation (TMS) in healthy subjects. Motor evoked potentials (MEPs) and ongoing baseline activity of forearm flexor and extensor muscles were analyzed during muscle activity increase produced by vibration of these muscles (Tonic Vibratory Reflex) and by antagonist muscle vibration in isometrical condition (Antagonist Vibratory Response) and during voluntary contraction. The results showed that the normalized MEPs of forearm flexor increased by 66% during TVR, by 75% during AVR, and by 18% during voluntary contraction of this muscle as compared to threshold value. However, the increase in MEP response produced by vibratory reactions in wrist muscles did not significantly differ from that produced by the voluntary contraction of these muscles unlike the MEP response change during vibratory and voluntary activation of the forearm muscles in our previous article. Different involvement of the motor cortex in the control of vibratory reactions of the distal and proximal muscles is discussed.

Key words: motor cortex, tonic vibratory reflex, antagonist vibratory response, kinesthetic illusion, transcranial magnetic stimulation.

Как известно, механическая вибрация мышцы или ее сухожилия возбуждает мышечные афференты Ia [4, 16] и приводит к медленному нарастанию электромиографической активности (ЭМГ) в стимулируемой мышце – тони-

ческому вибрационному рефлексу (ТВР) [6]. Если же вибрируемая мышца находится в условиях изометрии и испытуемый не видит вибрируемую конечность, то развивается иллюзия движения, т.е. испытуемый ощущает,

что его фиксированная конечность произвольно двигается в сторону, соответствующую растяжению вибрируемой мышцы, а именно в направлении, противоположном движению под действием ТВР [12]. Этой кинестетической иллюзии в дальнейшем сопутствует напряжение антагониста вибрируемой мышцы: развивается переключенная вибрационная реакция или, как ее еще называют, антагонистический вибрационный рефлекс (АВР) [5, 18]. Медленное развитие АВР, прямая зависимость силы АВР от сопровождающих его кинестетических иллюзий позволили предположить, что возникновение АВР связано с сенсомоторным взаимодействием на уровне коры мозга [1, 5]. Показано увеличение моторного ответа (МО) в мышце на транскраниальную магнитную стимуляцию (ТМС) при вибрационной стимуляции мышц кисти и предплечья, вызывающей кинестетические иллюзии [11, 20]. В этих работах была использована короткая (1.5–3 с), низкоамплитудная (0.5 мм), подпороговая для вызова ТВР вибрация, поэтому механический ответ в мышце или в ее антагонисте не развивался. Исследование вибрационных иллюзий методом функционального ядерного магнитного резонанса (fMRI) показало активацию соматосенсорной и двигательной областей сенсомоторной коры [15], PET-сканирование при этом выявило также активацию вторичной соматосенсорной коры и височных областей мозга [17]. Вопрос о том, как изменяется активность моторной коры при развитии таких произвольных реакций, как АВР, или в результате феномена Конштамма (непроизвольного тонического напряжения мышцы после ее произвольной активации) по сравнению с изменением активности моторной коры при произвольном напряжении той же мышцы, был впервые поднят в работе [14]. Анализируя амплитуду МО в дельтовидной мышце и его зависимость от фоновой ЭМГ при мышечной вибрации, произвольном напряжении и под действием феномена Конштамма, авторы не нашли различий между МО во всех трех условиях и не смогли заключить, происходит ли генерация произвольных тонических реакций на уровне моторной коры или на подкорковом уровне. В нашей предыдущей работе [1] методом ТМС была исследована роль моторной коры при ТВР, АВР и произвольном напряжении двуглавой мышцы плеча. Оказалось, что средняя амплитуда ответа при АВР больше, чем при ТВР или при произвольной нагрузке. Однако оставалось неясным, сохранится ли

подобная закономерность для дистальных мышц руки. Исходя из предположения о том, что связь между уровнем фонового напряжения мышцы и амплитудой МО различна для проксимальных и дистальных мышц [10, 13], мы ожидали, что МО в мышцах кисти должны быть выше, чем в мышцах предплечья.

В настоящей работе анализировали ответы на ТМС в сгибателях и разгибателях кисти в четырех условиях: при ТВР мышцы-сгибателя/разгибателя кисти; при АВР мышцы-сгибателя/разгибателя кисти; при произвольном напряжении мышцы-сгибателя/разгибателя кисти и при расслабленном состоянии мышц лучезапястного сустава. В связи с тем, что различие между произвольной и вызванной вибрацией произвольной активацией мышцы может проявляться в различиях прироста МО на фоне одинакового прироста напряжения в этой мышце [2, 7], также был сделан анализ зависимости МО от фоновой ЭМГ для всех проб всех испытуемых в каждом из условий эксперимента.

МЕТОДИКА

До начала или за несколько дней до планируемого эксперимента потенциальных испытуемых проверяли на наличие у них вибрационных реакций. Всего вибрационному воздействию было подвергнуто 16 испытуемых и у 9 из них обнаружались вибрационные реакции, выражавшиеся в произвольном напряжении вибрируемой мышцы, а в случае фиксации конечности – возникновении вибрационных иллюзий, сопровождавшихся произвольным напряжением мышцы, антагонистической вибрируемой. Таким образом, для участия в эксперименте было отобрано 9 испытуемых (4 мужчин и 5 женщин) в возрасте 20–50 лет. Все они были правши и не имели каких-либо неврологических заболеваний. Исследование проводили 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 с закрытыми глазами в кресле в удобной позе, спина прямая (рис. 1). Обе руки располагались на подлокотниках, так что углы в локтевых суставах составляли около 100 град. Испытуемого просили расслабиться, не сопротивляться любым возникающим при вибрации движе-

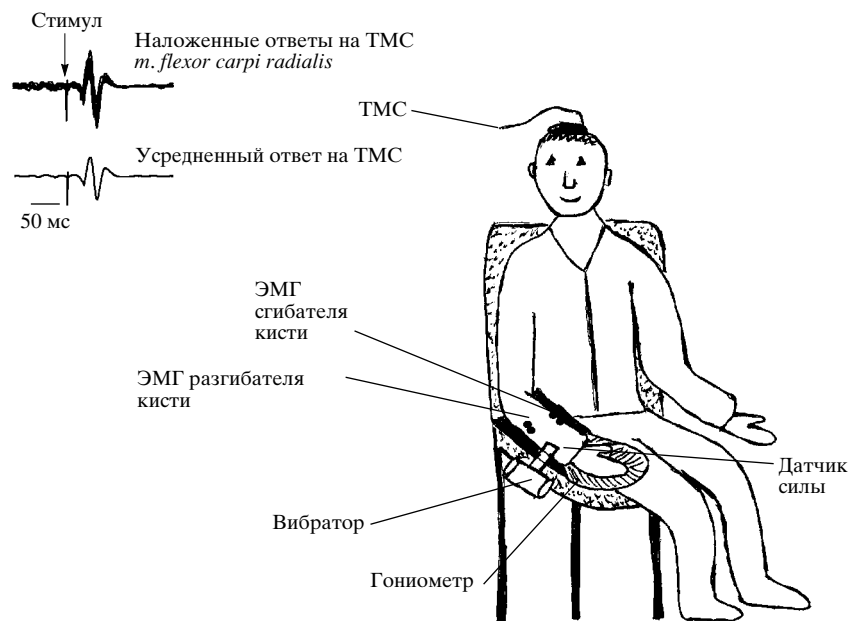


Рис. 1. Схема экспериментальной установки. Сверху слева – наложенные и усредненный ответы на транскраниальную магнитную стимуляцию сгибателя кисти испытуемого в условиях тонического вибрационного рефлекса. Стрелкой отмечен момент нанесения стимула.

Fig. 1. Experimental setup. The left upper part of figure – superimposed and averaged TMS responses in wrist flexor muscle of one subject in TVR condition. Arrow indicates the moment of TMS.

ниям и сообщать об ощущениях, вызванных вибрацией. Кисть испытуемого лежала в положении полупронации на специальном поворотном ложементе, ось которого совпадала с осью вращения лучезапястного сустава. Кроме того, регулируя высоту подлокотника и высоту сидения, добивались того, чтобы плечевая точка испытуемого находилась в удобном положении. Эксперимент включал в себя семь условий: 1) ТВР сгибателя – вибрация мышцы-сгибателя кисти правой руки (*m. flexor carpi radialis*, FCR) для вызова ТВР этой мышцы; 2) АВР сгибателя – вибрация мышцы-разгибателя кисти (*m. extensor carpi radialis*, ECR) в изометрии (предплечье и кисть жестко фиксировались до начала вибрации), которая вызывала напряжение в сгибателе кисти и, в отсутствие реального движения, сопровождалась иллюзорным сгибанием кисти; 3) ТВР разгибателя – вибрация разгибателя кисти для вызова ТВР этой мышцы; 4) АВР разгибателя – вибрация сгибателя кисти в изометрии, которая вызывала напряжение в разгибателе кисти и иллюзию разгибания кисти; 5, 6) произвольная нагрузка (НАГРУЗКА) – произвольное напряжение разгибателя или сгибателя в изометрии до уровня активности мышц при вибрацион-

ных реакциях; 7) (РАССЛ) – расслабленное состояние мышц.

Угол в кисти правой руки измеряли потенциометрическим датчиком, встроенным в ложемент, на котором лежала кисть испытуемого. ЭМГ мышц-сгибателей и разгибателей кисти правой руки регистрировали поверхностными электродами с помощью 4-канального усилителя “Medicor” (Венгрия).

Для вибростимуляции мышц использовали вибратор на основе электродвигателя постоянного тока ДМП-30-Н1-01 с эксцентриком на валу. Вибратор с щупом, жестко укрепленным на нем, удерживался экспериментатором вручную на дистальном конце мышцы. Щуп давил перпендикулярно на вибрируемую мышцу с комфортным для испытуемого усилием, находящимся в пределах 2–3 Н. Это давление измерялось посредством тензометрического датчика, укрепленного на конце щупа, и контролировалось экспериментатором по экрану монитора; кроме того, о начале вибрации также судили по изменению показателя датчика давления, встроенного в щуп. Использовали вибрацию с параметрами вызова ТВР – частотой 60 Гц и амплитудой 0.8 мм. Длительность сеанса вибрации составляла от 30 с до 1 мин в зависимости от реакции испытуемого. В сред-

нем осуществлялось три сеанса вибрации в каждом из условий ТВР или АВР.

Возникновение ТВР наблюдали по увеличению активности вибрируемой мышцы на экране монитора. В условии АВР для обеспечения изометрии кисть фиксировали к ложементу нерастяжимым креплением на ворсовке. После включения вибрации о начале иллюзорного движения кисти судили по словесному отчету испытуемого, а об активности мышцы-антагониста – по экрану монитора. Произвольную активность мышц кисти вызывали, предлагая испытуемому давить против фиксатора кисти, следя за тем, чтобы напряжение в мышце было близким к ее активности при ТВР и АВР у данного испытуемого.

Транскраниальную магнитную стимуляцию (ТМС) наносили с помощью магнитного стимулятора “Mags-1” фирмы “Schwarzer”, Германия (максимальная напряженность магнитного поля в импульсе – 2 Тл). Стимулятор генерировал одиночные импульсы длительностью 200 мкс. Использовали магнитную катушку в виде кольца (внутренний диаметр кольца 9 см, внешний 12.1 см). Точное место расположения катушки искали слева вблизи вертекса в области коркового представительства мышц-сгибателя и разгибателя кисти правой руки при слабом напряжении этой мышцы. МО мышц кисти в этом положении превышал уровень фоновой активности примерно в 3 раза при силе стимула 45–50% от максимальной. После нахождения места стимуляции на голове испытуемого и получения устойчивых и воспроизводимых мышечных ответов магнитную катушку крепили к резиновой шапке на голове испытуемого с помощью липкой ленты. Для контроля неизменности положения катушки на голове испытуемого в процессе эксперимента в начале и в конце эксперимента наносили по пять стимулов в условии РАССЛ и сравнивали средние величины ответов. В процессе эксперимента величина этих ответов не изменялась ($p = 0.1$), подтверждая неизменность местоположения катушки. Во время стимуляции все обследуемые не испытывали никаких болезненных или неприятных ощущений. Возникало лишь ощущение непроизвольного сокращения мышцы, сходное с таковым при стимуляции нерва.

Изменения ЭМГ-активности мышц-антагонистов при вибрации наблюдали на экране монитора. Когда ЭМГ-активность вибрируемой мышцы в условии ТВР или мышцы-антагониста в условии АВР достигала квазистационар-

ного уровня, производили ТМС моторной коры. Сокращение мышцы, вызванное ТМС, в целом не влияло на развитие ТВР, АВР и кинестетических иллюзий, хотя в некоторых случаях испытуемые сообщали о том, что скорость развития вибрационной реакции после стимула увеличивалась [19]. Как правило, за время развития вибрационной реакции наносили по три стимула с интервалом около 8 с. При нанесении стимулов старались придерживаться сходного уровня фоновой активности ЭМГ, поэтому при увеличении фоновой активности больше чем в 2 раза стимуляцию прекращали. Поскольку каждый стимул рассматривался как одна отдельная проба, за время развития ТВР или АВР удавалось записать по 3–4 пробы длительностью 3 с каждая. Магнитный стимул наносили через 0.5 с после начала пробы. Для каждого испытуемого было зарегистрировано около 10 проб в каждом из условий. В процессе эксперимента испытуемый получал в общей сложности около 70 стимулов.

Электромиографические и механографические сигналы оцифровывали с частотой 1000 и 20 Гц соответственно и вводили в компьютер для последующей обработки. Уровень фоновой активности мышцы до нанесения ТМС определяли как среднее значение выпрямленной и сглаженной ЭМГ за 50 мс до стимула. За величину мышечного ответа принимали разницу между максимальным и минимальным значением ЭМГ, вычисленную на интервале 10–100 мс после нанесения стимула. Для сравнения МО по всем испытуемым проводили нормализацию МО (нМО) к фоновому значению активности мышцы в каждой пробе для каждого испытуемого как для сгибателя, так и для разгибателя кисти. Применяли два вида анализа моторных ответов: 1) сравнение средних значений нМО во всех условиях эксперимента и 2) сравнение регрессионных прямых зависимостей МО от фоновой активности для мышц-сгибателей и разгибателей кисти [16], а также в различных условиях эксперимента. Достоверность результатов оценивали с помощью парного t -теста и статистического анализа ANOVA.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Развитие тонического и антагонистического вибрационных рефлексов при вибрации мышц-сгибателей и разгибателей кисти

Если предплечье находилось в свободном положении, то после включения вибрации сги-

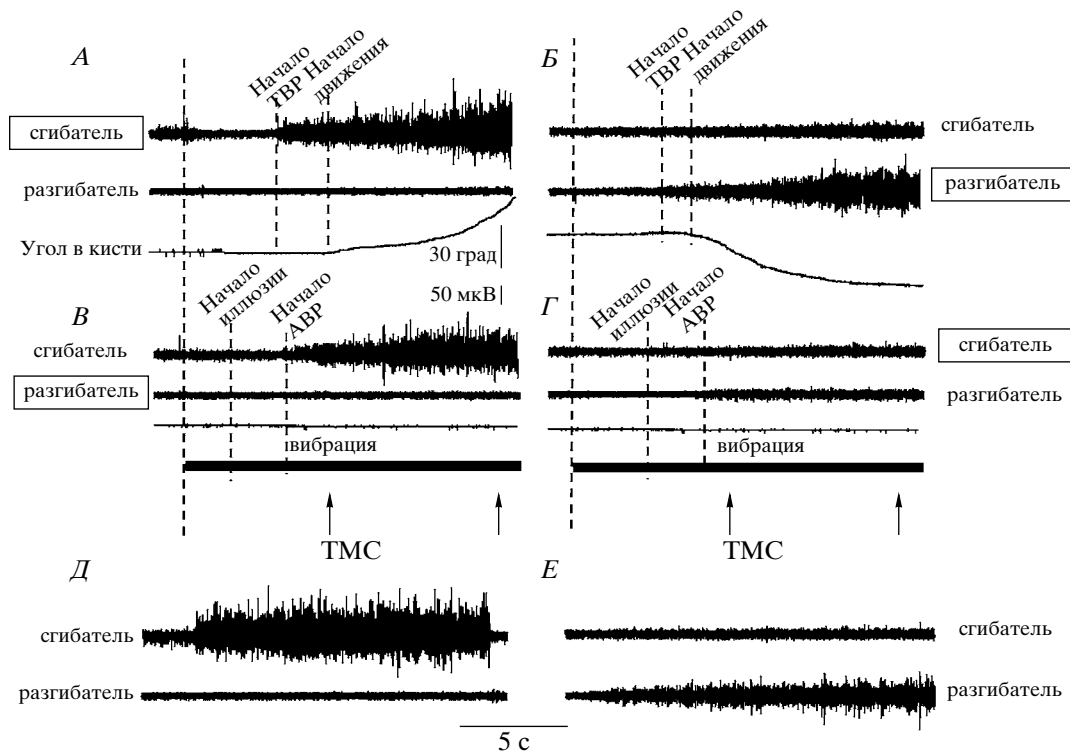


Рис. 2. Развитие тонического и антагонистического вибрационного рефлексов и произвольное усилие сгибателей/разгибателей кисти. Слева: характерный пример тонического вибрационного рефлекса, ТВР (А), антагонистического вибрационного рефлекса, АВР (В), и нагрузки (Д) сгибателя кисти у одного из испытуемых. Справа: ТВР (Б), АВР (Г) и нагрузка (Е) разгибателя кисти у одного из испытуемых. Стимулы наносили в процессе развития вибрационной реакции (показано стрелками). Вибрируемая мышца обведена рамкой.

Fig. 2. Tonic and antagonist vibratory reflex and voluntary activation of wrist flexors and extensors. Left: Typical examples of Tonic vibratory reflex, TVR (A), Antagonist vibratory response, AVR (B) and load (D) of wrist flexor of one subject. Right: TVR (B), AVR (Г) and load (E) of wrist extensor of the same subject. TMS-impulses were applied in the process of vibration reaction development (see arrows). Vibrating muscle is marked by frame.

бателя или разгибателя с задержкой порядка нескольких секунд начиналось постепенное увеличение миографической активности вибрируемой мышцы – ТВР, за которым следовало изменение положения кисти – сгибание в случае вибрации сгибателя (рис. 2, А) и разгибание – в случае вибрации разгибателя (рис. 2, Б). Если предплечье было зафиксировано, то вибрация мышцы в условиях изометрии вызывала у испытуемого ощущение движения кисти, причем направление этого иллюзорного движения было противоположно реальному движению при ТВР. Если вибрация не прекращалась, то иллюзия движения начинала сопровождаться постепенным увеличением активности мышцы-антагониста. Заметим, что увеличение активности мышцы при АВР возникало, как правило, позже, чем при ТВР (рис. 2, В и Г). В целом кинестетические иллюзии, как и двигательные реакции, развивались постепенно и

медленно спадали после того, как вибрация заканчивалась. Анализ средних значений ЭМГ при ТВР, АВР и произвольной нагрузке сгибателей и разгибателей кисти показал, что фоновое напряжение во всех трех условиях статистически не различалось (ANOVA, $p > 0.05$) и было достоверно выше, чем в условии РАССЛ ($p < 0.05$) для обеих мышц (рис. 3). Следует отметить, что при вибрации сгибателя в условиях изометрии (АВР разгибателя) напряжение и в сгибателе было выше такового в условии РАССЛ (ANOVA, с последующим *post-hoc* Tukey test, $p < 0.01$, рис. 2, Г, рис. 3, Б). Другими словами, вибрация сгибателей в условиях изометрии не только вызывала вибрационный эффект на антагонисте, но и напряжение в самой мышце воздействия. При вибрации разгибателя в условиях изометрии такого эффекта не наблюдалось – напряжение в ней не отличалось от такового в условии РАССЛ и в осталь-

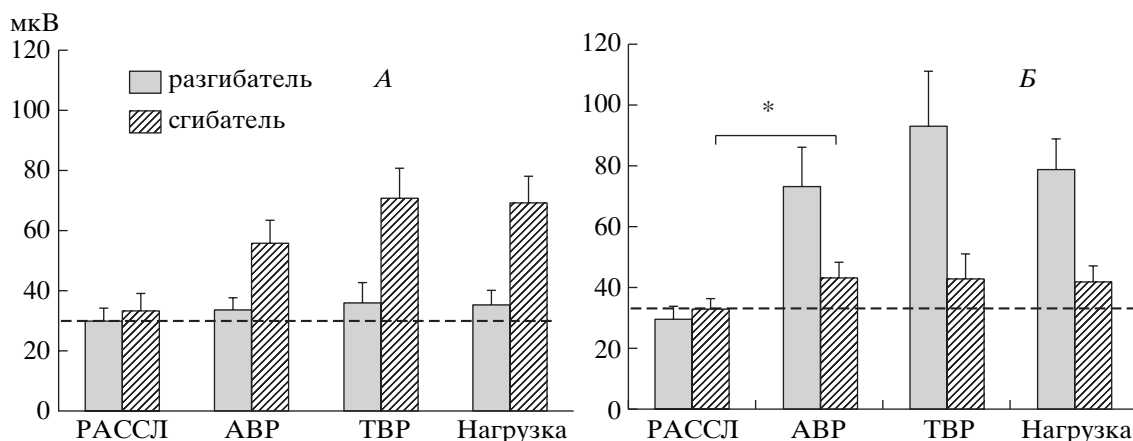


Рис. 3. Фоновая миографическая активность мышц-сгибателей и разгибателей кисти при расслабленном состоянии кисти (РАССЛ). А – АВР, ТВР и нагрузка сгибателя кисти; Б – АВР, ТВР и нагрузка разгибателя кисти, усреднение по всем испытуемым. * – значимые различия с уровнем $p < 0.05$.

Fig. 3. Background EMG-activity of wrist flexor and extensor in relaxed, AVR, TVR and load conditions during the flexor vibratory reaction (A) and extensor vibratory reaction (B) averaged across all subjects. Asterisk indicates the significant difference $p < 0.05$.

ных двух условиях (ANOVA, $p = 0.56$, рис. 2, B, рис. 3, A).

Ответ на ТМС в мышцах сгибателей/разгибателей кисти в условиях расслабленного состояния мышцы, ТВР, АВР и при произвольной нагрузке

ТМС вызывала двухфазный МО как в сгибателях, так и в разгибателях кисти с латентным периодом 16–18 мс. В некоторых случаях после МО наблюдалось короткое торможение ЭМГ активности мышцы, которое заканчивалось через 150–190 мс от момента нанесения ТМС.

МО как в сгибателях, так и в разгибателях кисти в условиях ТВР, АВР и при произвольной нагрузке были больше, чем в условии РАССЛ (ANOVA, $p < 0.01$). Это можно объяснить разным напряжением мышц при нагрузке и в условиях РАССЛ. Величина нормированного МО в сгибателях кисти возрастала по сравнению с пороговым значением на 66% при прямой, на 75% при переключенной вибрационной реакции и на 18% при произвольном напряжении. Статистический анализ показал, что МО сгибателей кисти во всех трех условиях не различались как по абсолютной, так и по нормированной величине (ANOVA, $p = 0.62$, рис. 4, А). МО разгибателей кисти в условиях ТВР, АВР и произвольной нагрузки различались (ANOVA, $p < 0.001$), так что МО при ТВР был значимо больше, чем при АВР (*post-hoc*

Tukey test, $p < 0.001$) и при произвольной нагрузке (*post-hoc* Tukey test, $p < 0.024$) (рис. 4, Б).

Анализ зависимости МО от среднего уровня фоновой ЭМГ показал, что наклон регрессионной прямой ($y = k \cdot x + b$) при расслабленном состоянии мышцы для сгибателей ($k = 62.6$) (рис. 5, А) был значимо выше, чем для разгибателей кисти ($k = 20.3$, $p < 0.01$) (рис. 5, В). Такое же соотношение наблюдалось и при произвольном напряжении: $k = 42.0$ и $k = 8.0$ для сгибателей и разгибателей кисти соответственно ($p < 0.01$) (рис. 5, Б, Г), а также при АВР: $k = 61.3$ и $k = 20.5$ для сгибателей и разгибателей кисти соответственно ($p < 0.001$). В условии ТВР наклоны регрессионных прямых для сгибателей и разгибателей кисти не различались ($p = 0.2$). Ни для сгибателя, ни для разгибателя достоверных различий наклона регрессионных кривых между условиями АВР, ТВР, “произвольная нагрузка” или РАССЛ не наблюдалось (ср., например, для сгибателей рис 6, А; 5, Б).

Дополнительный анализ данных, опубликованных ранее [1], выявил, что для сгибателей предплечья (рис. 6, Б) переключенные вибрационные реакции характеризовались большим наклоном регрессионной кривой, чем при прямой вибрационной реакции, причем разница эта достигла уровня значимости ($p < 0.005$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящем исследовании было обнаружено, что величина МО на ТМС в сгибателях ки-

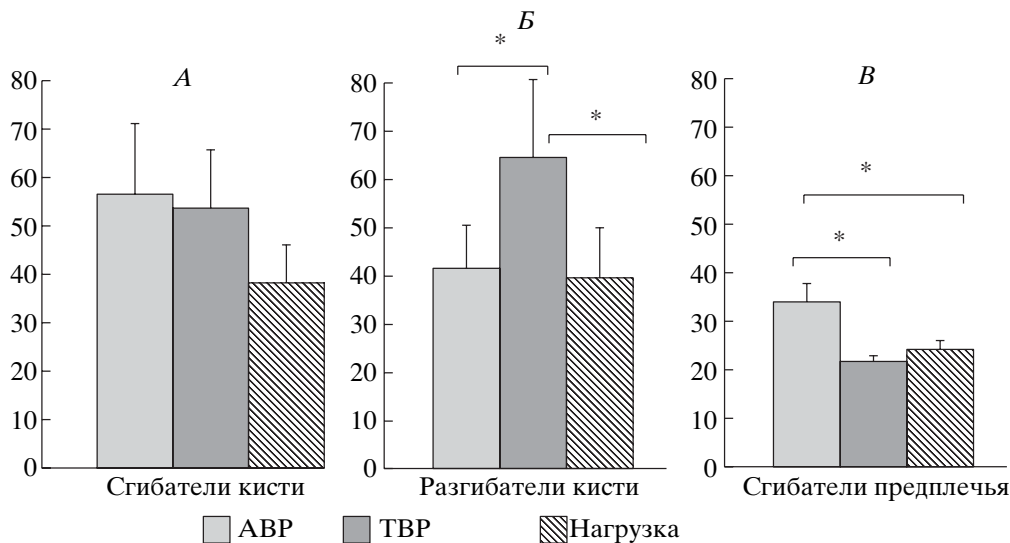


Рис. 4. Нормированные на фоновую миографическую активность ответы на ТМС в мышце-сгибателе (А) и разгибателе (Б) кисти, а также в мышце-сгибателе предплечья (В) в условиях АВР, ТВР и при произвольном напряжении (НАГРУЗКА). На А и Б ответы усреднены по 9 испытуемым, на В – по 12 испытуемым [6]. * – значимые различия с уровнем $p < 0.05$. По оси ординат – условные безразмерные единицы.

Fig. 4. MO (in arbitrary units), normalized to the background EMG-activity in wrist flexor (A) and extensor (B) averaged across 9 subjects and in elbow flexor (B) in AVR, TVR and load conditions averaged across 12 subjects [6]. Asterisk indicates the significant difference $p < 0.05$.

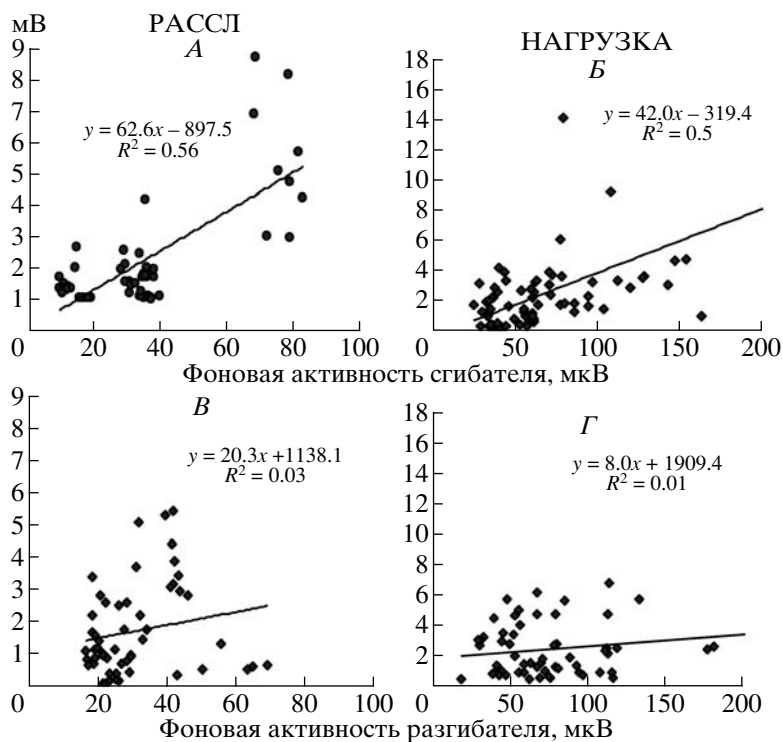


Рис. 5. Зависимость величины ответов на ТМС (по вертикали) от фоновой активности (по горизонтали) мышцы-сгибателе (А и Б) и разгибателе (В и Г) кисти для всех испытуемых при расслабленном состоянии кисти (РАССЛ) и нагрузке. Для каждого графика указаны уравнения регрессии $y = k*x + b$ и квадрат коэффициента корреляции R^2 .

Fig. 5. Relation between MO and background EMG-activity of wrist flexor (A and B) and wrist extensor (B and Г) for all subjects in relaxed and load conditions. Regression equation $y = k*x + b$ and correlation coefficient (squared) R^2 are presented for each fragment.

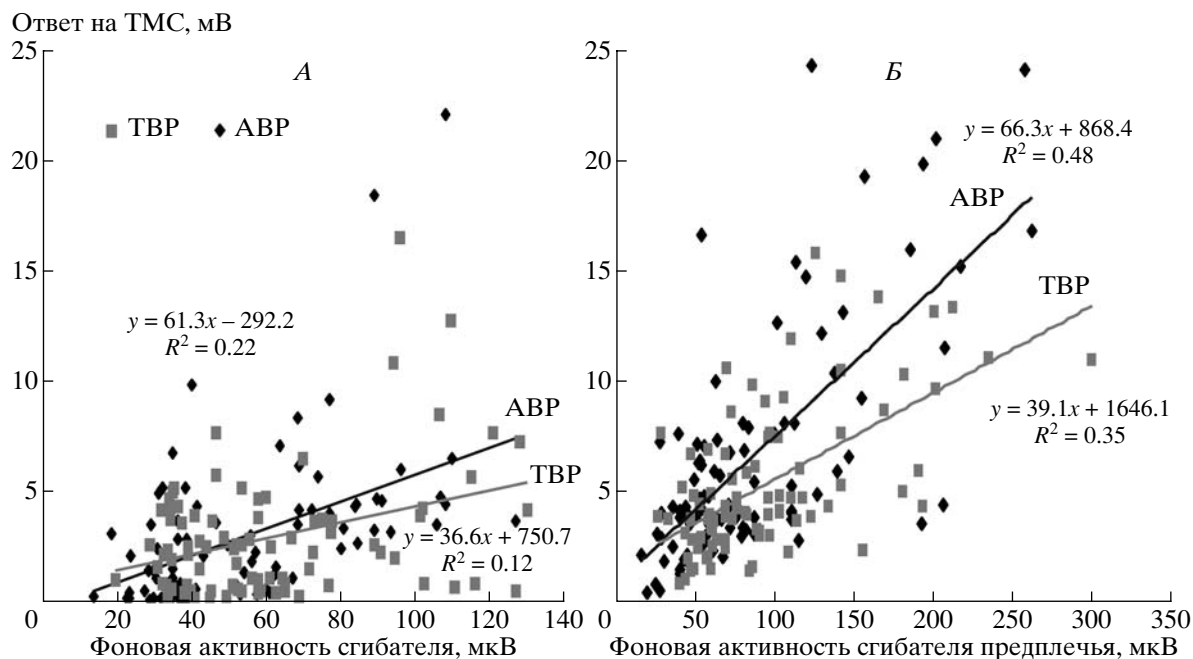


Рис. 6. Зависимость величины ответов на ТМС (по вертикали) от фоновой активности (по горизонтали) мышцы-сгибателя кисти (А) и сгибателя предплечья (Б) [6] при ТВР и АВР для всех испытуемых. Для каждого графика указаны уравнения регрессии $y = k \cdot x + b$ и квадрат коэффициента корреляции R^2 .

Fig. 6. Relation between MO and are background EMG-activity of wrist (A) and elbow flexor (B) [6] averaged across all subjects in TVR and AVR conditions. Regression equation $y = k \cdot x + b$ and correlation coefficient (squared) R^2 are presented for each fragment.

сти была одинаковой как при вибрационных реакциях, так и при произвольном напряжении. Кроме того, для сгибателей кисти не обнаружилось ранее выявленного [1] для сгибателей предплечья повышения МО при переключенных вибрационных реакциях по сравнению с таковыми при прямых вибрационных реакциях и произвольным напряжением той же мышцы. Однако величина МО в сгибателях кисти была выше, чем исследованный ранее МО в сгибателях предплечья.

С чем могут быть связаны полученные различия МО при вибрационных реакциях на сгибателях кисти и предплечья? Известно, что поздние вибрационные реакции могут идти с вовлечением разных центральных механизмов в зависимости от стимулируемой мышцы. На это, например, косвенно указывают данные о том, что вибрация мышц шеи и Ахиллова сухожилия вызывает одинаковые поздние реакции на твердом полу, но различные – на неустойчивой опоре [8]. С другой стороны, хорошо известно, что корковые влияния на дистальные мышцы больше, чем на проксимальные, и соответственно можно предположить, что уровень фоновой активности дистальных

мышц полностью определяется корой, а для проксимальных мышц фоновая активность может быть связана в большей степени с подкорковым компонентом управления движением [10, 13]. Возможно, вибрация дистальных и проксимальных мышц может активировать разные центральные механизмы. В пользу такого предположения говорит результат дополнительного анализа ранее опубликованных данных [1], который выявил, что на сгибателях предплечья переключенные вибрационные реакции характеризовались большей скоростью возрастания МО при возрастании фона, чем при прямой вибрационной реакции (рис. 6, Б). Напротив, для сгибателей кисти разница в скорости возрастания МО при возрастании фоновой активности мышцы между прямой и переключенной вибрационными реакциями не достигла уровня значимости (рис. 6, А). Если предположить, что оба вида вибрационных реакций на дистальных мышцах используют в основном транскортикальный путь, то на проксимальных мышцах прямые и переключенные вибрационные реакции в разной степени обусловлены субкортикальными и транскортикальными механизмами. Это может быть причиной того, что для сгибателей кисти

не обнаружилось ранее выявленного для сгибателей предплечья повышения МО при переключенных вибрационных реакциях по сравнению с таковыми при прямых вибрационных реакциях и при произвольном напряжении той же мышцы.

Заметим также, что размер дистальных мышц руки человека меньше, чем проксимальных, и можно полагать, что большинство двигательных единиц дистальных мышц активизируются вскоре после начала вибрации. Действительно, величина нормированных моторных ответов в сгибателях кисти (рис. 4, А) была выше таковых в сгибателях предплечья (рис. 4, В) и, вероятно, приближалась к максимально возможному уровню для этой мышцы. В этой ситуации дополнительная стимуляция моторной коры вызывала примерно одинаковый ответ, независимо от того, развивалась ли прямая или переключенная реакция на сгибателях кисти (рис. 6, А). В пользу этого предположения свидетельствует и тот факт, что МО сгибателя кисти был одинаковым при произвольном напряжении и при вибрационных реакциях (рис. 4, А), а корреляция МО и фоновой активности была низкая (например, $R^2 = 0.22$ для АВР, рис. 6, А). Для сгибателя предплечья этот коэффициент корреляции был выше ($R^2 = 0.48$, рис. 6, Б – АВР), а в исследовании [14], проведенном на еще более проксимальной – дельтовидной мышце, – корреляция была еще выше ($R^2 = 0.7$).

Вторым результатом, показанным в настоящем исследовании, является то, что ответ на ТМС при ТВР на разгибателях кисти был значительно выше, чем при АВР на этой мышце или при произвольном усилии. Возможно, это было обусловлено тем, что в случае вибрационных реакций и произвольного напряжения в разгибателях кисти мы не смогли избежать напряжения в антагонисте (рис. 3, Б, см. также [9]). Кроме того, различие в эффектах на сгибателях и разгибателях кисти могло быть также связано с большим влиянием моторной коры на сгибательную мускулатуру млекопитающих [3], а также с особенностями конфигурации и функций кисти человека. Об этом также свидетельствует обнаруженная разница соотношений МО/фон между сгибателями и разгибателями кисти как при произвольном напряжении, так и в расслабленном состоянии этих мышц (рис. 5).

Кортикоспинальная возбудимость при прямых и переключенных вибрационных реакциях сгибателей кисти была такой же, как и при

произвольном напряжении этой мышцы. Поскольку произвольное напряжение дистальных мышц связано с активацией моторной коры, можно предположить, что и вибрационные реакции сгибателей кисти развиваются также с вовлечением моторной коры. В то же время переключенная вибрационная реакция проксимальных мышц характеризуется большим вовлечением моторной коры, чем прямая вибрационная реакция и произвольное напряжение этих мышц.

Следует сказать здесь, что с ранних работ [4, 6, 18] по исследованию вибрационных реакций отмечалась тоническая природа их происхождения. В то же время контроль активности дистальных мышц носит в основном фазический характер. Можно предположить, что такое различие управлением дистальной и проксимальной мускулатурой связано с различием роли моторной коры в формировании кинестетических иллюзий, вызванных вибрацией, а прямой контроль по пирамидному тракту дистальной мускулатуры человека не претерпевает существенных изменений при дополнительной вибрационной стимуляции афферентов Ia этих мышц.

ВЫВОДЫ

1. Обнаружено, что величина нормированного моторного ответа сгибателей кисти возрастала по сравнению с пороговым значением на 66% при прямой, на 75% при переключенной вибрационной реакции и на 18% при произвольном напряжении. Однако увеличение моторных ответов при вибрационных реакциях по сравнению с таковыми при произвольном напряжении не достигли уровня значимости в отличие от таковых на сгибателях предплечья.

2. Для разгибателей кисти моторный ответ при тоническом вибрационном рефлексе был выше, чем ответ при антагонистическом вибрационном рефлексе и произвольном усилии. Обнаруженные различия в изменениях моторного ответа в сгибателях и разгибателях кисти, как при вибрационных реакциях, так и при произвольном изометрическом напряжении и в расслабленном состоянии мышц, были, вероятно, связаны с большим влиянием моторной коры на сгибатели.

3. Кортикоспинальная возбудимость при прямых и переключенных вибрационных реакциях сгибателей кисти была такой же, как и при произвольном напряжении этой мышцы.

Поскольку произвольное напряжение дистальных мышц связано с активацией моторной коры, можно предположить, что и вибрационные реакции сгибателей кисти развиваются также с вовлечением моторной коры. В то же время переключенная вибрационная реакция более проксимальных мышц характеризуется большим вовлечением моторной коры, чем прямая вибрационная реакция и произвольное напряжение этих мышц.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 06-04-48891, 08-04-01200).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Талис В.Л., Солопова И.А., Казенников О.В.* Кортикоспинальная возбудимость при прямых и переключенных реакциях на стимуляцию мышечных афферентов у человека: исследование методом транскраниальной магнитной стимуляции. Сенсорные системы. 2005. 19(3): 255–263.
2. *Ashe J.* Force and the motor cortex. *Behav. Brain Res.* 1997. 87: 255–269.
3. *Brookhart J.M.* A study of cortico-spinal activation of motor neurons. *Res. Publ. Ass. New. Ment. Dis.* 1952. 30: 157–173.
4. *Burke D., Hagbarth K.E., Lofstedt L., Wallin B.G.* The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. *J. Physiol.* 1976. 261: 695–711.
5. *Calvin-Figuiera S., Romaguere P., Gilhodes J.C., Roll J.P.* Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Exp. Brain Res.* 1999. 124(3): 342–350.
6. *Eklund G., Hagbarth K.E.* Normal variability of tonic vibration reflexes in man. *Exptl Neurol.* 1966. 16: 80–92.
7. *Hasegawa Y., Kasai T., Tsuji T., Yahagi S.* Further insight into the task-dependent excitability of motor evoked potentials in first dorsal interosseous muscle in humans. *Exp. Brain Res.* 2001. 140(4): 387–396.
8. *Ivanenko Y.P., Talis V.L., Kazennikov O.V.* Support stability influences postural responses to muscle vibration in humans. *Eur. J. Neurosci.* 1999. 11(2): 647–654.
9. *Izumi S.-I., Koyama Y., Furukawa T., Ishida A.* Effect of antagonistic voluntary contraction on motor responses in the forearm. *Clin. Neurophysiol.* 2000. 111: 1008–1014.
10. *Kischka U., Fajfer R., Fellenberg T., Hess C.W.* Facilitation of motor evoked potentials from magnetic brain stimulation in man: a comparative study of different target muscles. *J. Clin. Neurophysiol.* 1993.10(4): 505–512.
11. *Kossev A., Siggelkow S., Schubert M., Wohlfarth K., Dengler R.* Muscle vibration: different effects on transcranial magnetic and electrical stimulation. *Muscle Nerve.* 1999. 22(7): 946–948.
12. *Lackner J.R., Levin M.S.* Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles: vibratory myesthetic illusions. *Aviat. Space Env. Med.* 1979. 50: 346–354.
13. *Lemon R.N., Johansson R.S., Westling G.* Corticospinal control during reach, grasp and precision lift in man. *J. Neurosci.* 1995. 15: 6145–6156.
14. *Mathis J., Gurfinkel V.S., Struppler A.* Facilitation of motor evoked potentials by postcontraction response (Kohnstamm phenomenon). *EEG Clin. Neurophysiol.* 1996. 101: 289–297.
15. *Naito E., Ehrsson H.H., Geyer S., Zilles K., Roland P.E.* Illusory arm movements activate cortical motor areas: a positron emission tomography study. *J. Neurosci.* 1999. 19: 6134–6144.
16. *Neter J., Kutner M.H., Nachtsheim C.J., Wasserman W.* *Applied Linear Statistical Models* (4th ed.). Chicago IL: Richard D. Irwing. 1996. 496 p.
17. *Radovanovic S., Korotkov A., Ljubisavljevic M., Lyskov E., Thunberg J., Kataeva G., Danko S., Roudas M., Pakhomov S., Medvedev S., Johansson H.* Comparison of brain activity during different types of proprioceptive inputs: a positron emission tomography study. *Exp. Brain Res.* 2002. 143: 276–285.
18. *Roll J.P., Vedel J.P.* Kinesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp. Brain Res.* 1982. 47: 177–190.
19. *Romaguère P., Calvin S., Roll J.P.* Transcranial magnetic stimulation of the sensorimotor cortex alters kinesthesia. *Neuroreport.* 2005. 16(7): 693–697.
20. *Steyvers M., Levin O., Verschueren S.M., Swinnen S.P.* Frequency-dependent effects of muscle tendon vibration on corticospinal excitability: a TMS study. *Exp. Brain Res.* 2003. 151: 9–15.