

УДК 531/534: [57+61]

ОРГАНИЗАЦИЯ ПРЯМОГО ДВИГАТЕЛЬНОГО УПРАВЛЕНИЯ ПРИ НАКЛОНАХ КОРПУСА ЧЕЛОВЕКА

А.В. Александров, А.А. Фролов

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук, Россия, 117485, Москва, ул. Бултерова, 5а, e-mail: alexeiaalexandrov@inbox.ru

Аннотация. Исследуется организация двигательного управления при наклонах корпуса человека. Используется двухсуставная биомеханическая модель тела. Анализ проводится в терминах движения вдоль собственных векторов динамического уравнения («собственных», или «естественных», синергий). По доминирующему суставу в каждой из естественных синергий они названы *H*- и *A*-синергиями (*H* – *Hip*, тазобедренный, *A* – *Ankle*, голеностопный). Обсуждаются две точки зрения на организацию двигательного управления в живых системах: 1) теория равновесной точки, подразумевающая «статическое» управление, т.е. управление равновесным положением биомеханической системы; 2) теория внутренних нейронных моделей, подразумевающая «динамическое» управление, т.е. непосредственный контроль силами мышц, которые рассчитываются с учетом геометрических и инерционных характеристик системы путем решения обратной задачи динамики. Результаты исследования показывают, что при выполнении наклона корпуса в сагиттальной плоскости у человека наблюдаются оба типа организации двигательного управления. При этом управление по *H*-синергии организовано по первому типу, а управление по *A*-синергии – по второму.

Ключевые слова: биомеханическая модель тела человека, синергия, наклон корпуса, двигательное управление.

ВВЕДЕНИЕ

В литературе, посвященной теории двигательного управления в живых системах, обсуждаются две точки зрения на его организацию: 1) теория равновесной точки (РТ), подразумевающая управление равновесным положением биомеханической системы, и 2) теория внутренних нейронных моделей (ВНМ), подразумевающая непосредственный контроль силами мышц.

В соответствии с теорией РТ [9], мышечные усилия, обеспечивающие выполнение движения, определяются двумя факторами: во-первых, изменением желаемой контролируемой центрально-равновесной конфигурацией тела (“*reference frame*”, [9]) и, во-вторых, механизмом автоматической («пассивной») генерации мышечных сил по обратной связи (ОС) в ответ на отклонение текущей (реально наблюдаемой) его конфигурации от желаемой равновесной. Таким образом, под прямым управлением (ПУ) в данной теории подразумевается управление изменением равновесной конфигурации тела и параметрами петли ОС, но не непосредственный контроль мышечных усилий или непосредственный контроль наблюдаемой

кинематики. При этом петля ОС характеризуется достаточно большими коэффициентами усиления, чтобы обеспечить успешное (устойчивое) выполнение двигательной задачи.

В теории двигательного управления на основе ВНМ [16, 23], в отличие от теории РТ, механизм ОС существенной роли в управлении движением не играет. Предполагается, что в ВНМ «выучены» геометрические и инерционные характеристики тела. Нервная система «заранее» программирует желаемую кинематику движения и, с учетом ВНМ, рассчитывает необходимые для ее реализации мышечные силы путем решения обратной задачи динамики. Рассчитанные «запрограммированные» силы непосредственно генерируются исполнительным нейромышечным аппаратом для выполнения желаемого движения. Иными словами, если в теории РТ центральное ПУ связывается с управлением равновесным положением системы («статикой»), а силы генерируются автоматически по петле ОС, то в теории ВНМ под непосредственным ПУ находятся действующие в системе силы («динамика»), а значение механизмов ОС невелико. Считается, что некоторая коррекция мышечных сил по ОС происходит только при наличии неожиданных возмущений, приводящих к отличию наблюдаемой кинематики от желаемой. При этом коэффициенты усиления в петле ОС недостаточны, чтобы без прямого управления силами обеспечить близкое совпадение желаемой и наблюдаемой кинематики [13].

Справедливость одной из этих теорий двигательного управления при интерпретации экспериментальных данных определяется путем оценки коэффициентов усиления в петле ОС. Если они достаточно велики для успешного выполнения движения при относительно простой форме сигнала ПУ [14] без непосредственного управления силами мышц, то разумно предположить, что ПУ происходит «статически» согласно теории РТ, в противоположном случае – «динамически» согласно теории ВНМ.

Стандартной процедурой для определения параметров сигнала ПУ и петли ОС является неожиданное возмущение выполняемого целенаправленного движения [3, 7, 11]. Использование данной процедуры позволяет экспериментатору разделить эффекты команд ПУ и управления по ОС при организации моторного контроля. Так, характерное время коррекции сигнала ПУ со стороны центральной нервной системы (ЦНС) в ответ на возмущение велико (порядка 5–10 с в случае прямого стояния человека [15]) по сравнению со временем автоматической коррекции по ОС (1–2 с). Поэтому коррекция мышечных усилий в *начальной* фазе ответа на возмущение происходит по ОС, а сигнал ПУ остается в этой фазе таким же, как и при «невозмущенном» выполнении наклона корпуса. Полагая, как принято в большинстве работ [2, 6–8, 11, 19–21], что управление по ОС является линейным, сравнение возмущенного и невозмущенного движений в их начальной фазе позволяет исключить из динамического уравнения член, определяющий априори неизвестный временной ход сигнала ПУ. После такого исключения появляется возможность рассчитать параметры петли ОС, а, зная эти параметры и полагая в первом приближении, что они неизменны на протяжении всего двигательного акта, можно оценить и временной ход изменения сигнала ПУ и таким образом получить полное описание двигательного управления на биомеханическом уровне.

В предыдущей работе авторов [3] параметры петли ОС оценивались при выполнении наклона корпуса в сагиттальной плоскости у человека. Возмущение производилось путем неожиданного сдвига опорной платформы назад приблизительно на 8 см за 300 мс. В этой работе рассматривались три модели петли ОС. В первой модели (ОС1), как и в работах [2, 6–8, 11, 19, 20], петля ОС моделировалась в виде линейной вязкоэластичной пружины с временной задержкой. Коэффициент, определяющий изменение мышечных усилий в ответ на отклонение конфигурации тела

от желаемой, называется жесткостью, а в ответ на отклонение скорости от желаемой – вязкостью. Во второй модели (ОС2), как и в работе [21], в петлю ОС дополнительно включался член, определяющий зависимость мышечных сил от отклонения ускорения от желаемого. В третьей модели (ОС3), как и в работе [21], предполагалось, что линейной пружинной модели удовлетворяют не сами мышечные силы, а активность мышц, оцениваемая по электромиограмме (ЭМГ). При этом преобразование активности мышц в силы определялось инерционным звеном первого порядка с постоянной времени 40 мс.

Параметры каждой из трех моделей петли ОС оценивались в [3] двумя различными методами, широко используемыми во многих исследованиях: с помощью решения либо прямой, либо обратной задачи динамики. При решении *обратной* задачи рассчитываются моменты мышечных сил по наблюдаемой кинематике и проводится линейный регрессионный анализ зависимости моментов сил от суставных углов, их скоростей и ускорений [1–3, 5–7, 11]. Полученные регрессионные коэффициенты и рассматриваются как искомые параметры петли ОС. При решении *прямой* задачи рассчитывается кинематика по заданным моментам сил. При этом силы задаются с помощью некоторой модели петли ОС, полученная кинематика сравнивается с наблюдаемой, и параметры петли ОС оптимизируются так, чтобы расчетная кинематика минимально отличалась от наблюдаемой [8, 17, 19, 21]. В этом случае в качестве искомого параметра петли ОС используются полученные оптимальные параметры.

В работе [3] было показано, что оба метода дают близкие значения параметров петли ОС, а дополнительный учет зависимости мышечных сил от ускорения и учет инерционного звена первого порядка для преобразования мышечной ЭМГ активности в мышечные силы практически не влияют на точность аппроксимации экспериментальных данных. Однако влияние вида рассматриваемых моделей ОС на оценку временного хода сигнала ПУ (хода изменения равновесной конфигурации тела) ранее не исследовалось. В настоящей работе данные, полученные в [3], используются для оценки этого временного хода.

С биомеханической точки зрения, управление движением и позой стоящего человека является достаточно сложной задачей. Последнее связано с тем, что тело человека представляет собой многозвенную биомеханическую цепь, так что движение в любом отдельно взятом суставе приводит к необходимости вырабатывать корректирующие силовые моменты во всех суставах. Сложность управления усугубляется тем, что наиболее массивный сегмент (корпус) расположен высоко над площадью опоры, размеры которой малы (ограничены длиной стоп). В предыдущих работах авторов [1, 4] было показано, что управление позой и движением у стоящего человека значительно упростилось бы, если в качестве независимых единиц двигательного управления ЦНС использовать движения вдоль собственных векторов динамического уравнения («естественные синергии»). В дальнейших работах [2, 3, 5, 6] было экспериментально подтверждено, что ЦНС действительно использует такую возможность и естественные синергии управляются независимо как напрямую, так и по обратной связи. При использовании трехсуставной модели тела (голеностопный, коленный и тазобедренный суставы) существуют три такие синергии. По доминирующему суставу их можно назвать *A*- (*Ankle* – голеностопный сустав), *H*- (*Hip* – тазобедренный сустав) и *K*- (*Knee* – коленный сустав) синергиями. Было показано, что поведенческие функции *H*- и *A*-синергий существенно различаются. Непосредственно наклон обеспечивается *H*-синергией, в то время как *A*-синергия является вспомогательной и служит для компенсации смещения центра тяжести *CG* (*CG* – *Centre of Gravity*), вызываемого этим наклоном. Именно это функциональное различие, по-видимому, обуславливает наблюдаемые изменения параметров петли ОС

в случае выполнения целенаправленного наклона корпуса по сравнению со спокойным стоянием: в *H*-синергии усиление в петле ОС возрастает, а в *A*-синергии снижается. В частности, жесткость в *H*-синергии при выполнении наклона увеличивается приблизительно в полтора раза по сравнению с вертикальным стоянием. Увеличение жесткости в петле ОС типично при выполнении целенаправленных движений [11, 13, 14], поскольку именно такие движения непосредственно обеспечивают выполнение поведенческой задачи и поэтому должны контролироваться ЦНС «более жестко». В отличие от *H*-синергии жесткость в *A*-синергии уменьшается до значения, нейтрализующего гравитационные силы, так что любая конечная конфигурация тела в *A*-синергии является нейтрально устойчивой. Тем самым любая конфигурация тела в *A*-синергии, достигаемая после завершения наклона, является допустимой для ЦНС, если она не приводит к выходу горизонтальной проекции *CG* за границы опоры, а значит и не приводит к потере равновесия. Функциональное различие *H*- и *A*-синергий и различие в их управлении по ОС позволяет предположить, что в этих синергиях будет существенно различаться и характер изменения сигнала ПУ. Проверка данной гипотезы и является основной целью данного исследования.

МОДЕЛЬ И МЕТОДЫ

Протокол эксперимента

В экспериментах принимали участие пять здоровых испытуемых мужского пола в возрасте от 30 до 53 лет и весом от 73 до 99 кг. Максимально быстрый наклон корпуса вперед на приблизительно 40° из вертикального положения выполнялся в ответ на короткий звуковой сигнал. После завершения движения испытуемый сохранял наклонное положение в течение приблизительно 2 с. Коленные суставы испытуемого были заблокированы с помощью специальных шин (рис. 1). Блокировка коленей производилась для упрощения анализа полученных данных, позволяя ограничиться двухзвенной биомеханической моделью тела испытуемого – корпус и нижние конечности, с вращением в двух цилиндрических суставах – голеностопном и тазобедренном.

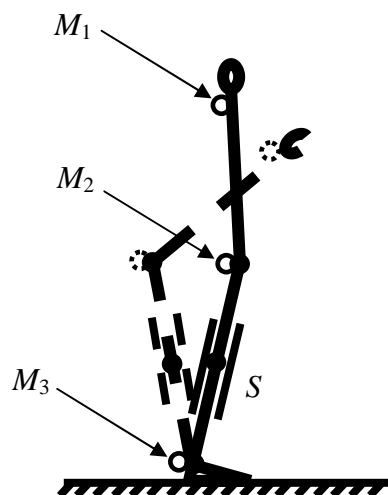


Рис. 1. Расположение маркеров M_1 – M_3 на теле испытуемого, совершающего быстрый наклон корпуса вперед в сагиттальной плоскости при заблокированных с помощью специальных шин *S* коленях

Три светоотражательных маркера ставились на правую сторону тела: M_1 – плечо (*acromion*), M_2 – таз (*femoral trochanter*) и M_3 – стопа (*external malleolus*). Координаты маркеров регистрировались с помощью системы *ELITE* [10] с частотой опроса 100 Гц. Погрешность измерения координат маркеров составляла 0,78 мм. Угол наклона корпуса относительно вертикали определялся по линии, соединяющей маркеры M_1 – M_2 , а нижних конечностей – по линии M_2 – M_3 . Коленные суставы блокировались с помощью специальных шин, что позволяло ограничиться в настоящей работе рамками двухзвенной биомеханической модели.

Все данные для каждого испытуемого усреднялись по пробам, и процесс обработки проводился по усредненным данным с использованием стандартных методов статистического анализа (пакет программ *SPSS*). Оценка вариабельности средних показателей по всем испытуемым приводится в виде «среднее±среднеквадратичное отклонение» (*Mean±SD*).

Представление движения в виде суперпозиции естественных синергий

Динамика движения тела человека в сагиттальной плоскости рассматривается в линейном приближении на основе модели двух твердых тел, вращающихся вокруг идеальных цилиндрических шарниров, моделирующих голеностопный и тазобедренный суставы. В работе [4] было показано, что для углов наклона корпуса Δ по отношению к вертикали, не превышающих 55° , среднюю ошибку вычисления суставных углов при решении прямой задачи динамики в линейном приближении по сравнению с точным решением можно оценить по формуле $\varepsilon \approx E\Delta^3$, где коэффициент E для испытуемого со «стандартными» антропометрическими параметрами (рост 1,7 м, масса 70 кг) составляет около $0,04 \text{ рад}^{-2}$ и относительная ошибка (ε/Δ) – менее 4%.

Экспериментальный протокол включал два типа движений: с возмущениями в виде неожиданного сдвига опоры во время выполнения наклона либо без возмущений на неподвижной опоре. Сравнение этих движений позволило вычислить параметры петли обратной связи у каждого из пяти испытуемых при выполнении ими наклона корпуса [3]. В настоящей работе полученные ранее значения этих параметров используются для расчета временного хода сигнала прямого управления. Для этого анализируются только записи движений на неподвижной опоре. В этом случае уравнение движения имеет вид

$$\mathbf{C}\ddot{\boldsymbol{\varphi}} - \mathbf{D}\dot{\boldsymbol{\varphi}} = \mathbf{T}, \quad (1)$$

где $\boldsymbol{\varphi}$ – вектор углов в тазобедренном и голеностопном суставах, \mathbf{C} и \mathbf{D} – инерционная и гравитационная матрицы, \mathbf{T} – вектор суставных моментов, создаваемых мышечными усилиями. В векторах $\boldsymbol{\varphi}$ и \mathbf{T} первая и вторая компоненты относятся соответственно к голеностопному и тазобедренному суставам.

Выражения для расчета элементов матриц \mathbf{C} и \mathbf{D} по антропометрическим параметрам приведены в работе [3]. Индивидуальные антропометрические параметры испытуемых рассчитывались с помощью стандартных таблиц [22] с учетом их веса, роста и длин звеньев тела.

Линейное приближение позволяет представить движение в виде суперпозиции двух составляющих («естественных синергий»), каждая из которых является движением вдоль одного из двух собственных векторов \mathbf{w}_i уравнения (1), определяемых уравнением

$$\mathbf{C}\mathbf{w}_i = \lambda_i \mathbf{D}\mathbf{w}_i, \quad (2)$$

где λ_i – собственные значения. Индексы $i = H, A$ соответствуют доминированию тазобедренного (*Hip*) или голеностопного (*Ankle*) суставов в каждом из собственных векторов [3].

Представление уравнения (1) в терминах естественных синергий предполагает преобразование вектора суставных углов $\varphi(t)$ в вектор «кинематических амплитуд» $\xi(t)$ путем обращения уравнения

$$\varphi(t) = \mathbf{W}\xi(t), \quad (3)$$

где столбцы матрицы \mathbf{W} – собственные векторы \mathbf{w}_i , а каждая из компонент вектора $\xi(t)$ определяет временной ход движения вдоль соответствующего собственного вектора.

«Динамические амплитуды» η_i для моментов мышечных сил в каждой из собственных синергий вычисляются путем подстановки (3) в (1). Принимая во внимание (2), получаем два независимых скалярных динамических уравнения для каждой из естественных синергий

$$-\lambda_i \ddot{\xi}_i + \dot{\xi}_i = \eta_i, \quad (4)$$

где векторы динамических амплитуд $\boldsymbol{\eta}$

$$\boldsymbol{\eta}(t) = \mathbf{U}^{-1}\mathbf{T}(t), \quad (5)$$

а матрица

$$\mathbf{U} = -\mathbf{D}\mathbf{W} \quad (6)$$

определяет вклад каждой синергии в суммарные моменты сил в отдельных суставах. Как видно из (3) и (5), уникальным свойством движения вдоль собственного вектора уравнения (1) является линейная связь между изменениями суставных углов (кинематическая синергия) и одновременно линейная связь между изменениями суставных моментов (динамическая синергия). Именно поэтому эти два движения логично назвать естественными синергиями.

Каждое из уравнений (4) эквивалентно уравнению движения для перевернутого маятника с моментом инерции λ_i . Взаимосвязь между перемещениями центра тяжести CG и центра давления CP , X_i^{CG} и X_i^{CP} , а также между соответствующими кинематическими и динамическими амплитудами, ξ_i и η_i , имеет вид

$$X_i^{CG} = b_i \xi_i; \quad X_i^{CP} = b_i \eta_i, \quad (7)$$

где выражения для коэффициентов b_i приведены в [3].

Метод оценки временного хода сигнала ПУ

Оценка временного хода сигнала ПУ зависит от принятой модели петли ОС. Как отмечалось выше, в настоящей работе рассматриваются три модели управления по ОС: ОС1 – модель вязко-эластичной пружины без учета ускорения, ОС2 – с учетом ускорения и ОС3 – с учетом ускорения и инерционного звена преобразования мышечной активности в мышечные силы. В модели ОС1 полагается, что корректирующие суставные моменты линейно зависят от суставных углов и угловых скоростей с временной задержкой. В терминах естественных синергий вместо корректирующих суставных моментов рассматриваются динамические амплитуды $\boldsymbol{\eta}$, а вместо суставных углов рассматриваются кинематические амплитуды $\boldsymbol{\xi}$. В работе [3] было показано, что естественные синергии при выполнении целенаправленного наклона корпуса независимо управляются по ОС, как это было ранее показано в случае поддержания вертикального стояния [2, 6]. Тогда корректирующая динамическая амплитуда η_i в каждой из синергий полностью определяется кинематической амплитудой ξ_i только в данной синергии, т.е. при независимом управлении в каждой из синергий петля ОС1 описывается следующим уравнением:

$$\eta_i(t) = \xi_i^0(t) + K_i^S \xi_i(t - \tau_i) + K_i^V \dot{\xi}_i(t - \tau_i), \quad i = H, A, \quad (8)$$

где K_i^S и K_i^V – коэффициенты жесткости и вязкости в терминах естественных синергий, τ_i – временная задержка управления по ОС. Величина ξ_i^0 является параметром, находящимся под прямым управлением ЦНС и определяющим текущую равновесную конфигурацию тела. При спокойном стоянии сигнал прямого управления ξ_i^0 не изменяется и определяет желаемую равновесную конфигурацию при неподвижной позе ξ_i^{eq} (*eq* – *equilibrium*, равновесный). Из (4) и (8) следует, что при неподвижном стоянии и при $K_i^S \neq 1$

$$\xi_i^{eq} = \xi_i^0 / (K_i^S - 1). \quad (9)$$

При выполнении наклона полное изменение сигнала ξ_i^0 определяет амплитуду движения. Как было показано в [3], коэффициент жесткости K_A^S для *A*-синергии во время выполнения наклона близок к единице: $K_A^S = 0,95 \pm 0,02$, поэтому уравнение (9) для *A*-синергии неприменимо, и конечная равновесная конфигурация тела для этой синергии не определена: любая конфигурация, не приводящая к выходу горизонтальной проекции *CG* за границы опоры, является приемлемой, поскольку не приводит к потере равновесия. Напротив, для *H*-синергии коэффициент жесткости K_H^S во время выполнения наклона отличался от единицы и составил около 1,7 ($K_H^S = 1,73 \pm 0,30$), поэтому уравнение (9), однозначно определяющее конечную конфигурацию тела после выполнения наклона, справедливо только для *H*-синергии.

Для модели ОС2 уравнение (8) принимает вид

$$\eta_i(t) = \xi_i^0(t) + K_i^S \xi_i(t - \tau_i) + K_i^V \dot{\xi}_i(t - \tau_i) + K_i^a \ddot{\xi}_i(t - \tau_i), \quad i = H, A, \quad (10)$$

где последний член задает корректирующую поправку к мышечным силам с учетом ускорения.

Для модели ОС3 уравнение (10) принимает вид:

$$\mu \dot{\eta}_i(t) + \eta_i(t) = \xi_i^0(t) + K_i^S \xi_i(t - \tau_i) + K_i^V \dot{\xi}_i(t - \tau_i) + K_i^a \ddot{\xi}_i(t - \tau_i), \quad i = H, A, \quad (11)$$

где μ – постоянная времени инерционного звена преобразования активности мышц в силы, которая, следуя [21], принималась равной 40 мс. Нужно заметить, что наличие инерционного звена с постоянной времени μ в уравнении (11) эквивалентно, в некотором приближении, запаздыванию на величину μ всего сигнала в правой части дифференциального уравнения (10).

Очевидно, что для моделей ОС2 (10) и ОС3 (11) в случае *спокойного стояния* равновесная конфигурация тела для *H*-синергии ξ_H^{eq} определяется тем же уравнением (9).

Комбинируя динамическое уравнение (4) с одним из уравнений (8), (10) или (11), получим уравнение для оценки временного хода сигнала прямого управления $\xi_i^0(t)$ в зависимости от выбранной модели ОС. Для модели ОС1

$$\xi_i^0(t) = -\lambda_i \ddot{\xi}_i(t) + \xi_i(t) - K_i^S \xi_i(t - \tau_i) - K_i^V \dot{\xi}_i(t - \tau_i), \quad i = H, A, \quad (12)$$

для модели ОС2

$$\xi_i^0(t) = -\lambda_i \ddot{\xi}_i(t) + \xi_i(t) - K_i^S \xi_i(t - \tau_i) - K_i^V \dot{\xi}_i(t - \tau_i) - K_i^a \ddot{\xi}_i(t - \tau_i), \quad i = H, A, \quad (13)$$

а для модели ОС3

$$\begin{aligned} \xi_i^0(t) = \mu \left[-\lambda_i \ddot{\xi}_i(t) + \dot{\xi}_i(t) \right] - \lambda_i \ddot{\xi}_i(t) + \xi_i(t) - \\ - K_i^S \xi_i(t - \tau_i) - K_i^V \dot{\xi}_i(t - \tau_i) - K_i^a \ddot{\xi}_i(t - \tau_i), \quad i = H, A. \end{aligned} \quad (14)$$

При $K_i^S > 1$, т.е. в случае H -синергии, полученная величина $\xi_i^0(t)$ может быть представлена в виде

$$\xi_i^0(t) = \xi_i^{eq}(t) - K_i^S \xi_i^{eq}(t),$$

что соответствует представлению, например, модели ОС1 в виде

$$\eta_i(t) = \xi_i^{eq}(t) + K_i^S [\xi_i(t - \tau_i) - \xi_i^{eq}(t)] + K_i^V \dot{\xi}_i(t - \tau_i),$$

где первое слагаемое соответствует мышечным усилиям, направленным на преодоление статических сил гравитации, а второе и третье слагаемые – на преодоление инерционных сил. При этом $\xi_i^{eq}(t)$ определяет текущую равновесную конфигурацию тела в том смысле, что если в любой момент времени t_0 зафиксировать $\xi_i^{eq}(t) = \xi_i^{eq}(t_0) = \text{const}$, то конфигурация тела $\xi_i(t)$ будет стремиться к конфигурации $\xi_i^{eq}(t_0)$ как к равновесной стационарной конфигурации. В частности, если $\xi_i^{eq}(t)$ изменяется достаточно медленно, то конфигурация $\xi_i(t)$ будет всегда близка к $\xi_i^{eq}(t)$. Такая интерпретация сигнала ПУ $\xi_i^0(t)$ соответствует теории РТ [9].

Другая интерпретация сигнала $\xi^0(t)$, которая согласуется с теорией ВНМ с помощью решения обратной задачи динамики [16, 23] (т.е. с «динамической моделью» ПУ), соответствует представлению модели ОС1 в виде

$$\eta(t) = \eta^{com}(t) + K^S [\xi(t - \tau) - \xi^{des}(t - \tau)] + K^V [\dot{\xi}(t - \tau) - \dot{\xi}^{des}(t - \tau)], \quad (15)$$

где $\xi^{des}(t)$ – желаемый (*des* – *desired*) временной ход движения, а $\eta^{com}(t) = -\lambda \ddot{\xi}^{des}(t) + \dot{\xi}^{des}(t)$ – временной ход команды ПУ мышечными силами, обеспечивающими желаемое движение. Требуемые силы генерируются ЦНС на основе решения обратной задачи динамики с помощью ВНМ, входом в которую является ξ^{des} . В случае, когда реальное движение совпадает с желаемым ($\xi = \xi^{des}$), второе и третье слагаемые в (15) равны нулю и мышечные силы полностью определяются центральной командой η^{com} . Коррекция мышечных сил, рассчитанных с помощью ВНМ, производится только в случае, когда реальное движение отличается от желаемого, например, вследствие внешних возмущений. В рамках данной теории сигнал прямого управления $\xi^0(t)$, в соответствии с (15), представляется в виде

$$\xi^0(t) = \eta^{com} - K^S \xi^{des}(t - \tau) - K^V \dot{\xi}^{des}(t - \tau). \quad (16)$$

Если принять, что ВНМ уже «обучена» так, что без внешних возмущений реальное движение совпадает с желаемым ($\xi = \xi^{des}$), то уравнение (16) совпадает с (12).

Очевидно, что по экспериментальным данным, позволяющим только оценить по формулам (12)–(14) временной ход $\xi^0(t)$, в принципе невозможно отдать предпочтение организации ПУ в соответствии с теорией РТ или с теорией управления по ВНМ. В пользу первой теории говорит ее простота, так как в этом случае ЦНС требуется обучиться генерировать только статический управляющий сигнал ξ^{eq} , определяющий *статическую* равновесную конфигурацию тела. При этом переход из одного статического состояния в другое происходит за счет простого изменения ξ^{eq} от начального до конечного значения (например, с постоянной скоростью [9]). В пользу второй теории говорит ее универсальность, так как она объясняет способность ЦНС организовать движение со сколь угодно сложным характером изменения его траектории и скорости. Однако это достижимо за счет более сложного процесса формирования ВНМ для решения обратной задачи *динамики*. Таким образом, решающим аргументом в пользу выбора первой или второй теории для объяснения экспериментальных данных служит простота или сложность полученного управляющего сигнала $\xi^0(t)$. В настоящей работе его простота оценивается точностью его приближения при линейной зависимости от времени.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сигнал прямого управления в *H*-синергии

Параметры петли ОС, необходимые для расчета сигнала прямого управления ξ_H^0 по уравнениям (12)–(14) для каждого из пяти испытуемых, рассчитывались индивидуально. Используемые параметры были получены тремя разными способами: 1) с помощью решения обратной задачи динамики; 2) с помощью решения прямой задачи динамики с минимизацией ошибки для скорости перемещения *CG* или 3) с минимизацией ошибки для положения *CG*. Их значения, усредненные по всем испытуемым, приведены в работе [3]. Временной ход сигнала ПУ для каждого испытуемого рассчитывался по данным, осредненным по всем его движениям на неподвижной опоре. Каждый из испытуемых совершал по 5–7 таких движений, чередующихся в случайном порядке с движениями на неожиданно смещаемой платформе.

На рис. 2, *a* жирной сплошной линией представлена типичная зависимость $\xi_H^0(t)$ сигнала ПУ от времени, рассчитанная для одного из испытуемых методом решения обратной задачи динамики по модели ОС1. Данная модель обратной связи является наиболее простой по сравнению с моделями ОС2 и ОС3. Для наглядности, в соответствии с уравнениями (7) и (9), сигнал ПУ представлен на графике в терминах равновесного положения *CG*: $CG_H^{eq} = b_H \xi_H^0 / (K_H^S - 1)$. Результаты, полученные для других испытуемых и других использованных моделей и методов, качественно сходны с представленными на рис. 2, *a*.

Штриховой и пунктирной линиями представлены соответственно перемещения CG_H и CP_H по *H*-синергии в зависимости от времени. Видно, что при выполнении наклона корпуса вперед *CG* по данной синергии смещается назад, так как в этом движении отклонение ног назад преобладает над отклонением корпуса вперед. В каждом из двух равновесных положений тела (начальном вертикальном и конечном наклонном) значения координат CG_H , CP_H и CG_H^{eq} , естественно, совпадают. В первой фазе выполнения наклона *CP* перемещается вперед, разгоняя *CG* назад, затем *CP* перемещается назад, обгоняя и тем самым тормозя *CG*. В отличие от перемещения *CP*, сигнал прямого управления CG_H^{eq} меняется монотонно. Движение инициируется перемещением равновесного положения CG_H^{eq} назад. Это приводит к отклонению текущего положения CG_H от равновесного. В результате рассогласования текущего и равновесного положений *CG* возникают силы, увлекающие CG_H вслед за CG_H^{eq} . Для большинства моделей ОС и методов расчета параметров петли ОС, использованных в [3], перемещение CG_H^{eq} заканчивается раньше, чем перемещение CG_H , что согласуется с данными по исследованию движения руки [9]. В этом случае при приближении текущей конфигурации тела к конечной равновесной конфигурации «упругие силы ОС» исчезают и остановка движения происходит за счет «вязких сил ОС».

Тонкой сплошной линией на рис. 2, *a* показана аппроксимация CG_H^{eq} функцией CG_H^{lim} , линейно изменяющейся по времени от начального до конечного значения CG_H^{eq} . Именно такой временной ход изменения равновесной конфигурации тела постулируется в теории РТ [9]. При построении CG_H^{lim} подбирались моменты времени начала линейного отрезка t_1 и его конца t_2 (см. рис. 2, *a*), обеспечивающие минимальную среднеквадратичную ошибку приближения. Как видно на рис. 2, *a*, такая линейная аппроксимация хорошо описывает характер изменения CG_H^{eq} . Ошибки аппроксимации в процентах к размаху перемещения CG_H^{eq} для всех моделей ОС и методов расчета параметров ОС приведены на рис. 3 (панель 4). В среднем по всем испытуемым, моделям и методам ошибка аппроксимации составила $5,2 \pm 3,1\%$.

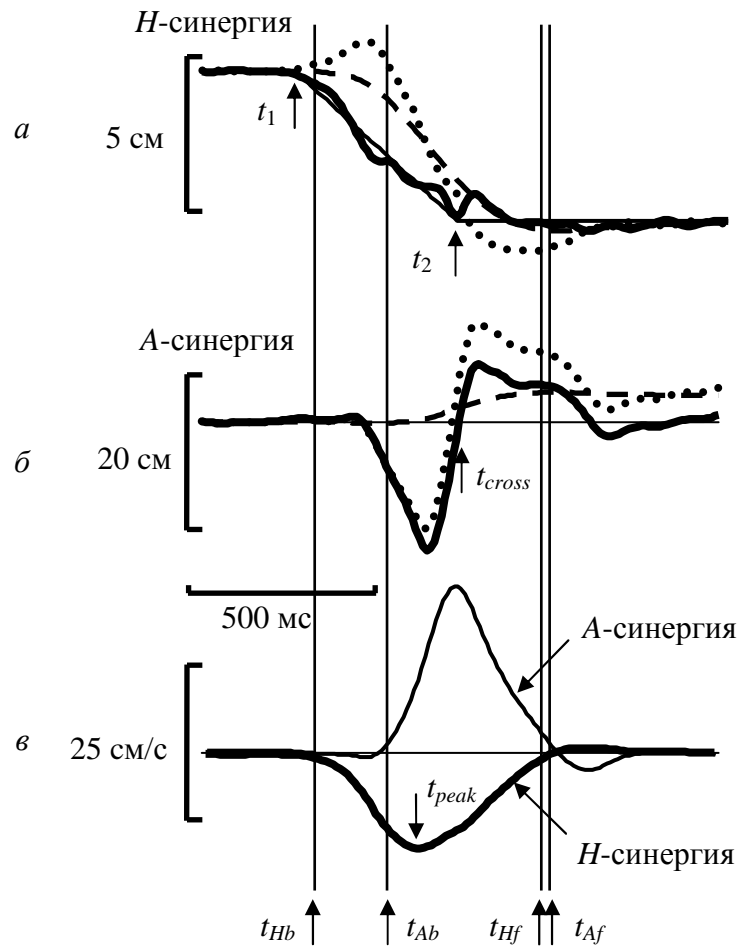


Рис. 2. Зависимость от времени перемещений по H -синергии, панель (а), и по A -синергии, панель (б), для центра тяжести CG (штриховые линии) и центра давления CP (пунктирные линии). На панели (а) представлены также изменение равновесного положения центра тяжести для H -синергии (CG_H^{eq} , жирная сплошная линия) и аппроксимация CG_H^{eq} функцией CG_H^{lin} (тонкая сплошная линия), которая начинает изменяться в момент t_1 и прекращает – в момент t_2 . На панели (б) жирной сплошной линией представлен сигнал ПУ для A -синергии. Результаты показаны в среднем по пробам с наклонами на неподвижной опоре для одного из испытуемых. Приведенные временные зависимости для сигналов ПУ были рассчитаны методом решения обратной задачи динамики по модели ОС1. На панели (в) показаны профили скорости перемещения центра тяжести по H -синергии (жирная линия) и по A -синергии (тонкая линия). Вертикальные линии показывают моменты начала t_{Hb} , t_{Ab} и окончания t_{Hf} , t_{Af} движения в каждой из синергий, рассчитанные по пятипроцентному порогу от соответствующей максимальной скорости. Момент достижения пика скорости CG_H отмечен вертикальной стрелкой t_{peak}

Моменты начала t_{Hb} и окончания t_{Hf} движения по H -синергии, рассчитанные по пятипроцентному порогу от максимальной скорости перемещения CG_H , показаны на рис. 2 соответствующими вертикальными линиями. Момент достижения пика скорости CG_H обозначен на рис. 2, в как t_{peak} .

На рис. 3 представлены три временных параметра для зависимостей, приведенных на рис. 2, а, в: разность $\Delta t_b = t_{Hb} - t_1$ между временами начала движения CG_H и начала изменения CG_H^{lin} (рис. 3, панель 1), разность $\Delta t_{Hf} = t_{Hf} - t_2$ между временами окончания движения CG_H и окончания изменения CG_H^{lin} (рис. 3, панель 2), разность $\Delta t_p = t_2 - t_p$ между временами окончания изменения CG_H^{lin} и достижения пика скорости изменения CG_H (рис. 3, панель 3).

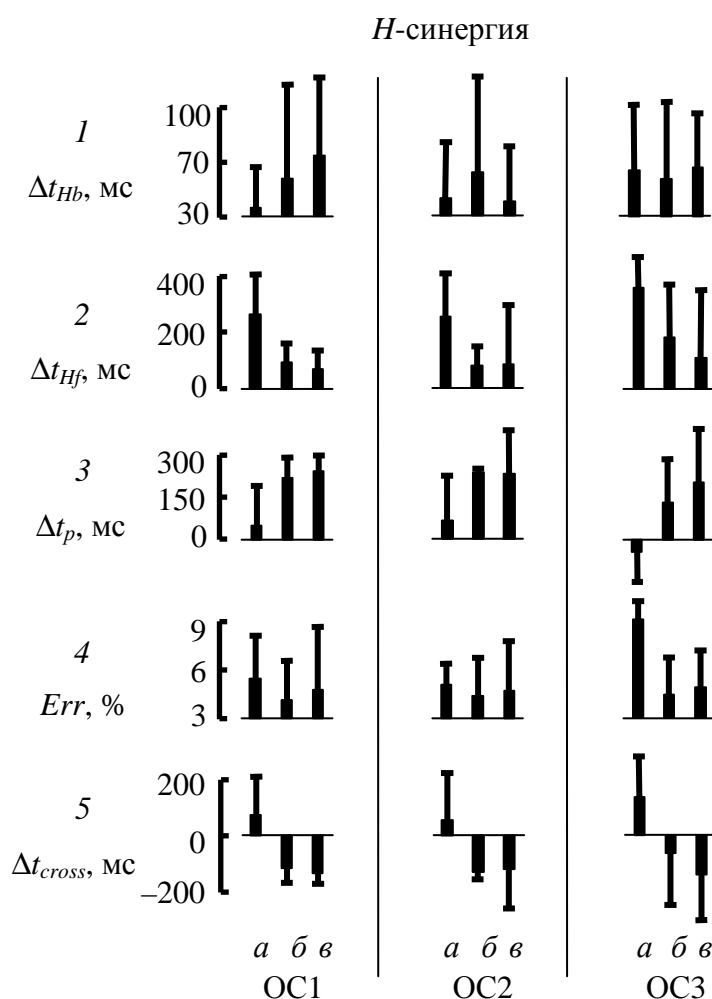


Рис. 3. Усредненные по всем испытуемым (среднее \pm SD) временные характеристики Δt_{Hb} (1), Δt_{Hf} (2), Δt_p (3), Δt_{cross} (5) сигналов прямого управления CG_H^{eq} и CG_A^0 , а также среднеквадратичная ошибка Err (4) аппроксимации CG_H^{eq} линейной функцией CG_H^{lin} в процентах от амплитуды изменения CG_H^{eq} . OC1 – модель (8), OC2 – модель (10), OC3 – модель (11). Варианты *a*, *б* и *в* соответствуют трем методам расчета параметров петли обратной связи: *a* – решение обратной задачи динамики, *б* и *в* – решение прямой задачи динамики с минимизацией ошибки соответственно по скорости и положению центра тяжести CG_H

В среднем по всем испытуемым длительность движения по *H*-синергии составила $\Delta t_H = t_{Hf} - t_{Hb} = 622 \pm 80$ мс. Как правило, начало движения t_{Hb} запаздывает по сравнению с началом t_1 изменения CG_H^{lin} . Задержка $\Delta t_{Hb} = t_{Hb} - t_1$ для всех моделей ОС и методов расчета параметров ОС в среднем по всем испытуемым, моделям и методам оказалась небольшой $\Delta t_{Hb} = 54 \pm 51$ мс, однако достоверно большей нуля (Т – тест, $p < 0,001$). Таким образом, начало изменения CG_H^{lin} почти совпадает с началом изменения CG_H , что свидетельствует о том, что принятая линейная аппроксимация CG_H^{lin} хорошо улавливает начало изменения управляющего сигнала CG_H^{eq} и вызванное им начало движения. Остановка движения t_{Hf} тоже запаздывает по сравнению с окончанием t_2 линейного аппроксимирующего отрезка. Это запаздывание также статистически достоверно (Т – тест, $p < 0,001$). В среднем по всем испытуемым, моделям и методам задержка составила $\Delta t_{Hf} = 165 \pm 178$ мс. Отметим, что задержка Δt_{Hf} значительно превосходит задержку Δt_{Hb} , что согласуется с теорией РТ. Согласно данной теории задержка Δt_{Hb} мала, так как связана только с инерцией биомеханической системы, приводящей к запаздыванию наблюдаемого перемещения тела по сравнению

с началом изменения мышечных усилий. Напомним, что мышечные усилия возникают по причине рассогласования между начальной конфигурацией тела и его равновесной конфигурацией, изменяющейся в результате центральной команды. Задержка же Δt_{Hf} велика, так как изменение CG_H^{eq} необходимо только для разгона движения, а торможение его происходит пассивно за счет «пружиноподобных» вязко-эластичных сил. Поэтому в теории РТ предполагается, что момент t_2 окончания изменения CG_H^{eq} близок к моменту окончания разгона движения, т.е. к моменту t_p достижения пика его скорости [9]. В наших экспериментах момент t_2 , как правило, был задержан относительно t_p . В среднем по всем испытуемым, моделям и методам задержка составила $\Delta t_p = 149 \pm 172$ мс, т.е. 24% от полной длительности Δt_H движения по H -синергии. Величина задержки Δt_p определяется соотношением между инерционными, вязкими и эластичными силами, и ее наличие не противоречит теории РТ.

Как видно из рис. 3 (панели 1–3), результаты, полученные методом решения прямой задачи динамики (варианты б и в), в большинстве случаев близки для всех трех моделей ОС, в то время как результаты, полученные методом решения обратной задачи динамики (вариант а), в среднем заметно отличаются от полученных методом решения прямой задачи. Поскольку ошибка аппроксимации управляющего сигнала CG_H^{eq} с помощью CG_H^{lim} меньше при использовании метода решения прямой задачи, чем обратной, рис. 3 (панель 4), то в рамках теории РТ метод решения прямой задачи является предпочтительным.

Тем не менее относительно небольшие значения ошибки свидетельствуют о том, что все рассмотренные модели и методы допускают хорошую аппроксимацию прямого управляющего сигнала CG_H^{eq} с помощью простой линейной зависимости от времени CG_H^{lim} , как это постулируется в теории РТ [9].

Сигнал прямого управления в А-синергии

Полное перемещение центра тяжести ΔCG является суммой перемещений ΔCG_H и ΔCG_A , связанных с движениями по H - и A -синергиям. Перемещение ΔCG_A направлено вперед, «компенсируя» перемещение ΔCG_H назад. В среднем по всем испытуемым $\Delta CG_A = 4,9 \pm 0,5$ см, а $\Delta CG_H = -3,9 \pm 1,0$ см. Как и для H -синергии, начало и окончание движения по A -синергии рассчитывались по пятипроцентному порогу от максимальной скорости перемещения центра тяжести в этой синергии. Для испытуемого, представленного на рис. 2, начало движения по H -синергии опережало начало движения по A -синергии на 220 мс (рис. 2, в). В среднем по всем испытуемым задержка начала движения по A -синергии относительно начала движения по H -синергии составила $t_{Ab} - t_{Hb} = 154 \pm 41$ мс. Данный результат отличается от полученного авторами ранее в работе [5], где наблюдалось более раннее (в среднем на 70 мс) начало движения по A -синергии, чем по H -синергии. Кроме того, в настоящей работе длительности движений по H - и по A -синергиям оказались сравнимыми (в среднем по всем испытуемым: $t_{Af} - t_{Ab} = 636 \pm 200$ мс и, как было приведено выше, $t_{Hf} - t_{Hb} = 622 \pm 80$ мс), в то время как в работе [5] длительность движения по A -синергии была значимо больше, чем по H -синергии (820 мс по сравнению с 510 мс). Указанные отличия могут быть связаны с разными экспериментальными условиями. Во-первых, в работе [5] колени испытуемых не блокировались, а во-вторых, движения на неподвижной опоре не перемежались с движениями с возмущениями. Возможная адаптация к неожиданным возмущениям заключалась в задержке движения по A -синергии. Возможность такой избирательной адаптации движения по A -синергии служит еще одним дополнительным аргументом в пользу гипотезы авторов о независимом управлении A - и H -синергий, высказанной в [2, 5, 6].

Как и для случая H -синергии, параметры петли ОС, необходимые для расчета сигнала прямого управления ξ_A^0 по уравнениям (12)–(14), для каждого из пяти испытуемых рассчитывались индивидуально. Используемые параметры были получены с помощью решения обратной задачи динамики и с помощью решения прямой задачи динамики с оптимизацией параметров петли ОС по скорости перемещения CG или по положению CG . Их значения, усредненные по всем испытуемым, приведены в работе [3].

На рис. 2, б жирной сплошной линией представлена типичная зависимость $\xi_A^0(t)$ сигнала ПУ от времени, рассчитанная для одного из испытуемых методом решения обратной задачи динамики по модели ОС1. В отличие от случая H -синергии коэффициент жесткости K_A^S в петле ОС по A -синергии оказался близок к единице (в среднем по испытуемым, моделям и методам $K_A^S = 0,95 \pm 0,02$). Таким образом, уравнение (9) для A -синергии неприменимо и любая конечная конфигурация тела, не приводящая к потере равновесия за счет выхода горизонтальной проекции CG за границы опоры, является приемлемой. Поэтому сигнал ПУ для A -синергии показан на графике не в терминах равновесного положения CG , как для H -синергии, а в виде зависимости $CG_A^0 = b_A \xi_A^0$.

Как показано на рис. 2, б, ход кривой для управляющего сигнала CG_A^0 имеет две фазы, соответствующие разгону и торможению движения в данной синергии. В отличие от H -синергии, в которой торможение движения обеспечивается «пассивными» вязко-эластичными силами, в A -синергии жесткости петли управления по ОС достаточно только для компенсации гравитационных сил. Поэтому торможение движения в данной синергии, как и разгон, происходит «активно», т.е. за счет прямого управления мышечными силами. Аналогично случаю H -синергии (рис. 2, а), начало движения t_{Ab} запаздывает по сравнению с началом изменения сигнала прямого управления CG_A^0 (рис. 2, б). Как и для H -синергии, эта задержка мала, так как связана только с инерцией биомеханической системы, приводящей к запаздыванию наблюдаемого перемещения по сравнению с началом изменения мышечных усилий. Окончанием фазы разгона и началом фазы торможения авторы полагали момент t_{cross} перехода сигнала прямого управления CG_A^0 через нуль (рис. 2, б).

На рис. 3 (панель 5) представлены значения задержки окончания t_{cross} фазы разгона по A -синергии относительно окончания t_2 изменения управляющего сигнала по H -синергии $\Delta t_{cross} = t_{cross} - t_2$ для всех моделей ОС и методов расчета их параметров. В среднем по всем испытуемым, моделям и методам эта величина составила $\Delta t_{cross} = -48 \pm 175$ мс и отличалась от нуля недостоверно (T -тест, $p = 0,07$). Таким образом, окончание фазы разгона t_{cross} движения по A -синергии фактически совпадает с окончанием фазы разгона t_2 движения по H -синергии. При этом фаза разгона по H -синергии полностью определяет конечную равновесную конфигурацию тела, а остановка движения в конечной конфигурации осуществляется «вязко-эластичными силами» петли ОС без участия активного ПУ. В отличие от этого, в A -синергии остановка движения осуществляется с помощью активного ПУ уже после завершения ПУ по H -синергии.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Значения параметров петли обратной связи (ОС) при управлении движением тела стоящего человека в сагиттальной плоскости, рассчитанные в предыдущей работе авторов [3], были использованы в настоящем исследовании для анализа временного хода сигнала прямого управления (ПУ) при выполнении целенаправленного наклона корпуса вперед. Анализ проводился в рамках разработанного авторами ранее подхода к описанию движения в терминах «естественных синергий», или «собственных

синергий» [4]. Последние определяются как движения вдоль собственных векторов уравнения движения для биомеханической модели тела человека в поле силы тяжести. Уникальным свойством естественных синергий является то, что в них сочетается простая линейная связь как между изменениями суставных углов (кинематическая синергия), так и между изменениями суставных моментов (динамическая синергия). В настоящей работе движения в коленных суставах блокировались и, таким образом, использовалась модель тела с двумя суставами – голеностопным и тазобедренным. В этом случае существуют две естественные синергии. По доминирующему суставу, дающему максимальный вклад в динамику и кинематику каждой из них, они были названы «*H*-синергией» (*Hip* – тазобедренный сустав) и «*A*-синергией» (*Ankle* – голеностопный сустав). Ранее авторами было показано, что естественные синергии независимо друг от друга управляются как напрямую [1, 5], так и по обратной связи [2, 3, 6].

В физиологии движений существуют две точки зрения на организацию двигательного управления в живых системах. Согласно одной из них эта организация основана на управлении равновесным положением (равновесной конфигурацией) биомеханической системы. Согласно второй – она основана на непосредственном прямом управлении силами мышц.

Первая точка зрения наиболее последовательно представлена в теории равновесной точки (РТ) [9]. Согласно этой теории при выполнении движения планируется только равновесная конфигурация тела, в то время как переход из начальной конфигурации в конечную осуществляется за счет «пассивных вязко-эластичных сил», определяемых петлей ОС по рассогласованию между действительной и планируемой конфигурациями тела. Преимуществами такого подхода являются, во-первых, то, что движение планируется в терминах статики, а его динамика обеспечивается «автоматически» по петле ОС, и, во-вторых, то, что конечная конфигурация достигается и при неожиданных возмущениях во время выполнения движения.

Согласно второй точке зрения, представленной, например, в работе [12], движение планируется в терминах изменения мышечных сил, обеспечивающих желаемую траекторию и скорость движения вдоль этой траектории. При этом непосредственное управление мышечными силами осуществляется путем решения обратной задачи динамики с помощью внутренней нейронной модели (ВНМ) [16, 23], учитывающей схему тела и инерционные характеристики его звеньев. Преимуществом данного подхода является возможность планирования не только простого перемещения из начального положения в конечное, как постулируется в теории РТ, а любого сколь угодно сложного движения. Недостатком двигательного управления, основанного на таком принципе, является невозможность достижения желаемой конечной конфигурации без коррекции сигнала ПУ в том случае, если во время двигательного акта происходят неожиданные внешние возмущения. Это объясняется преуменьшением роли обратной связи в рамках данного подхода.

Как показано выше в разделе «Модель и методы», в принятом авторами линейном приближении для модели петли ОС на биомеханическом уровне обе точки зрения на организацию двигательного управления формально приводят к одинаковым выражениям для управляющих сил (суммарных силовых моментов в суставах). Поэтому вопрос о предпочтении первой или второй точки зрения сводится к оценке того, достаточно ли велики «вязко-эластичные силы» (коэффициенты жесткости и вязкости в петле ОС), чтобы обеспечить наблюдаемое движение при простом законе изменения сигнала прямого управления [13]. Например, в теории РТ постулируется, что сигнал ПУ изменяет равновесную конфигурацию тела с постоянной скоростью вдоль прямой траектории, соединяющей начальную и желаемую конечную конфигурации

тела [9]. Когда «вязко-эластичные силы» достаточны для выполнения движения с таким «простым» сигналом ПУ, можно принять, что для рассматриваемого движения осуществляется «статическое» ПУ согласно теории РТ («управление по положению»). Если же «вязко-эластичные силы» недостаточны и требуется непосредственное управление силами мышц, то можно принять, что осуществляется «динамическое» ПУ согласно теории ВНМ («управление по движению») [13].

Результаты настоящего исследования показывают, что при выполнении наклона корпуса в сагиттальной плоскости у человека наблюдаются оба типа организации двигательного управления. Как отмечалось выше, данное движение является суперпозицией двух независимых «естественных синергий». При этом управление по H -синергии организовано по первому типу (хорошо согласуется с теорией РТ), а управление по A -синергии – по второму типу (согласуется с теорией ВНМ). Коэффициенты жесткости и вязкости петли ОС для H -синергии оказались достаточно велики, чтобы выполнить движение по этой синергии при «простом» линейном характере изменения сигнала прямого управления (см. рис. 2, а, тонкая сплошная линия). Отметим, что жесткость в петле ОС для H -синергии возрастает во время выполнения движения по сравнению со случаем неподвижного вертикального стояния [3]. В отличие от этого, коэффициент жесткости в петле ОС для A -синергии во время движения оказался меньше, чем при неподвижном стоянии [3]. При этом во время движения коэффициент жесткости K_A^S близок к единице, т.е. достаточен лишь для уравнивания гравитационных сил. В этом случае любая конечная конфигурация тела в A -синергии, при которой проекция центра тяжести остается в пределах площади опоры, является нейтрально устойчивой. Если во время выполнения наклона корпуса происходит неожиданное кратковременное возмущение движения, то желаемая конечная конфигурация тела в H -синергии все-таки достигается, несмотря на возмущение, в то время как в A -синергии возмущение изменяет конечную конфигурацию тела [3].

В случае наклона корпуса H -синергия обеспечивает целевую компоненту движения – наклон на заданный инструкцией угол, а A -синергия обеспечивает вспомогательную постуральную компоненту движения, которая компенсирует смещение центра тяжести по целевой компоненте [5, 18]. Поскольку инструкция задавала амплитуду *наклона корпуса*, почти полностью определяемую движением по H -синергии, то управление по этой синергии происходит «по положению» (в соответствии с теорией РТ), что согласуется с наблюдаемым *во время движения* увеличением жесткости K_H^S . Конечное же положение *центра тяжести* явно инструкцией не задается (очевидно, что его проекция для сохранения равновесия должна лишь оставаться в пределах площади опоры), поэтому оно и не является объектом точного контроля со стороны ЦНС. При *неподвижном стоянии* поведенческой задачей, очевидно, является поддержание заданной конфигурации тела как по H -, так и по A -синергиям, и поэтому двигательный контроль в этом случае организован «по положению» по обоим естественным синергиям. Соответственно, коэффициент жесткости по A -синергии *при неподвижном стоянии* ($K_A^S \approx 1,0-1,15$, [2, 3, б]) оказался больше, чем *при выполнении наклона* корпуса ($K_A^S = 0,95$, [3]), обеспечивая более устойчивый, чем *при движении*, контроль заданного *неподвижного* положения и по A -синергии [6].

Ранее особенности организации управления движением при наклоне корпуса человека исследовались в рамках теории РТ в работе [7]. Было показано, что паттерн изменения равновесного угла в тазобедренном суставе в зависимости от времени имеет немонотонную N -образную форму. Такой характер изменения равновесного угла отличается от полученного в данной работе для H -синергии, изменение которого оказалось монотонным в согласии с более принятым представлением в теории РТ.

Данное расхождение, по-видимому, объясняется тем, что в работе [7] исследование проводилось в терминах контроля силового момента в тазобедренном суставе в зависимости от угла в этом суставе. В то же время, как показано в работах авторов [2–6], при выполнении наклона контролируются не отдельные суставы, а «естественные синергии», в каждую из которых дают вклад все суставные углы. Более того, в настоящей работе показано, что только движение по *H*-синергии можно трактовать в рамках теории РТ, в то время как движение по *A*-синергии не согласуется с этой теорией.

Отмеченные особенности организации двигательного управления по *H*- и *A*-синергиям наблюдались для всех трех рассмотренных моделей петли ОС и не зависели от метода расчета их параметров.

Результаты настоящего исследования показывают, что обе упомянутые выше точки зрения на организацию управления движениями в живых системах (либо «по положению», либо «по движению») не столько противоречат, сколько дополняют друг друга. Выбор способа управления зависит от поведенческой задачи. Более того, в одном двигательном акте, примером которого является рассмотренный авторами наклон корпуса в сагиттальной плоскости у человека, оба способа управления могут наблюдаться одновременно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность профессору Ж. Масьону за помощь в проведении эксперимента и обсуждении результатов.

Настоящее исследование поддерживалось грантами РФФИ 10-04-00191-а, РГНФ 09-06-00883-а, а также программой РАН «Фундаментальные науки – медицине».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров А.В., Фролов А.А., Масьон Ж. Стратегия поддержания равновесия при наклоне корпуса на узкой опоре у человека // Российский журнал биомеханики. – 2002. – Т. 6, № 4. – С. 63–78.
2. Александров А.В., Фролов А.А., Хорак Ф.Б., Карлсон-Кухта П., Парк С. Биомеханический анализ стратегий поддержания равновесия при вертикальном стоянии человека // Российский журнал биомеханики. – 2004. – Т. 8, № 3. – С. 30–47.
3. Александров А.В., Фролов А.А. Параметры петли обратной связи двигательного управления при наклонах корпуса человека // Российский журнал биомеханики. – 2009. – Т. 13, №2. – С. 49–68.
4. Alexandrov A.V., Frolov A.A., Massion J. Biomechanical analysis of movement strategies in human forward trunk bending. I. Modeling // Biological Cybernetics. – 2001. – Vol. 84. – P. 425–434.
5. Alexandrov A.V., Frolov A.A., Massion J. Biomechanical analysis of movement strategies in human forward trunk bending. II. Experimental study // Biological Cybernetics. – 2001. – Vol. 84. – P. 435–443.
6. Alexandrov A.V., Frolov A.A., Horak F.B., Carlson-Kuhta P., Park S. Feedback equilibrium control during human standing // Biological Cybernetics. – 2005. – Vol. 93. – P. 309–322.
7. Domen K., Latash M.L., Zatsiorsky V.M. Reconstruction of equilibrium trajectories during whole-body movements // Biological Cybernetics. – 1999. – Vol. 80. – P. 195–204.
8. Barin K. Evaluation of a generalized model of human postural dynamics and control in the sagittal plane // Biological Cybernetics. – 1989. – Vol. 61. – P. 37–50.
9. Feldman A.G., Levin M.F. The origin and use of postural frames of reference in motor control // Behavioral Brain Science. – 1995. – Vol. 18. – P. 723–806.
10. Ferrigno G., Pedotti A. ELITE: a digital dedicated hardware system for movement analysis via real time TV signal processing // IEEE Transactions on Biomedical Engineering. – 1985. – Vol. 32. – P. 943–950.
11. Frolov A.A., Prokopenko R.A., Dufosse M., Ouezdou F.B. Adjustment of the human arm viscoelastic properties to the direction of reaching // Biological Cybernetics. – 2006. – Vol. 94. – P. 97–109.
12. Gandolfo F., Mussa-Ivaldi F.A., Bizzi E. Motor learning by field approximation // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1996. – Vol. 93. – P. 3843–3846.
13. Gomi H., Kawato M. Equilibrium-point control hypothesis examined by measuring arm stiffness during multijoint movement // Science. – 1996. – Vol. 272. – P. 117–120.
14. Gribble P.L., Ostry D.J., Sanguineti V., Laboisiere R. Are complex control signals required for human arm movement? // Journal of Neurophysiology. – 1998. – Vol. 79. – P. 1409–1424.

15. Gurfinkel V.S., Ivanenko Yu.P., Levik Iu.S., Babakova I.A. Kinesthetic reference for human orthograde posture // *Neuroscience*. – 1995. – Vol. 68. – P. 229–243.
16. Haruno M., Wolpert D.M., Kawato M. Mosaic model for sensorimotor learning and control // *Neural Computations*. – 2001. – Vol. 13. – P. 2201–2220.
17. Kuo A.F. An optimal control model for analyzing human postural balance // *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*. – 1995. – Vol. 42. – P. 87–101.
18. Massion J., Alexandrov A.V., Frolov A.A. Why and how are posture and movement coordinated? *Brain Mechanisms for the Integration of Posture and Movement* / ed. S. Mori, D.G. Stuart, M. Wiesendanger // *Progress in Brain Research*. – 2004. – Vol. 143. – P. 13–27.
19. Park S., Horak F.B., Kuo A.D. Postural feedback responses scale with biomechanical constraints in human standing // *Experimental Brain Research*. – 2004. – Vol. 154. – P. 417–427.
20. Peterka R.J. Sensorimotor integration in human postural control // *Journal of Neurophysiology*. – 2002. – Vol. 85. – P. 1097–1118.
21. Welch T.D., Ting L.H. A feedback model reproduces muscle activity during human postural responses to support-surface translations // *Journal of Neurophysiology*. – 2008. – Vol. 99. – P. 1032–1038.
22. Winter D.A. *Biomechanics and motor control in human movement*. – New York: John Wiley and Sons, 1990. – 227 p.
23. Wolpert D.M., Kawato M. Multiple paired forward and inverse models for motor control // *Neural Networks*. – 1998. – Vol. 11. – P. 1317–1329.

THE ORGANIZATION OF THE FEED-FORWARD MOTOR CONTROL DURING HUMAN UPPER TRUNK BENDING

A.V. Alexandrov, A.A. Frolov (Moscow, Russia)

The organization of the motor control during human upper trunk bending is investigated. A two-joint (hip and ankle) biomechanical model of the human body is used. The analysis is performed in terms of the movements along eigenvectors of the dynamic equation (“eigenmovements” or “natural synergies”). Two analyzed natural synergies are called “*H*-synergy” (Hip) and “*A*-synergy” (Ankle) according to the dominant role of corresponding joint in each synergy. Two points of view on the motor control organization in the living systems are discussed: 1) the equilibrium point theory that is based on the control of the “static type”, i.e. the control of the equilibrium position of the biomechanical system, and 2) the theory of the internal neural models that is based on the control of the “dynamic type”, i.e. the direct control of muscle forces that are calculated by the inverse dynamic problem solution taking into account the system geometric and inertial characteristics. The results show that during human upper trunk bending in the sagittal plane both types of the motor control organization are observed. The control in the *H*-synergy is organized according to the first type of control, whereas the control in the *A*-synergy – according to the second one.

Key words: biomechanical model of the human body, trunk bending, synergy, motor control.

Получено 1 июня 2010