

Министерство спорта Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Российский университет спорта «ГЦОЛИФК»

На правах рукописи

Иконникова Екатерина Сергеевна

Влияние координационной тренировки и курса дискретного расслабления
мышц предплечья на сенсомоторные характеристики и эффективность
формирования мануального навыка

1.5.5 – Физиология человека и животных

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук, профессор
Мельников Андрей Александрович

Москва-2026

Оглавление

Введение	6
Глава 1 Обзор литературы	18
1.1 Актуальность мануальных двигательных навыков в быту и спорте...	18
1.2 Физиологические основы управления мануальными движениями ...	20
1.2.1 Иерархическая организация двигательного управления мануальными навыками.....	20
1.2.2 Модульность организации нейромышечных ансамблей на уровне центральной нервной системы.....	33
1.2.3 Сенсомоторная интеграция в управлении движениями.....	35
1.3 Соматосенсорная система в регуляции движений	36
1.3.1 Общее строение проприоцептивной системы.....	37
1.3.2 Связь точности движений с проприоцептивной чувствительностью...	39
1.4 Влияние проприоцептивной тренировки на формирование двигательных навыков	41
1.5 Физиологические механизмы регуляции расслабления мышц	43
1.5.1 Управление мышечным расслаблением со стороны ЦНС.....	43
1.5.2 Структуры головного мозга, ответственные за мышечную релаксацию	44
1.6 Влияние двигательного обучения на биоэлектрическую активность мышц	45
Глава 2 Методы и организация исследования	49
Глава 3 Результаты исследования	65
3.1 Влияние специфической координационной тренировки мануального навыка, программы развития дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения на изменение интегральных показателей эффективности формируемого мануального навыка	65
3.1.1 Количество ошибок и длина пути прохождения лабиринта в группах до и после экспериментального периода тренировок.....	65
3.1.2 Время прохождения лабиринта в группах до и после экспериментального периода тренировок.....	67
3.1.3 Резюме.....	68
3.2 Изучение адаптаций проприоцептивной чувствительности разной модальности под влиянием используемых тренировочных программ, а также взаимосвязи эффективности мануального навыка с пространственной и силовой проприоцептивными способностями.....	69
3.2.1 Влияние тренировочных программ на точность воспроизведения суставных углов.....	69
3.2.2 Влияние тренировочных программ на точность воспроизведения уровня изометрического сокращения при супинации.....	74
3.2.3 Влияние тренировочных программ на точность воспроизведения уровня изометрического сокращения при пронации.....	79
3.2.4 Влияние тренировочных программ на динамику значений интегрального показателя АО воспроизведения усилия.....	85

3.2.5	Взаимосвязь между изменениями силовой и пространственной проприоцептивных способностей в результате тренировок в общей группе тренировавшихся участников исследования.....	86
3.2.6	Взаимосвязь эффективности прохождения лабиринта с силовой и пространственной проприоцептивными способностями предплечья в общей группе участников исследования.....	88
3.2.7	Резюме	92
3.3	Исследование влияния специфической координационной тренировки мануального навыка, программы развития дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения на биомеханическую плавность и суставную скоординированность мануальных движений, а также взаимосвязи качества движений с проприоцептивным контролем.....	94
3.3.1	Влияние тренировочных программ на показатель плавности (SPARC) при прохождении лабиринта в группах за период проведения тренировок.....	95
3.3.2	Влияние тренировочных программ на показатель скоординированности суставов (TotVar) при прохождении лабиринта в группах за период проведения тренировок.....	96
3.3.3	Корреляция показателей плавности (SPARC) и скоординированности (TotVar) с показателями эффективности прохождения лабиринта.....	97
3.3.4	Взаимосвязь плавности и скоординированности прохождения лабиринта с силовой и пространственной проприоцептивными способностями лучезапястного сустава после курса тренировок в общей группе участников исследования.....	100
3.3.5	Резюме	103
3.4	Изучение изменений биоэлектрической активности функционально различных мышечных групп при выполнении мануального навыка, а также их взаимосвязи с эффективностью формируемого навыка в результате специфической координационной тренировки, программы тренировки дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения.....	104
3.4.1	Биоэлектрическая активность мышц верхней конечности в фазах пронации предплечья при прохождении лабиринта. Биоэлектрическая активность агониста <i>m. pronator teres</i> во время пронации предплечья при прохождении лабиринта.....	105
3.4.2	Биоэлектрическая активность антагониста <i>m. supinator</i> во время пронации предплечья.....	106
3.4.3	Биоэлектрическая активность дополнительного антагониста <i>m. biceps brachii</i> во время пронации предплечья.....	107
3.4.4	Биоэлектрическая активность стабилизатора лопатки <i>m. trapezius</i> во время пронации предплечья.....	109
3.4.5	Биоэлектрическая активность стабилизатора предплечья <i>m. triceps brachii</i> во время пронации предплечья.....	110

3.4.6	Биоэлектрическая активность стабилизатора плеча <i>m. deltoideus</i> во время пронации предплечья.....	111
3.4.7	Биоэлектрическая активность стабилизатора плеча <i>m. pectoralis major</i> во время пронации предплечья.....	112
3.4.8	Биоэлектрическая активность агониста <i>m. supinator</i> во время супинации предплечья.....	113
3.4.9	Биоэлектрическая активность дополнительного агониста <i>m. biceps brachii</i> во время супинации предплечья.....	113
3.4.10	Биоэлектрическая активность антагониста <i>m. pronator teres</i> во время супинации предплечья.....	114
3.4.11	Биоэлектрическая активность стабилизатора плечевого пояса <i>m. trapezius</i> во время супинации предплечья.....	116
3.4.12	Биоэлектрическая активность стабилизатора локтя <i>m. triceps brachii</i> во время супинации предплечья.....	116
3.4.13	Биоэлектрическая активность стабилизатора плеча <i>m. deltoideus</i> во время супинации предплечья	117
3.4.14	Биоэлектрическая активность стабилизатора плеча <i>m. pectoralis major</i> во время супинации предплечья	118
3.4.15	Резюме	119
Глава 4 Обсуждение полученных результатов		122
4.1	Влияние тренировочных программ на эффективность формируемого мануального навыка (прохождение лабиринта)	122
4.2	Влияние тренировочных программ на пространственную и силовую проприоцептивные способности, взаимосвязь эффективности мануального навыка с проприоцептивными способностями	127
4.2.1	Влияние тренировок на проприоцептивную точность воспроизведения суставного угла	127
4.2.2	Влияние тренировок на проприоцептивную точность воспроизведения мышечных усилий	130
4.2.3	Взаимосвязь эффективности прохождения лабиринта с силовой и пространственной проприоцептивными способностями предплечья ..	132
4.3	Влияние специфической координационной тренировки мануального навыка, программы развития дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения на биомеханическую плавность и суставную скоординированность мануальных движений, а также их взаимосвязь с проприоцептивным контролем.....	135
4.4	Изменения биоэлектрической активности функционально различных мышечных групп при выполнении мануального навыка в результате специфической координационной тренировки, программы тренировки дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения.....	146
4.4.1	Влияние тренировок на биоэлектрическую активность мышц верхней конечности	146
4.4.2	Влияние тренировок на мышцы-агонисты	147

4.4.3	Влияние тренировок на мышцы-антагонисты	148
4.4.4	Влияние тренировок на второстепенные мышцы-стабилизаторы	151
	Заключение	157
	Выводы	159
	Практические рекомендации	162
	Список сокращений и условных обозначений	163
	Список литературы	166
	Список опубликованных работ по теме диссертации	188
	Приложение 1	191
	Приложение 2	192
	Приложение 3	193
	Приложение 4	195
	Приложение 5	195
	Приложение 6	196
	Приложение 7	196
	Приложение 8	197
	Приложение 9	197

Введение

Актуальность темы исследования. Мануальные двигательные навыки (движения верхней конечностью), а также манипулятивные действия (управление предметами с помощью рук) играют важную роль как в повседневной жизни, так и в спорте [154]. В настоящее время, когда конкуренция и стремление к успеху в современной реальности становятся всё более важными факторами для развития, адаптации к новым условиям, преодоления препятствий и достижения новых профессиональных или личных высот, владение этими навыками может стать ключом к достижению спортивных и профессиональных целей. В быту манипулятивные двигательные навыки помогают повседневно решать различные задачи и проблемы. В спорте высокий уровень мануальной ловкости отличает спортсменов высокого класса от любителей: доказано, что для установления рекорда важна не только физическая подготовка, но и техническое мастерство, требующее точных манипуляций рукой [107]. В хирургии, музыке и других профессиях, требующих высокой точности движений, высокий уровень владения мануальными навыками непосредственно определяет качество профессиональной деятельности.

Формирование любого двигательного навыка – это сложный процесс, сопровождающийся значительной нейропластичностью на всех уровнях нервной системы. Эффективность этого процесса критически важна для спортивных результатов и реабилитации, однако факторы и методические подходы, определяющие успешность обучения новым мануальным двигательным действиям, остаются недостаточно изученными.

Формирование высокого уровня мануальных навыков происходит в процессе координационного обучения, основанного на многократном повторении целевого двигательного действия. По мере повторения действия умение с высоким уровнем сознательного контроля становится автоматизированным навыком, характеризующимся повышенной

спецификацией и экономизацией управления мышцами [4, 128, 162]. Однако в современной спортивной науке и нейрореабилитации продолжается активный поиск новых методических подходов, которые могли бы повысить эффективность этого процесса – сократить время освоения навыка и улучшить его характеристики. Большинство существующих методов совершенствования обучения ориентированы на развитие сенсомоторных процессов, связанных с фазой сокращения мышц: развитие силовых и скоростных способностей, увеличение произвольности сенсомоторного контроля напряжения мышц [80, 177]. Вместе с тем любое циклическое или дискретное движение включает не только фазу сокращения, но и фазу расслабления, эффективность которой определяют скоростно-силовые и координационные показатели двигательного акта [93, 127]. Несмотря на то, что быстрое и точное снижение мышечного тонуса является неотъемлемой частью многих высококоординированных движений в спорте, игре на музыкальных инструментах [93, 167], целенаправленная тренировка способности к мышечному расслаблению практически не изучалась как фактор, влияющий на процесс формирования нового мануального навыка. Остается неясным: как меняются сенсомоторные характеристики формируемого навыка под влиянием тренировки дискретного расслабления целевых мышц и как эта тренировка взаимодействует с традиционной координационной тренировкой – возникает ли синергия или, напротив, интерференция двух типов двигательной практики на уровне различных сенсомоторных процессов. Данное положение и определило направление настоящего исследования.

Степень разработанности темы исследования. Анализ научной литературы показал, что среди факторов, связанных с формированием мануальных навыков, относительно изучены два: влияние двигательного обучения на проприоцептивные способности и характер перестройки активности ведущих и вспомогательных мышц. В то же время такой потенциально значимый фактор, как целенаправленная тренировка способности к мышечному расслаблению, остается практически не изученным. Рассмотрим эти аспекты. Проприоцептивная тренировка играет значительную роль в формировании и улучшении двигательных

навыков [137]. Систематический обзор, проведенный Seo et al. [145], показал, что целенаправленная проприоцептивная тренировка приводит к улучшению проприоцептивных показателей в среднем на 23-43 %, а достигнутые эффекты удерживаются не менее недели. У спортсменов проприоцептивная тренировка улучшает способность поддерживать равновесие, взрывную силу, ловкость и координацию, а также повышает точность технических элементов [177]. В реабилитации пациентов с травмами и неврологическими расстройствами такая тренировка способствует восстановлению моторики и улучшению функциональных возможностей [170, 135].

Кроме того, сам процесс двигательного обучения закономерно улучшает проприоцептивную чувствительность – как пространственную точность воспроизведения суставных углов, так и точность воспроизведения мышечного усилия [145]. В доступной научной литературе отсутствуют исследования, комплексно изучающие взаимосвязь пространственных и силовых проприоцептивных свойств предплечья с биомеханическими и миоэлектрическими характеристиками формируемого тонко-координационного мануального навыка.

Обучение двигательному навыку ведет также к перестройке паттернов активации мышц-агонистов и антагонистов [32]. Это проявляется в снижении амплитуды ЭМГ и переходе от первоначальной повышенной коактивации к сниженной реципрокной активности [104]. На спинномозговом уровне эти изменения связаны с перестройкой реципрокного торможения: в процессе обучения наблюдается повышение уровня возбудимости мотонейронов мышц-агонистов и его снижение для мышц-антагонистов [156]. Однако данные о взаимосвязи этих электрофизиологических перестроек с реальным улучшением двигательной деятельности противоречивы. Систематический обзор показывает лишь слабые корреляции между практикой и изменениями количественных показателей ЭМГ агонистов и антагонистов, что указывает на необходимость поиска иных возможных механизмов [32].

Влияние тренировки произвольной способности к расслаблению ведущих мышц на эффективность двигательного обучения изучено в значительно меньшей степени. Известно, что способность к быстрому и точному расслаблению мышц является важной составляющей эффективного двигательного управления: высокая скорость расслабления определяет скоростные параметры движений, а точность снижения усилия тесно связана с достижениями в спорте и техническим мастерством [104]. Анализ литературы показывает, что тренировка целенаправленного мышечного расслабления крайне редко применяется в спортивной практике и нейрореабилитации и практически не изучалась в контексте ее влияния на формирование координационных навыков. В частности, отсутствуют работы, в которых бы исследовались такие проблемы: 1) способна ли тренировка дискретного расслабления мышц-пронаторов и супинаторов предплечья улучшать эффективность тонко-координационного мануального навыка; 2) каков ее эффект при сочетании с координационной тренировкой – возникает ли синергия или интерференция двух типов обучения.

Таким образом, несмотря на значительный объем исследований в области двигательного обучения, в современной литературе остаются нерешенными следующие вопросы: во-первых, каковы специфические миоэлектрические адаптации функционально различных мышечных групп – агонистов, антагонистов и стабилизаторов – в процессе совершенствования тонко-координационного мануального навыка и как эти адаптации связаны с его эффективностью; во-вторых, каково влияние целенаправленной тренировки способности к дискретному мышечному расслаблению на формирование мануального навыка и его проприоцептивные, биомеханические и биоэлектрические характеристики. Настоящее исследование направлено на восполнение этих пробелов.

Объект исследования: сенсомоторные процессы (биомеханическая гладкость и скоординированность, проприоцептивная чувствительность,

биоэлектрическая активность мышц) формирования тонко-координационного мануального навыка.

Предмет исследования: направленность изменений интегральной эффективности и сенсомоторных процессов формирования мануального навыка под влиянием тонко-координационного обучения, тренировки способности к дискретному расслаблению мышц предплечья и их сочетанного использования.

Гипотеза исследования: предполагается, что двигательное обучение путем повторений мануального навыка (специфической координационной тренировки) совместно с развитием способности к дискретному расслаблению мышц предплечья будет более эффективно, чем эти тренировки, проводимые раздельно. То есть мы ожидаем получить при сочетанном двигательном обучении больший прирост значений показателей эффективности навыка (меньше ошибок и выше скорость прохождения мануального лабиринта), его биомеханической плавности и показателей проприоцептивных способностей (выше точность воспроизведения суставных углов), а также оптимизацию биоэлектрической активности агонистов, антагонистов и стабилизаторов (выраженное снижение уровня активности стабилизаторов и антагонистов).

Цель исследования – выявить специфику изменений сенсомоторных характеристик и эффективности формируемого мануального навыка под влиянием двигательного обучения тонко-координационному навыку, развития способности к дискретному расслаблению мышц предплечья и их сочетанного применения.

Задачи исследования:

1. Оценить влияние специфической координационной тренировки мануального навыка, программы развития дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения на изменение интегральных показателей эффективности формируемого мануального навыка (точность и скорость прохождения лабиринта).

2. Выявить направленность адаптаций проприоцептивной чувствительности разной модальности под влиянием используемых

тренировочных программ, а также взаимосвязь эффективности мануального навыка с пространственной и силовой проприоцептивными способностями.

3. Определить влияние специфической координационной тренировки мануального навыка, программы развития дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения на биомеханическую плавность и суставную скоординированность мануальных движений, а также оценить их взаимосвязь с проприоцептивным контролем.

4. Выявить особенности изменений биоэлектрической активности функционально различных мышечных групп при выполнении мануального навыка, а также их взаимосвязь с эффективностью формируемого навыка в результате специфической координационной тренировки, программы тренировки дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения.

Научная новизна. Принципиально новыми являются результаты, полученные при сравнении влияния тренировки дискретного мышечного расслабления с курсом двигательного обучения и их сочетанного воздействия на точность воспроизведения суставных углов и точность усилий тренируемых мышц предплечья правой руки. Установлено, что тренировки оказывали специфический эффект на проприоцептивную чувствительность разной модальности. Повторение тонко-координационного мануального навыка повышало точность воспроизведения суставных углов, а тренировка дискретного мышечного расслабления была более эффективной в развитии силовой проприоцепции. Сочетанная тренировка, включающая в себя тонко-координационную тренировку и тренировку дискретного расслабления мышц предплечья, оказывала незначительное положительное влияние на обе проприоцептивные способности.

Новые данные получены при изучении интегральных параметров плавности (показатель длины дуги спектра скорости прохождения лабиринта) и скоординированности (показатель дисперсии колебаний суставных углов, объясняемый первыми двумя главными компонентами) движений верхней

конечности при прохождении лабиринта. Установлено, что обучение прохождению лабиринта оказалось эффективным для увеличения скорости прохождения лабиринта и длины проходимого пути, повышения плавности и скоординированности тренируемого двигательного действия. Тренировка дискретного расслабления целевых мышц не вызвала позитивных изменений в скорости и плавности прохождения лабиринта, а значение показателя скоординированности прохождения лабиринта снизилось. Совместное использование разнонаправленных упражнений оказывало минимальное влияние на плавность и скоординированность движения. Повышение плавности связано как с увеличением скорости прохождения лабиринта, так и с ростом пространственной проприоцептивной способности лучезапястного сустава.

Новые данные получены при изучении изменений уровня биоэлектрической активности целевых мышц, вызванных тремя тренировочными программами. Совершенствование навыка в результате регулярных повторений тонко-координационного навыка, а также сочетанной координационной тренировки с дискретным мышечным расслаблением приводило к существенному снижению уровня активности проксимальной мускулатуры, обеспечивающей стабилизацию плечевого пояса, с параллельной оптимизацией дистальной координации: снижением уровня избыточной активности антагонистов при пронации (*m. biceps brachii*) и супинации (*m. pronator teres*), а также агониста при пронации.

В ходе исследования впервые разработана и экспериментально апробирована новая методика тренировки усилий мышц предплечья на основе дискретного мышечного расслабления.

Теоретическая значимость работы состоит в раскрытии физиологических механизмов обучения мануальным навыкам под влиянием тренировок, сочетающих специфическое повторение движений с направленным развитием способности к мышечной релаксации. Результаты и выводы об особенностях биоэлектрической активности функционально различных мышечных групп, а также состоянии пространственной, силовой проприоцепции

и биомеханических показателях плавности движений на разных уровнях владения мануальными навыками дополняют теоретические представления о физиологических механизмах управления движениями.

Практическая значимость. Выводы и положения по результатам исследования могут использоваться в средних и высших учебных заведениях в преподавании таких дисциплин, как биомеханика, физиология мышечной деятельности, в том числе для подготовки методических и практических работ, а также лекций по темам «Физиологические механизмы управления движениями», «Обучение двигательным навыкам», «Физиология сенсорных и двигательных систем».

Методика дискретного расслабления мышц предплечья, а также принцип данного методического подхода, заключающийся в развитии способности дискретно, то есть ступенчато, расслаблять мышцы после их сокращения, приближенного к максимальному, может применяться в тренировочном процессе спортсменов, занимающихся сложно-координационными видами спорта, с целью совершенствования сенсомоторных процессов управления конечностями, а также в двигательной реабилитации пациентов с неврологическими нарушениями в клинко-диагностических центрах неврологии.

Легитимность исследования. Все процедуры исследования были одобрены локальным этическим комитетом ФГБНУ «Российский центр неврологии и нейронаук» (протокол от 27.12.2020 № 12). Все участники исследования предоставили добровольное информированное согласие на участие в исследовании, что соответствует принципам биоэтики.

Методология исследования. Теоретико-методологической основой исследований являются классические и современные представления о нейрофизиологических, биомеханических и миоэлектрических механизмах регуляции движений человека (Городничев Р.М., Шляхтов В.Н., 2022 [6]; Шпаков А.В., Воронов А.В., Фомина Е.В. и др., 2013 [17]), в том числе управления движениями руки (Копта J.A., 1971 [102]; Zatsiorsky V.M.,

Latash M.L., 2008 [178]; Moiseev S., Gorodnichev R., Gerasimenko Y., 2026 [115]), а также теоретико-методологические принципы обучения двигательным навыкам [4, 70, 162, 85, 92, 66, 155].

Проведенное исследование относится к проспективному рандомизированному контролируемому эксперименту с факторным дизайном 2х2. Практически здоровые участники ($n = 40$) были распределены в одну из 4 групп по 10 человек случайным образом. Эффективность тренировок оценивалась относительно контрольной группы без вмешательств. Группы формировались с учетом двух независимых факторов: первый фактор – тонко-координационная тренировка мануального навыка прохождения лабиринта, второй фактор – тренировка способности к дискретному расслаблению мышц предплечья. Внутригрупповым фактором был этап тестирования (до начала проведения эксперимента и после 10 тренировок). В исследовании учитывались международные стандарты CONSORT для неклинических исследований с немедикаментозным вмешательством [31].

Положения, выносимые на защиту:

1. Наибольшей эффективностью для комплекса сенсомоторных показателей формируемого мануального навыка (точность, скорость, плавность и скоординированность движений кисти), а также в оптимизации паттернов ЭМГ-активности обладает специфическая тонко-координационная тренировка. Сочетанное развитие способности к дискретному расслаблению ведущих мышц не оказывает аддитивного позитивного влияния на интегральную эффективность и сенсомоторные характеристики формируемого мануального навыка.

2. Пространственная и силовая проприоцептивные способности предплечья адаптируются специфично к типу тренировочного воздействия: координационная тренировка преимущественно улучшает точность воспроизведения суставных углов, что тесно взаимосвязано с эффективностью мануального навыка, тогда как тренировка дискретного расслабления – точность воспроизведения мышечного усилия.

3. Сочетанная (координационная совместно с релаксационной) тренировка на фоне ее высокой интегральной результативности (увеличение скорости движения) не дает положительного эффекта, а напротив, снижает суставную скоординированность мануального навыка, формируемую при изолированной координационной тренировке, что свидетельствует об интерференции координационного и релаксационного типов двигательного обучения, проявляющейся на уровне кинематической структуры движения.

4. Нейромышечная адаптация развивается только в группах с тонко-координационной практикой (при координационной и сочетанной тренировке), носит иерархически организованный характер и проявляется в согласованном снижении уровня избыточной активности проксимальных мышц-стабилизаторов плечевого пояса и одновременной оптимизации реципрокного взаимодействия дистальных агонистов и антагонистов предплечья (снижении коактивации при супинации, что коррелирует с уменьшением ошибок, и тенденции к ее умеренному росту при пронации).

Степень достоверности результатов исследования. Достоверность результатов исследования подтверждается тщательностью планирования эксперимента, рандомизированным набором участников в достаточном количестве, строгостью проведения всех этапов исследований (все тренировки проведены в специализированной лаборатории под контролем исследователя); использованием современных, информативных и валидных методов исследования: электромиографии (ЭМГ) и ручного тренажера с гониометром Pablo для оценки проприоцептивных способностей, беспроводной ЭМГ-системы Delsys, интегрированной с системой видеозахвата Vicon (оптическая система Vicon. Nexus 2.12; Oxford Metrics Group, Оксфорд, Великобритания) и программного обеспечения Nexus 2.12 (Великобритания) для оценки эффективности, а также биомеханических и миоэлектрических показателей формируемого мануального навыка; выбором адекватных методов статистики для обработки полученных данных с учетом нормальности распределения в программе Statistica v12 StatSoft; построением выводов на основе статистически

значимых результатов; широкой публикацией результатов работы в рецензируемых научных изданиях и представлением их научному сообществу на конференциях разного уровня.

Апробация работы. По теме диссертации опубликовано 13 научных работ, в том числе 2 статьи в журналах, индексируемых в базе Scopus (входящих в перечень ВАК РФ), и 2 статьи в журналах ВАК РФ. Материалы диссертации были доложены и обсуждены на:

- 1) XV Annual International Conference for Students and Young Researchers (Moscow, 2021);
- 2) X Всероссийской с международным участием школе-конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности, посвященной памяти Инесы Бенедиктовны Козловской и приуроченной к году науки и технологий (Москва, 28 июня – 01 июля 2021 г.);
- 3) IX Российской с международным участием конференции по управлению движением, посвященной 95-летию со дня рождения И.Б. Козловской (Казань, 02-04 июня 2022 г.);
- 4) 13-м Международном междисциплинарном конгрессе «Нейронаука для медицины и психологии» (Судак, 2022 г.);
- 5) XXIV съезде физиологического общества им. И.П. Павлова (Санкт-Петербург, 11-15 сентября 2023 г.);
- 6) Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 95-летию кафедры анатомии ГЦОЛИФК и 90-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки Российской Федерации, члена-корреспондента РАМН, профессора Б.А. Никитюка (Москва, 28-29 сентября 2023 г.);
- 7) XI Международном конгрессе «Безопасный спорт-2024» (Санкт-Петербург, 30-31 мая 2024 г.);
- 8) II открытой научно-практической конференции, посвященной 100-летию Великолукского уездного комитета по физической культуре (Великие Луки, 21 марта 2024 г.);

9) Международной научно-практической конференции (Краснодар, 12-13 октября 2023 г.);

10) Международном конгрессе «Нейрореабилитация-2025» (Москва, 09-10 июня 2025 г.);

11) X Российской конференции с международным участием «Управление движением» Научного центра генетики и наук о жизни (Сириус, Сочи, 22-24 апреля 2025 г.);

12) XI Российской конференции с международным участием по управлению движением Motor Control-2026 (Великие Луки, 19-21 мая 2026 г.).

Внедрение. Полученные результаты используются при реализации дисциплин направлений подготовки 49.03.02 – Физическая культура для лиц с отклонениями в состоянии здоровья (адаптивная физическая культура), 1.5.5 – Физиология человека и животных в РУС «ГЦОЛИФК» на кафедре физиологии в дисциплинах «Физиология человека», «Спортивная физиология», «Физиологические механизмы управления движением» и «Актуальные проблемы медико-биологических исследований в спорте» (акт внедрения от 15.05.2026 (Приложение 1)), в ФГБОУ ВО СГМУ (акт внедрения от 18.05.2026 № 35.19/2054 (Приложение 2)), а также в лаборатории анализа движений в Институте нейрореабилитации и восстановительных технологий в ФГБНУ «Российский центр неврологии и нейронаук» (акт о внедрении от 02.06.2026 (Приложение 3)).

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 197 страницах, состоит из введения, 4 глав, выводов, практических рекомендаций, списка сокращений и списка литературы. Содержание диссертации дополнено 9 приложениями. Работа содержит 35 рисунков и 7 таблиц. Библиография включает 179 источников (18 отечественных и 161 иностранный).

Глава 1 Обзор литературы

1.1 Актуальность мануальных двигательных навыков в быту и спорте

Взаимодействие человека при помощи рук с предметами и целенаправленное манипулирование ими является проявлением сложных двигательно-координационных актов и результатом комплексной согласованной работы целого ряда различных физиологических систем под контролем центральной нервной системы (ЦНС) [154]. При этом эволюционно движения, направленные на взаимодействие с каким-либо предметом и имеющие конкретный смысл, практически монополюно принадлежат человеку [4]. Сложно представить современного человека, который не использует какие-либо предметы, все они стали неотъемлемой частью его повседневной, профессиональной и бытовой активности.

Мануальные двигательные навыки — это умения точно и скоординированно управлять движениями кисти и пальцев, а также манипулировать объектами с помощью рук [154]. Такие двигательные навыки имеют важное значение как в повседневной жизни, так и в спорте. В физиологии движений существует термин «манипулятивные навыки». Данный термин, по мнению многих исследователей, имеющий более узкое значение, входит в более широкое понятие «мануальные навыки» и отражает только умения управлять рукой предметами, например, карандашом, кухонными, спортивными предметами [40, 154] или протезами в реабилитации [165]. В спортивных науках — методиках видов спорта, биомеханике спорта термин «манипулятивные навыки» является более распространенным, который охватывает все крупно- и мелкомоторные умения управлять с помощью рук спортивными предметами: мячом, теннисными ракетками, копьем, штангой и так далее [79]. Таким образом, предметом нашего исследования являются мануальные навыки, но в ряде

случаев мы будем использовать термин «манипулятивные навыки» для акцента внимания на управлении предметами с помощью рук.

В быту мануальные навыки помогают выполнять ежедневные задачи, такие как приготовление пищи, уборка или обработка мелких предметов. Умение манипулировать предметами делает выполнение задач более эффективным и экономичным по времени и усилиям, а также повышает самостоятельность и уверенность в собственных силах, что способствует улучшению качества жизни.

Во многих видах спорта мануальные двигательные навыки играют решающую роль. Например, в баскетболе это могут быть навыки дриблинга и пасов, а в теннисе – удары ракеткой. Важно развивать координацию и ловкость рук для улучшения производительности в спорте, которые в основном достигаются через двигательное обучение и координационную тренировку. В исследовании успешности баскетболистов были проанализированы данные 54 матчей чемпионата Европы по баскетболу 2007 года [46]. В результате авторы выявили, что игроки команд-победителей совершали больший процент точных трехочковых бросков, а также делали больше успешных двухочковых штрафных бросков и показывали более высокий процент их реализации. Эти данные указывают на ключевую роль манипулятивных навыков – управления баскетбольным мячом для достижения победы в баскетболе.

В ходе своего исследования, которое проводилось в течение 9-летнего периода, Faber I.R. et al. [67] следили за результатами юных игроков в настольный теннис с целью выяснить шансы на успех в дальнейшей теннисной карьере и установили, что более высокий уровень контроля мяча, включающий управление теннисной ракеткой с помощью руки, связан с меньшим риском выбывания из соревнований по настольному теннису. Аналогичным образом многоуровневый регрессионный анализ показал, что более высокий уровень владения мячом связан с более высокими результатами в будущих соревнованиях [67]. Таким образом, важность мануальных и манипулятивных двигательных навыков для спортивного результата крайне высока, поэтому требуется их внимательное изучение.

1.2 Физиологические основы управления мануальными движениями

Управление движениями – это комплексный процесс, включающий в себя множество различных аспектов, таких как нейромышечные связи, координация движений, равновесие, а также дозирование мышечного усилия. Эти аспекты играют ключевую роль в регуляции движений человека.

Управление мануальными навыками является сложным иерархически организованным процессом, включающим множество нейронных структур и механизмов их взаимодействия. Наиболее важными компонентами организации управления мануальными навыками являются иерархическая организация мануального контроля, впервые показанная Н.А. Бернштейном [4], а затем детально изученная в современных работах [8, 22], модульность организации нейромышечных ансамблей на уровне центральной нервной системы [71, 91], организация активности мышц рук и пальцев кистей в виде мышечных синергий [153, 91, 178, 115, 4] и одновременное использование механизмов управления на основе прямых (feed-forward) и обратных (feed-backward) связей [57, 58], сенсомоторная интеграция [108].

1.2.1 Иерархическая организация двигательного управления мануальными навыками

Система управления мануальными движениями организована иерархически – от высших корковых центров до спинальных мотонейронов. Эта иерархия включает несколько уровней обработки информации [22]: 1) корковый уровень, 2) подкорковый уровень базальных ядер, 3) подкорковый уровень мозжечка и 4) уровень мотонейронов спинного мозга:

1) корковый уровень управления мануальными движениями. Первичная моторная кора (M1) играет ключевую роль в выполнении мануальных движений, особенно для точных и быстрых движений пальцев [106]. Ключевая роль высших мотонейронов первичной моторной коры подтверждается тем, что способность выполнять относительно независимые движения пальцев (точный захват пальцами, противопоставление большого и указательного пальцев) напрямую связана с наличием прямых моносинаптических связей от моторной коры к спинальным мотонейронам мышц кисти, представляющих прямые кортико-мотонейронные проекции в составе кортикоспинального тракта. В частности, у обезьян с меньшей ловкостью пальцев (например, беличьих саймири) синапсы прямых кортико-мотонейронных проекций расположены далеко на дендритах мотонейронов и вызывают лишь слабые и медленные возбуждающие постсинаптические потенциалы, ведущие к активации мышц-синергистов пальцев. У макак (ловких приматов) эти синапсы многочисленны, расположены ближе к соме и генерируют быстрые, мощные возбуждающие постсинаптические потенциалы. Более мощный (крутой, высокоамплитудный и концентрированный во времени) возбуждающий постсинаптический потенциал быстрее достигает порога, является эволюционным преимуществом прямого кортико-мотонейронного пути, обеспечивая своевременную и эффективную активацию высокопороговых (быстрых) двигательных единиц мышц пальцев, избирательную и одновременную активацию групп мышц-синергистов пальцев и кистей, что создает основу для стабильного и независимого движения пальцев [106]. Важное значение движений пальцев в точной координации подтверждается экспериментами, в которых показано участие кортико-мотонейронных путей при удержании предметов с обеспечением жесткости хвата, а также при обеспечении функциональной гибкости рекрутирования мышц в разных комбинациях [105]. Повреждение этих кортико-мотонейронных проекций при наличии интактного кортикоспинального пути ведет к потере индивидуальных и особенно точных и быстрых движений пальцев при наличии медленных движений проксимальных мышц, например, плечевого пояса.

Необходимо отметить, что прямые кортико-мотонейронные проекции происходят не только из первичной коры М1, но также из дополнительной моторной, дорсальной и вентральной премоторной коры (М6) и поясной моторной коры (Cingulate Motor Area) из глубины поясной борозды [60]. Однако их роль второстепенна и связана с подготовкой к движению (предвозбуждение), удержанием позы (активности стабилизаторов), бимануальной координацией или выполнением движений, инициированных внутренними стимулами [105].

Моторная кора критически необходима для обучения новым двигательным навыкам, но не обязательно участвует в воспроизведении заученного навыка. Роль корковых структур в воспроизведении автоматизированных навыков сильно связана с видом навыка: двигательные действия, основанные на врожденных двигательных программах, например, локомоции, или грубые движения (сгибание-разгибание лап у животных) не требуют включения корковых функций при их воспроизведении после обучения [95]. Напротив, точные движения пальцев внутри мануального тонко-координационного навыка абсолютно зависимы от состояния моторной коры [105].

Действительно, в эксперименте, где крысы, которые обучились дважды нажимать на рычаг с точным интервалом в 700 мс, что значительно медленнее их естественного быстрого темпа, с удаленной всей областью коры мозга могли практически точно воспроизводить выученное нажатие лапами [95]. Если моторную кору удаляли до начала обучения, животные оказывались полностью неспособны освоить задачу. Таким образом, авторы прямо показали принципиальное значение коры: она критична для приобретения сложных моторных последовательностей, однако не участвует в их долговременной консолидации и реализации, если они сформированы на основе «базовых» врожденных движений [95]. Однако если навык включает изолированные движения пальцев (как у приматов или человека), то для исполнения такой программы моторная кора, прежде всего первичная М1, остается абсолютно необходимой для воспроизведения мануальных навыков;

2) *регуляция мануальных движений на уровне базальных ядер.* Основные двигательные функции подкорковых структур – базальных ядер включают отбор и инициацию произвольных движений. Это похоже на фильтрацию всех имеющихся в двигательной памяти программ: выбирается и активируется целевая двигательная программа и тормозятся ненужные, что обеспечивает последовательность сложных действий, плавность и своевременность их выполнения [119, 129]. Данные процессы в базальных ядрах протекают следующим образом. Во-первых, это фокусированный выбор оптимальной двигательной программы в данной ситуации. Во-вторых, базальные ядра влияют на амплитуду, скорость и силу предстоящего движения. В-третьих, они запускают выбранную целевую программу через растормаживание таламуса. При этом происходит активное торможение ненужных движений, избыточных поз и рефлексов, которые могли бы нарушать целесообразные сокращения главных мышц [119]. Эти функции в системе базальных ядер реализуются за счет прямого и косвенного путей. Прямой путь – это механизм активации необходимого двигательного действия. Вначале активирующий сигнал поступает из коры (за несколько десятков мс до запуска движения) к полосатому телу (стриатуму), которое ингибирует тормозную активность внутреннего сегмента бледного шара и ретикулярной части черной субстанции, что ведет к растормаживанию двигательных ядер таламуса. В свою очередь таламус начинает активировать те программы моторной коры, которые составляют целевое движение. Непрямой (косвенный) путь, напротив, оказывает тормозное влияние на конкурирующие двигательные программы, которые в данный момент не нужны. Ход его проекций сложен: от коры активирующий сигнал идет в стриатум, тормозящий наружный сегмент бледного шара, который прекращает тормозить субталамическое ядро; нейроны субталамического ядра усиливают активацию внутреннего сегмента бледного шара, что в свою очередь усиливает торможение двигательных ядер таламуса, предупреждая запуск лишних двигательных программ [119]. Активность обоих путей регулируется дофамином из компактной зоны черной субстанции, нормальное содержание которого в конечном итоге в большей мере активирует

целевое произвольное движение и лишь незначительно растормаживает программы, ингибируемые косвенным путем базальных ядер [119].

В последние годы значительно углубилось понимание роли базальных ядер в управлении мануальными движениями. Эти функции были изучены в отношении контроля точного захвата предметов [131]. В этом движении базальные ганглии имеют более сложные функции – они выполняют настройку точного хвата предметов и регуляцию исполнения этой преднастройки. Авторы предположили, что, во-первых, существуют две задачи, решаемые разными структурами базальных ядер: 1) планирование параметров захвата и 2) исполнение запланированных параметров захвата. Выполнение первой задачи происходит перед запуском двигательной команды и реализуется системой передних базальных ядер: передней частью хвостатого ядра, передней частью скорлупы и наружным сегментом бледного шара. Они активируются, когда планируется необходимая для решения двигательной задачи сила захвата с учетом веса предмета и его формы на основе зрительной информации о предмете или прошлого опыта. То есть передние ядра базальных ганглий, ответственные за планирование захвата, активируются до касания рукой предмета [131]. Система задних структур базальных ядер (внутренняя часть бледного шара, субталамическое ядро и задняя часть скорлупы) ответственна за кодирование параметров силы захвата. Активация указанных структур ассоциируется с величиной силы сжатия предмета и скоростью нарастания силы, то есть быстротой сжатия. Их активность растет пропорционально прилагаемому усилию. Реализация силовых параметров захвата тесно связана с сенсомоторной интеграцией, еще одной важной функцией базальных ядер во время захвата. То есть трансформация предварительной зрительной информации об объекте (величина, тяжесть, упругость и другие) в адекватную программу захвата происходит в системе базальных ядер. Для доказательства этого авторы проводят эксперимент с пациентами, у которых поражены базальные ядра. Такие пациенты не могут масштабировать силу хвата под размер объекта. Если предмет большой, но легкий, здоровый человек все равно приложит чуть больше силы

«на всякий случай» [76], но пациент с инсультом в области базальных ядер либо сожмет его с неадекватно огромной силой, либо не сможет рассчитать ее в соответствии с размерами объекта [59]. При поражении базальных ядер возникает феномен избыточной силы захвата, то есть человек давит на предмет гораздо сильнее, чем это физически необходимо, что является следствием нарушения тормозного контроля [114]. Таким образом, главная роль базальных ядер в мануальных навыках заключается в обеспечении точного соответствия прикладываемой силы свойствам предмета и условиям задачи. Они делают это через предварительную настройку (прогнозирование) силы системой передних ядер и физическую реализацию динамики силы системой задних ядер, одновременно интегрируя сенсорную информацию и тормозя чрезмерные или несвоевременные реакции. Важно отметить, что авторы не рассматривают описанные функции базальных ядер как исключительно специализированные для планирования захвата, не отличая их от функций ассоциативной, сенсомоторной коры и мозжечка, поскольку схожие задачи решают и другие структуры мозга. Однако они выделяют уникальные специфические функциональные проявления базальных ядер в этих задачах планирования, которые не могут дублироваться другими структурами в той же мере.

Современные представления о роли базальных ядер в регуляции двигательных функций расширены в отношении понимания вклада дорсолатерального (верхнебоковая часть) и дорсомедиального (верхнецентральная часть) стриатума (хвостатого ядра и скорлупы) в регуляции движений [52]. Авторы на крысах экспериментально доказали, что ассоциативная дорсомедиальная сеть стриатума критически необходима для раннего обучения двигательному навыку, а сенсомоторная дорсолатеральная сеть необходима для воспроизведения автоматизированных навыков, она может обучать и управлять движением через филогенетически более древние пути – напрямую в мозговой ствол, минуя кору. Авторы считают, что базальные ганглии не просто выбирают действия и не просто регулируют их энергичность. В процессе обучения они перестраивают свои пути прохождения информации, чтобы научиться задавать точную кинематику

движения. Этот выученный паттерн затем хранится в сенсомоторной дорсолатеральной сети и может регулировать действия независимо от моторной коры, воздействуя через подкорковые сети на ствол мозга, а ассоциативная дорсомедиальная сеть нужна только в начале обучения, пока навык не автоматизирован [52];

3) *регуляция мануальных движений на уровне мозжечка.* Мозжечок функционирует как сервомеханизм, то есть система обнаружения «двигательной ошибки» и уменьшения разницы между намеченным (целевым) и фактически выполненным (результатирующим) движением. Он работает как в режиме реального времени (во время самого движения), так и на перспективу (в форме двигательного обучения), отслеживая и предупреждая появление двигательных ошибок. Нейронные сети мозжечка не контактируют с низшими мотонейронами и не вызывают мышечных сокращений. Электрическое раздражение мозжечка не вызывает каких-либо осознанных ощущений или какую-либо мышечную активность. Однако мозжечок играет фундаментальную роль в управлении движениями, особенно в координации, точности и временной организации моторных актов. У пациентов с повреждением мозжечка наблюдаются нарушения координации с постоянными ошибками в направлении, ритме и амплитуде движений [129].

Из трех анатомо-функциональных регионов мозжечка — вестибулоцеребеллума, спиноцеребеллума и цереброцеребеллума ведущую роль в регуляции мануальных движений имеет последняя структура. Цереброцеребеллум связан с корой больших полушарий через корково-пункто-церебеллярные пути и играет ведущую роль в планировании, инициации и тонкой настройке сложных произвольных движений, включая мануальные действия [118].

Среди множества двигательных функций мозжечка можно выделить генерацию прямых (forward model) и обратных (inverse model) типов внутренних моделей движения, коррекцию сенсомоторных ошибок и предсказательное

управление на их основе [89, 172, 4, 113], которые позволяют понять механизмы работы мозжечка.

Мозжечок имеет важное значение для генерации прямой внутренней модели двигательного действия (forward model) – как предсказание сенсорных последствий движений (через лазающие волокна и оливу, а также мшистые волокна) и обратной внутренней модели двигательного действия (inverse model) – как формирование моторных команд для достижения желаемого результата движения (через сигналинг в направлении от зубчатого ядра через таламус в моторную кору) [172, 4, 113]. Прямая модель, наиболее доказанная двигательная функция мозжечка, предсказывает сенсорные последствия моторных команд. Мозжечок, получив копию моторной команды, созданной обратной моделью, генерирует ожидаемые ощущения по механизму прямой модели. Когда мозг посылает команду мышце, прямая модель в мозжечке прогнозирует, как изменится положение конечности и какая сенсорная обратная связь поступит при выполнении действия. Если использовать упрощенное сравнение, то прямая модель – это механизм, превращающий копию моторной команды (эфферентную) в предсказание будущих ощущений [113]. Обратная модель (inverse model) представляет механизм вычисления моторной программы, которая формируется на основе цели действия. То есть обратная модель – это механизм вычисления моторной команды на основе цели [149, 5, 96]. Механизм генерации моторной команды – «обратный», то есть формируется команда на основе еще не достигнутой цели. Например, человеку нужно перейти дорогу: цель – стоять через дорогу, а для достижения этой цели формируется «обратная модель» команды мышцам – программа работы мышц для перехода через дорогу. Можно представить следующую упрощенную схему управления движениями, в которой происходит генерация прямой и обратной модели движений с участием мозжечка. Вначале в ассоциативных лобных и теменных зонах коры мозга генерируется цель (смысл движения). Далее с участием базальных ядер, стволовых и корковых двигательных центров и в меньшей степени – с участием мозжечка на основе цели генерируется обратная модель, то

есть моторная программа достижения цели. Так появляется требуемая программа действия до начала движения для достижения цели. Сформированная команда после предварительной проверки ее вероятного результата на соответствие цели из моторных центров расходится к мышцам для реализации движений, а эфферентная копия этой команды одновременно посылается в мозжечок и некоторые сенсорные области. Прямая модель уже главным образом в мозжечке получает эфферентную копию и предсказывает сенсорные последствия. Если предсказание не совпадает с реальной обратной связью (feedback, или афферентная информация от реально сокращающихся мышц), прямая модель обновляется, а также может влиять на коррекцию команды в реальном времени [172, 89]. Таким образом, обратная внутренняя модель генерирует команду до движения, а прямая внутренняя модель использует ее для предсказания сенсорного результата движения. Поскольку сенсорная обратная связь имеет значительные задержки (50-200 мс для проприоцепции и еще больше для зрения), то именно мозжечок использует прямые и обратные модели движений для предсказания результатов действия, чтобы компенсировать эти задержки и обеспечить быструю, плавную коррекцию движений «онлайн» [89, 113, 148]. Такое управление движениями называется feed-forward-контроль, или предсказательное управление, и оно базируется на вышеописанных прямой и обратной моделях. Прямая модель получает эфферентную копию моторной команды и предсказывает будущие сенсорные последствия (например, где окажется рука). Это предсказание можно использовать до и во время движения для быстрой коррекции, не дожидаясь медленной обратной связи от органов чувств, возникающих во время самого движения. Следовательно, двигательная коррекция первоначально происходит на основе внутреннего прогноза, а не реальной сенсорной информации. Обратная модель (inverse model) может опираться на этот прогноз. Например, если прямая модель предсказала, что при текущей команде результат отклонится от цели, система может скорректировать команду, используя обратную модель с учетом ошибки. Это образует замкнутый контур: цель → обратная модель → рассчитанная

команда → эфферентная копия → прямая модель → предсказание → сравнение с целью → корректировка обратной модели → движение [89, 4, 113, 10, 148].

Рассматривая двигательные функции мозжечка, важно выделить их отличия от функций базальных ядер. Ключевые различия двигательных функций можно сформулировать так: базальные ядра отвечают на вопрос «что делать», обеспечивая выбор действий, тогда как мозжечок отвечает на вопрос «как сделать», обеспечивая тонкую настройку движений [55]. Функциональные различия этих структур были показаны в процессе двигательного обучения [55]. По мнению Doya K., базальные ганглии играют ключевую роль в «обучении с подкреплением», опираясь на дофаминергические сигналы вознаграждения. Мозжечок, напротив, задействован в механизме «обучения с учителем», используя сигналы ошибки от нижних олив для коррекции моторных команд. Это позволяет достигать высокой точности и плавности движений [55]. Таким образом, важное функциональное разделение мозжечка и базальных ядер в обучении состоит в том, что базальные ядра преимущественно реализуют обучение на основе оценки исходов действий и их ценности, тогда как мозжечок участвует в обучении на основе сенсорной ошибки и предсказания динамики движения. Однако современные данные подчеркивают, что это различие носит не абсолютный, а предпочтительный характер, так как оба механизма взаимодействуют для обеспечения эффективного двигательного обучения [55, 152]. Например, анализ механизмов нарушений силовых параметров кистевого хвата при поражениях мозжечка и базальных ядер указывает на следующие их различия. Поражения мозжечка вызывают избыточную силу хвата и нарушение координации между силой сжатия и нагрузкой [68, 146]. Однако мозжечковые дефициты часто характеризуются несоответствием реактивных ответов на неожиданные возмущения (то есть, как описано ранее, расчет прямой модели, прогнозирующей сенсорные последствия), тогда как при патологии базальных ядер больше страдает предсказательное программирование силы на основе ожиданий и зрительных свойств объекта. Так, Nowak & Hermsdörfer [121] показали, что пациенты с дисфункцией базальных ганглий (болезнь Паркинсона и тик руки) не используют априорное знание о центре массы объекта для

планирования предстоящих захватов. В частности, все пациенты демонстрировали превышение силы захвата независимо от того, опускался груз ожидаемо или неожиданно [121].

Таким образом, если вернуться к прямой и обратной внутренним моделям движения, то можно заключить, что при мозжечковой патологии нарушается прямая внутренняя модель, отвечающая за предсказание сенсорных последствий движения, а при патологии базальных ядер нарушается обратная внутренняя модель, обеспечивающая расчет моторной команды, необходимой для достижения желаемого сенсорного состояния (цели), и, как следствие, – тоже двигательные нарушения;

4) уровень спинного мозга в регуляции мануальных движений. В передних рогах серого вещества шейно-грудного утолщения спинного мозга находятся альфа-мотонейроны (альфа-МН), которые иннервируют мышцы плеча, предплечья и кистей [119, 129].

При этом соблюдается соматотопия расположения мотонейронов в передних рогах: в медиальной зоне (спинномозговая пластинка VII по классификации Б. Рекседа, ближе к центру) лежат альфа-МН, которые иннервируют проксимальные мышцы рук, например, плеча, и мышцы туловища, а в латеральной зоне (спинномозговая пластинка IX по классификации Б. Рекседа, ближе к краю) – альфа-МН, которые иннервируют дистальные мышцы (предплечье, кисть, пальцы). Мотонейроны мышц рук располагаются в определенных сегментах верхнегрудных и шейных позвонков. В сегментах C5-C6 располагаются альфа-МН, контактирующие с проксимальными мышцами плечевого пояса и плеча, например, дельтовидная, двуглавая мышца плеча. Прямой корковый контроль здесь выражен меньше всего. Эти мышцы в основном управляются через проприоспинальные интернейроны, получающие входные сигналы от кортикоспинального тракта. Важной особенностью этого отдела является высокая зависимость активности альфа-МН от рефлексов спинного мозга, например, стретч-рефлекса, сухожильного рефлекса или тактильной информации [116]. В ниже расположенных сегментах C7-C8

находятся альфа-МН, контактирующие с разгибателями запястья и пальцев, а также сгибателями этих мышц. Здесь отмечаются невыраженные прямые кортико-мотонейронные синапсы, которые усиливают скорость и точность сокращения этих мышц [116, 105]. В ниже-шейном сегменте С8 и верхне-грудном сегменте Т1 находится основная часть альфа-МН, иннервирующих дистальные мышцы кисти: мышцы большого пальца, мизинца, межкостные мышцы, отвечающие за самые точные движения пальцев, то есть тонкую координацию кисти [105]. Это главный центр управления кистью. Здесь выявлен пик плотности прямых кортико-мотонейронных проекций, находится 18 % кортикоспинального тракта и почти отсутствуют спинальные рефлексy [105]. В результате управление этими мышцами пальцев полностью контролируется корковыми двигательными центрами.

Важной особенностью регуляции мануальных движений на спинальном уровне является наличие двух анатомически и функционально различных систем интернейронов, обеспечивающих координацию: проприоспинальных (межсегментарных) нейронов и сегментарных интернейронов (внутри одного сегмента серого вещества) [106, 105]. Проприоспинальная система обеспечивает коммуникации между разными сегментами спинного мозга (сегменты С3-С4 и другие), и для этих целей указанные нейроны обладают длинными аксонами. Эта система более старая, функционально активная у эволюционно более древних млекопитающих, однако у приматов, особенно человека, – в норме, менее активна в управлении дистальными мышцами и тонкой моторике кисти [106, 105]. Проприоспинальная система у приматов играет важную роль в интеграции мультисегментарных движений и принимает минимальное участие в регуляции дистальных мышц, то есть осуществляет межмышечную координацию между шейным и поясничным отделами или между разными уровнями шейного утолщения (например, связь проксимальных и дистальных мышц руки). Вместе с тем проприоспинальная система критически важна для восстановления грубых движений после повреждения кортикоспинального тракта.

Сегментарные интернейроны, расположенные в пределах одного-двух сегментов спинного мозга, имеют короткие (на 1-2 сегмента) аксоны, получают массивные корковые проекции и создают необходимый широкий фон возбуждения, обеспечивающий стабилизирующую роль для проксимальных суставов во время выполнения точных движений пальцев [106, 105]. Считается, что около половины (59 %) синаптических контактов от всех кортикоспинальных проекций оканчиваются на сегментарных интернейронах [116]. Важное функциональное значение сегментарных интернейронов заключается в: 1) обеспечении рефлекторных, позных синергий и коконтракций антагонистов, 2) реализации стабилизации суставов руки через формирование фоновой активности альфа-МН и 3) регуляции фокусировки сокращения мышц пальцев (точность движений) через кортикоспинальное торможение [106, 105].

Спинномозговые альфа-МН, иннервирующие мышцы кисти, обладают уникальными свойствами, необходимыми для управления со стороны корковых мотонейронов. Эти нейроны слабо вовлечены в моносинаптические рефлекторные цепи. В отличие от мышц голени (камабловидная мышца) или плеча мышцы кисти не имеют выраженной спинальной рефлекторной поддержки. Это позволяет коре «обходить» жесткие рефлекторные дуги и напрямую управлять мышцами, создавая любой паттерн активности мануальных мышц [106, 105]. Кроме того, на уровне этих альфа-МН фактически отсутствует рекуррентное (возвратное) торможение со стороны клеток Реншоу. Этот механизм обычно ограничивает частоту разряда мотонейронов в постуральных мышцах нижних конечностей. Его отсутствие в мотонейронах, иннервирующих мышцы кисти, позволяет развивать очень высокую частоту импульсации, необходимую для быстрых баллистических движений пальцев [106, 105]. Наконец, эти сегменты спинного мозга имеют высокое содержание тел бета-мотонейронов, которые обеспечивают одновременную иннервацию как экстрафузальных, так и интрафузальных волокон мышечных веретен, что обеспечивает проприоцептивную чувствительность даже при укорочении мышцы при растяжении кистевых мышц во время точного захвата [106, 105].

1.2.2 Модульность организации нейромышечных ансамблей на уровне центральной нервной системы

Феномен «модульности организации управления движениями» состоит в том, что существует фундаментальная проблема управления движениями, сформулированная Н.А. Бернштейном как «проблема избыточности степеней свободы» [4]. Прямой контроль над всеми мышцами, участвующими в любом движении, невозможен по следующим причинам. Человеческое тело обладает значительным числом степеней свободы (свыше 250), что обеспечивается сложной системой суставов и кинематических цепей с участием более 600 мышц. При прямом мышечном контроле во время разных движений мозгу пришлось бы в реальном времени вычислять и выдавать индивидуальный сигнал для каждой мышцы, а затем согласовывать их между собой с учетом биомеханики, инерции, взаимных влияний и других условий. Это ведет к колоссальной вычислительной перегрузке ЦНС, которая нереализуема даже у человека. Поэтому эволюция ЦНС привела к выбору принципа управления мышцами через модульность как способ управления мышцами через организацию нейрональных модулей в ЦНС [71]. Эта модульность выражается в функциональных единицах контроля активности мышц, что существенно упрощает управление сложными движениями.

Функциональный модуль одновременно активирует сразу целую группу мышц в определенных пропорциях, что проявляется в мышечной синергии. Вследствие модульности управления мышцами сумма команд сжимается с многомерного (десятки мышц) до низкоразмерного (несколько синергий).

В работах Flash & Bizzi [71] термин «мышечная синергия», изначально введенный Н.А. Бернштейном, и термин «нейромышечный модуль» тесно связаны, но описывают разные уровни организации управления. Под мышечной синергией понимается наблюдаемый на выходе паттерн коактивации группы мышц, работающих в фиксированных пропорциях.

Синергия описывает, какие мышцы и с каким относительным весом одновременно включаются в движение, чаще всего синергии определяются по синхронной электромиографической активности разных мышц [115, 4].

Модуль в данном контексте представляет уже нейрональный ансамбль, состоящий из пула спинальных интернейронов или, на другом уровне, группы кортикальных нейронов, который генерирует мышечную синергию. Авторы указывают, что «спинальные интернейроны организованы в функциональные модули, каждый модуль активирует определенный набор мышц в характерных пропорциях в виде мышечной синергии». Таким образом, модуль – это структурно-функциональная единица самой ЦНС, а мышечная синергия – это ее мышечно-двигательное проявление на периферии. В более широком смысле термин «модуль» иногда относят ко всей функциональной цепочке «нейроны – мышцы» (нейромышечный модуль).

Ключевыми особенностями модульной регуляции, которые приводятся в работе Flash & Bizzi [71], являются: а) спинальные мышечные синергии как базовые блоки, б) комбинаторный принцип образования модулей, в) двойной корковый контроль («старая» и «новая» моторная кора) и г) иерархическая организация модулей. Первая особенность (спинальные мышечные синергии) означает, что функциональные модули образуются из интернейронов спинного мозга и каждый модуль ответственен за активацию определенной группы мышц в жестко заданных пропорциях [141]. Комбинаторный принцип раскрывается в том, что количество таких спинальных синергий ограничен и используется как алфавит: разные движения и даже разные типы поведения строятся путем линейного комбинирования одних и тех же модулей с изменяемыми временными задержками и масштабирующими коэффициентами [29]. Несмотря на ограниченность числа модулей, их сочетание порождает бесконечное разнообразие комбинаций. Двойной корковый контроль означает, что ростральная – «старая» часть моторной коры действует на мотонейроны опосредованно, через спинальные интернейрональные пулы, формирующие модули синергий. А каудальная – «новая» моторная кора содержит кортико-

мотонейрональные проекции, которые напрямую контактируют с мотонейронами, обеспечивая более тонкий, независимый от синергетических модулей, контроль [133]. Иерархическая организация модулей подразумевает наличие модулей на разных уровнях центральной нервной системы – от коры больших полушарий до исполнительной периферии. Логика иерархии заключается в управлении вышерасположенными модулями нижележащих модулей, которые уже реализуют скоординированные паттерны активации. Авторы выделяют следующую нисходящую последовательность иерархии: 1) корковые модули (ростральная и каудальная зоны М1) → 2) спинальные модули (интернейрональные пулы) → 3) мышечные синергии (исполнительный паттерн коактивации мышц) → 4) кинематические и динамические примитивы (кинематические примитивы: стереотипные геометрические или временные шаблоны движений в пространстве суставов или рабочих частей тела; динамические примитивы: обобщенные блоки управления, включающие дискретные и ритмические движения, а также настройку жесткости конечности) [71]. Таким образом, модульность организации движений в ЦНС состоит в иерархической комбинаторной стратегии управления мышцами: немногочисленные нейронные ансамбли-модули на спинальном и корковом уровнях рекомбинируются во времени, обеспечивая одновременно экономичность и богатство двигательного репертуара [71].

1.2.3 Сенсомоторная интеграция в управлении движениями

Сенсомоторная интеграция в управлении движениями означает фундаментальный принцип, обеспечивающий взаимодействие сенсорной (тактильной, проприоцептивной, зрительной, вестибулярной) информации с моторными командами для точного управления движениями, особенно в контексте мануального управления и хватательных движений руки [154]. Под

сенсомоторной интеграцией понимают способность мозга использовать данные от органов чувств (зрение, осязание, проприоцепция, равновесие) для планирования и выполнения движений [3, 171]. При мануальных движениях мозг получает информацию о предмете (где он находится, какого размера, веса и формы), а также о внешних условиях и движении руки (где находится кисть, по какой траектории она движется). Эти данные объединяются ЦНС, эффективность которой позволяет строить оптимальный план действия. ЦНС во время движения постоянно корректирует этот план по обратной связи, которая также происходит из сенсорных систем [62]. Эта способность мозга к эффективной сенсорной интеграции развивается при занятиях спортом, особенно в видах с участием рук, например, в гандболе [83], или игре на музыкальных инструментах [154], а нарушается при многих заболеваниях или в процессе старения [112, 62].

Таким образом, в представленных в данном обзоре исследованиях, охватывающих различные аспекты нейрональных механизмов управления мануальными движениями, указывается на сложность, иерархическую многоуровневость и сенсомоторную интеграцию нервно-мышечных процессов для обеспечения точного и скоординированного управления движениями кисти при взаимодействии с объектами. Однако данные механизмы остаются не полностью изученными, что подтолкнуло нас к дальнейшим исследованиям этих проблем физиологии движений.

1.3 Соматосенсорная система в регуляции движений

Соматосенсорная система играет ключевую роль в регуляции движений человека. Эта система включает в себя механизмы восприятия различных сигналов о состоянии тела в пространстве, таких как прикосновения, давление, температура и положение конечностей и тела в пространстве и усилия мышц.

Эти сигналы обрабатываются ЦНС, что позволяет организму реагировать на внешние стимулы и поддерживать устойчивость при выполнении разнообразных движений. Изучение соматосенсорной системы имеет огромное значение для понимания принципов управления движениями и помогает разрабатывать методики реабилитации при нарушениях координации и чувствительности [123]. Экспериментальные данные указывают на возможность коррекции и улучшения выполнения точных и координированных движений рук через специальные тренировки соматосенсорной системы [47].

1.3.1 Общее строение проприоцептивной системы

К основным проприоцепторам относятся: 1) мышечные рецепторы растяжения (датчики длины) – мышечные веретена; 2) сухожильные рецепторы растяжения (органы Гольджи); 3) рецепторы суставного угла в оболочках и капсулах суставов (органы Руффини) [132].

Рецепторный аппарат мышечных веретен образован интрафузальными мышечными волокнами. В отличие от обычных (экстрафузальных), являющихся чисто моторными элементами скелетных мышц, интрафузальные волокна, обладая чувствительностью к растяжению, информируют ЦНС о длине и скорости изменения длины мышцы в покое и при совершении движения [132]. Сенсорная часть экстрафузальных волокон находится в центре и содержит рецепторы, которые представлены окончаниями чувствительных нейронов. На сократительной части мышечного веретена, которая состоит из поперечнополосатых интрафузальных волокон, заканчиваются тонкие двигательные волокна. Эти волокна представляют собой аксоны гамма-мотонейронов спинного мозга [130], которые регулируют уровень активности интрафузальных волокон мышечных веретен и, следовательно, уровень чувствительности к растяжению [119].

Органы Гольджи находятся в сухожилиях и представляют собой гроздевидные чувствительные окончания, которые реагируют на натяжение сухожилий [132]. В сухожилиях также можно найти пачиниподобные тельца Гольджи-Маццони, которые имеют высокий порог возбуждения и реагируют только на сильное растяжение сухожилий [132].

Суставные рецепторы включают четыре основных типа сенсорных нервных окончаний. Три из них являются инкапсулированными (покрыты капсулой) рецепторами: тельца Руффини, тельца Пачини и органы Гольджи, а один рецептор представляет систему неинкапсулированных свободных нервных окончаний [179]. Кроме этого, суставные рецепторы можно разделить по скорости адаптации к стимулу: а) быстро адаптирующиеся рецепторы – тельца Пачини и органы Гольджи, регистрирующие начало движения и вибрацию, и б) медленно адаптирующиеся – окончания Руффини, обеспечивающие постоянный сигнал о положении сустава [119, 179].

Афферентные импульсы от мышечно-суставных рецепторов туловища и конечностей направляются в спинной мозг по афферентам разных типов. По классификации Ллойда-Ханта выделяют: 1) Ia-афференты, идущие от аннулоспиральных окончаний мышечных веретен, они толстые (12-20 мкм), быстрые (70-120 м/с), идущий сигнал фазический и тонический на растяжение; 2) Ib-афференты, идущие от сухожильных органов Гольджи, они также толстые (12-20 мкм), скоростные (70-120 м/с), реагируют на напряжение мышцы; 3) II-афференты, идущие от вторичных (цветковых) окончаний мышечных веретен, а также от некоторых суставных и кожных механорецепторов, они тонкие (диаметр 6-12 мкм) и медленные (скорость 30-70 м/с); 4) III-афференты – тонкие миелинизированные (2-5 мкм, скорость 3-30 м/с), включают некоторые механорецепторы, но в основном идут от ноцицепторов и терморецепторов, а также механорецепторов; 5) IV-афференты – немиелинизированные (0,5-2 мкм, скорость 0,5-2 м/с), они несут информацию о боли и метаболическом состоянии внутренней среды [168, 111]. Перечисленные афференты частично образуют синаптические контакты с мотонейронами, формируя простейшие рефлекторные

дуги для элементарных движений, а частично передают информацию по восходящим путям к высшим структурам ЦНС [119]. Проводящие пути от проприоцепторов в основном совпадают с путями для передачи информации от кожных рецепторов. Основные восходящие пути включают пути Голля и Бурдаха, которые образуют синаптические контакты в клиновидных ядрах ствола мозга, а затем информация направляется вентро-заднелатеральному ядру таламуса и далее – в соматосенсорную зону коры, находящуюся в постцентральной извилине [119]. Кзади от постцентральной извилины расположена ассоциативная соматосенсорная кора, которая не только считывает чувствительную информацию, но и определяет положение предмета в пространстве, его характеристики (цвет, форму, размеры и т. д.), интегрируя данные для формирования целостной картины внешнего мира. Копия проприоцептивной информации от проприоцепторов поступает в мозжечок по передним и задним спинномозжечковым путям Флексига и Говерса, относящимся к бессознательным проприоцептивным путям [119].

Большую роль в интеграции проприоцептивной информации и информации от других сенсорных систем играет и теменная ассоциативная область коры, где формируется интегральная «схема тела» и возникает целостное представление о положении собственного тела в окружающей среде, о том, как вписывается организм в пространственные связи и отношения внешнего мира [3, 7, 11, 119].

1.3.2 Связь точности движений с проприоцептивной чувствительностью

Изучение связи проприоцептивной чувствительности с точностью движений имеет огромное практическое значение, поскольку позволяет понять механизмы управления движениями и разработать эффективные методики реабилитации при нарушениях этой функции.

На основании результатов многих исследований [132, 139, 147, 170] можно сделать вывод о тесной связи между проприоцептивной чувствительностью и точностью движений. Повышение уровня проприоцептивной чувствительности с помощью специальных упражнений может способствовать улучшению контроля над движениями и снижению вероятности ошибок [132]. Доказано, что развитие проприоцептивной чувствительности может быть важным направлением в реабилитации и в спортивной подготовке, так как проприоцептивная чувствительность обеспечивает более эффективное управление движениями и предотвращение травм [135].

Проприоцептивная чувствительность играет ключевую роль также в спорте. Это проявляется в оценке положения тела, в повышении эффективности коррекции движений, в улучшении координации и ловкости движений тела и его частей [82]. Установлено, что уровень спортивной квалификации элитных спортсменов, занимающихся аэробной гимнастикой, плаванием, спортивными танцами, бадминтоном и футболом, положительно связан с проприоцептивной точностью движений в голеностопном и плечевом суставах [81]. Кроме того, элитные серферы обладают более высокой проприоцептивной чувствительностью голеностопного сустава по сравнению с менее квалифицированными спортсменами [54], а наивысшая проприоцептивная точность в локтевом суставе связана с лучшими показателями бросков в баскетболе [147], дартсе [69]. С другой стороны, снижение проприоцептивной чувствительности коррелирует с более высокой вероятностью получения травмы [36]. Дефицит проприоцептивных сигналов может нарушить мышечный тонус, постуральную устойчивость [138, 132], а также ухудшить пространственные и временные аспекты произвольных движений [170]. Эти литературные данные указывают на важность проприоцептивной точности в управлении движениями, однако особенности адаптации соматосенсорной системы при обучении и разных тренировочных воздействиях остаются практически не изученными.

1.4 Влияние проприоцептивной тренировки на формирование двигательных навыков

Проприоцептивная тренировка играет значительную роль в совершенствовании сенсомоторных способностей, лежащих в основе обучения двигательным навыкам у человека [170, 21]. Исследование влияния проприоцептивной тренировки на формирование двигательных навыков имеет большое значение для понимания механизмов обучения и разработки эффективных методик тренировок и двигательного обучения для спортсменов, реабилитации пациентов после травм и улучшения моторики у детей с нарушениями развития. В этом аспекте заслуживает внимание работа [47], в которой главный вопрос заключался в том, можно ли тренировать проприоцепцию как отдельный навык, и если да, то поможет ли эта тренировка одновременно повысить эффективность двигательного обучения. В эксперименте две группы участников должны были, ориентируясь исключительно на проприоцептивные и тактильные ощущения, достигать определенных пространственных углов с помощью сгибания/разгибания запястья. Экспериментальная группа получала обратную связь о сгибании запястья в виде тактильной вибрации, сигнализирующей о правильности сгибания. В результате было обнаружено, что проприоцептивная чувствительность (чувство положения сустава) была повышена только в группе с тактильно-вибрационной обратной связью, то есть при биологической обратной сигнализации об ошибке. Однако повышенная проприоцептивная чувствительность, достигнутая в результате тренировки, не переносилась на новую моторную задачу (слежение за движущейся целью). Сама чувствительность без обратной связи выросла, но навык слежения не улучшился [47]. Эти результаты хотя и указывают на ограниченное влияние проприоцептивной тренировки на эффективность двигательного обучения, но

при этом создают фундамент для изучения и разработки эффективных приемов двигательного обучения.

В другом исследовании показано, что эффективность улучшения проприоцептивных способностей все-таки влияет на эффективность двигательного обучения [173]. В эксперименте, описанном в указанной работе, принимали участие 3 группы: 1) группа, в которой проводилась просто активная тренировка прохождения траектории круга рукой, 2) группа, в которой проводилась активная тренировка прохождения круга рукой плюс пассивная тренировка прохождения траектории круга с помощью робота, и 3) группа, в которой проводилась активная тренировка прохождения круга рукой плюс активная тренировка прохождения траектории круга с помощью робота. В результате было установлено, что самый эффективный навык руки сформировался в 2-й группе, где была активная тренировка и пассивная тренировка с роботом, а наихудший результат был в 3-й группе. Авторы заключили, что развитие проприоцептивных свойств с помощью пассивной тренировки с роботом способствует формированию специфического мануального навыка [173]. Отметим, что в этой работе проприоцептивная способность развивалась для того же специфического навыка, который тренировался.

Авторы заключили, что развитие проприоцептивных свойств с помощью пассивной тренировки с роботом способствует формированию специфического мануального навыка [173]. Отметим, что в этой работе проприоцептивная способность развивалась для того же специфического навыка, который тренировался. Однако в данном исследовании не оценивался перенос сформированной проприоцептивной способности на другие двигательные задачи.

Таким образом, необходимы дальнейшие исследования процессов переноса проприоцептивных способностей на формирование двигательных навыков.

1.5 Физиологические механизмы регуляции расслабления мышц

Физиологические механизмы регуляции расслабления мышц являются важным аспектом функционирования опорно-двигательной системы человека. Мышечное расслабление имеет большое клиническое значение, особенно в области физиотерапии, для реабилитации после травм и операций, уменьшения болевых синдромов и восстановления других функций [14]. Кроме того, результаты исследований в спортивной физиологии убедительно показывают, что эффективное управление спортивными навыками и достижение высоких результатов в спорте тесно связаны со способностью к расслаблению и точностью снижения усилия мышц [127, 93].

Расслабление мышц на клеточном уровне происходит за счет изменения уровня ионов кальция, который активирует скольжение актиновых миофиламентов по миозиновым, то есть запускает сокращение мышечного волокна [16]. Расслабление происходит в ответ на снижение уровня ионов кальция в миоцитоплазме клеток. Однако этот процесс регуляции уровня ионов кальция контролируется ЦНС [157].

1.5.1 Управление мышечным расслаблением со стороны ЦНС

Проблема мышечной релаксации начала привлекать внимание ученых после появления исследований с использованием функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ), которые показали, что уровень активности в первичной моторной коре головного мозга (M1) и дополнительной двигательной области (SMA) повышается во время произвольного мышечного расслабления [163]. До 2000-х годов мышечное расслабление рассматривалось просто как прекращение сокращения. В недавнем обзоре Kato et al. [93], посвященном изучению механизмов мышечного расслабления, было описано, что данный

процесс представляет собой не просто результат прекращения мышечных усилий и отсутствия характерной активности мозга, а напротив – это процесс, который сопровождается электрической активностью в моторной коре, аналогичной сокращению мышц. Более того, образные представления мышечного расслабления также вызывают активность в премоторной коре, характерную для мышечных сокращений [163], причем представление локального мышечного расслабления, например, в голеностопном суставе, может снижать уровень кортикоспинальной возбудимости мотонейронов, иннервирующих ипсилатеральную верхнюю конечность [94].

1.5.2 Структуры головного мозга, ответственные за мышечную релаксацию

Помимо первичной моторной коры (M1) и добавочной моторной коры (SMA) в исследованиях описаны другие области, участвующие в реализации процессов мышечного расслабления, например, такие области, как дорсолатеральная префронтальная кора (DLPFK), передняя поясная кора (ACC), базальные ганглии и мозжечок [163]. M.B. Spraker et al. обнаружили, что большая активность в ипсилатеральной правой DLPFK и ACC наблюдается во время постепенного формирования силы захвата правой рукой, а также расслабления мышц этой руки. Активность в DLPFK связана с торможением ожидаемой двигательной задачи, например, в парадигме Go/NO-go, которая широко используется для исследования тормозных процессов, участвующих в двигательном контроле [93, 157]. В то время как расслабление предполагает прекращение сокращения, которое уже произошло, задача NO-go включает в себя отмену сокращения, которое вот-вот должно быть выполнено. Одна из петель кортикобазальных ганглий – «гиперпрямой путь» передает кортикальные сигналы через субталамическое ядро к ретикулярной части черной субстанции,

которая в свою очередь активирует ингибирующую активность внутреннего сегмента бледного шара, подавляя двигательную активность [23]. Считается, что этот путь связан с двигательными программами торможения, такими как те, которые включают NO-go-испытания и другие виды расслабления [93]. Исследования показали, что на фМРТ, связанной с событием, видно, что субталамус сильно вовлечен в процесс торможения в течение NO-go-испытания. Связь между расслаблением и мозжечком остается малоизученной. Tanaka et al. [159] нарушали работу мозжечка с помощью транскраниальной магнитной стимуляции и не обнаружили изменений в «воображаемом» мышечном расслаблении. Это позволяет предположить, что мозжечок, вероятно, не является критическим для реализации собственно мышечного расслабления. Таким образом, по данным Kato K. [93], мышечное расслабление обеспечивается нейросетью, включающей моторную и дополнительную моторную кору, нейроны которых обеспечивают подготовку и тонкую настройку торможения, дорсолатеральная префронтальная кора и передняя поясная кора определяют высший контроль торможения, базальные ганглии через гиперпрямой путь и субталамус реализуют быстрый тормозной путь, тогда как мозжечок, по-видимому, не играет значимой роли. Ключевой нейрофизиологический механизм в регуляции расслабления заключается в динамической активации внутрикорковых и спинальных тормозных нейрональных контуров.

1.6 Влияние двигательного обучения на биоэлектрическую активность мышц

По мере обучения двигательное действие из умения с высоким уровнем сознательного контроля становится навыком, характеризующимся автоматизацией [4, 128], спецификацией и экономизацией управления мышцами, обеспечивающими двигательное действие [162, 24, 4]. Имеющиеся

литературные данные позволяют выделить некоторые характерные проявления мышечной активности, зафиксированные с помощью ЭМГ, по мере овладения двигательным действием, однако полная картина миоэлектрической активности на разных стадиях владения двигательным навыком пока не выяснена.

В 2018 году Dennis Brueckner et al. опубликовали систематический обзор [32], исследующий связь между изменениями в двигательной активности (моторных навыках) и мышечной активности (по данным ЭМГ) в результате тренировки у практически здоровых людей. В обзор вошли 24 исследования с участием практически здоровых людей (от 6 лет) и анализировались две группы количественных параметров ЭМГ: амплитудные (интегральная ЭМГ и среднеквадратическое значение (RMS)) и временные (длительность мышечной активности и время пика до активации). Авторы обзора выявили, что тренировка, безусловно, меняет мышечную активность, но простые количественные меры ЭМГ (сила сигнала и его длительность) слабо предсказывают фактическое улучшение выполнения двигательного навыка. Большинство работ, включенных в обзор, свидетельствует о том, что совершенствование навыка сопровождается снижением уровня миоэлектрической активности агонистов и антагонистов при снижении коактивации антагонистов [32]. Однако авторы подчеркивают, что изменения активности агонистов и антагонистов зависят от требований двигательной задачи, например, в скоростных задачах уровень активности агонистов часто растет [109], а в точностных и субмаксимальных снижается [162]. В отношении коактивности антагонистов картина тоже неоднозначна, но чаще снижение индексов коактивации показывает слабую связь с улучшением навыка. Активность второстепенных мышц, которые часто выполняют функцию стабилизаторов, в аспекте двигательного обучения изучена недостаточно в связи с необходимостью включать в анализ значительно большее количество мышц. Мышцы-стабилизаторы обеспечивают устойчивость суставов и сегментов кинематической цепи, ограничивая нежелательные степени свободы при выполнении движения. В ряде работ даются косвенные данные об изменении активности мышц-стабилизаторов в процессе освоения точностных навыков. На

ранних этапах обучения чаще отмечается повышенный уровень активности стабилизирующих мышц, что свидетельствует о необходимости компенсации неопределенности управления и обеспечения устойчивости суставов, тогда как по мере формирования навыка уровень активности стабилизирующих мышц снижается, при этом происходит перераспределение нейрональных ресурсов в пользу специфического контроля мышц и снижение потребности в компенсаторной суставной жесткости по мере улучшения внутренней модели движения [162, 85]. Эффект обучения проявляется в более сложных изменениях – в координации и временной организации работы мышц (включая взаимодействие агонистов и антагонистов), а также в оптимизации биомеханики движения в целом. Следовательно, для полного понимания нейромышечной адаптации необходимо использовать комплексный подход, сочетающий ЭМГ с анализом движения. Работ, в которых бы анализировалась зависимость изменения эффективности координационных навыков от изменения мышечной активности разных в функциональном отношении мышц, немного. Практически отсутствуют работы, в которых бы приводился сравнительный анализ влияния комплексных тренировок (обучение движению + развитие сенсомоторных и физических способностей) на паттерны активации мышц. Таким образом, для того, чтобы понять, как двигательное обучение изменяет биоэлектрическую активность мышц в зависимости от их функциональной роли, необходимы дополнительные исследования.

Заключение по главе и постановка проблемы исследования. Проведенный анализ различных аспектов центрально-нервных и сенсомоторных процессов управления мануальными действиями показал, что, несмотря на значительные успехи в понимании этих процессов, многие из них остаются полностью не изученными. В частности, мало работ, в которых исследуются сенсомоторные процессы формирования мануальных навыков под влиянием комбинированных тренировок с воздействием на способность к расслаблению целевых мышц с одновременным тонко-координационным обучением новому манипулятивному навыку. Рассмотрению вопросов эффективности такой сочетанной тренировки

способности к расслаблению с применением тонко-координационной тренировки и ее влияния на сенсомоторные характеристики формируемого навыка будет посвящена наша работа.

Глава 2. Методы и организация исследования

1. Участники исследования. В исследовании приняли участие 40 практически здоровых добровольцев (из них 20 мужчин). Критерии включения участников исследования в эксперимент: правый мануальный профиль, возраст (от 18 до 35 лет), отсутствие заболеваний ЦНС и верхних конечностей, отсутствие целенаправленных физических тренировок мышц верхних конечностей на протяжении всего периода исследования. Критерии исключения участников исследования из эксперимента: левый мануальный профиль, возраст старше 35 лет, заболевания ЦНС и верхних конечностей, опыт занятий тонко-координационными манипулятивными видами деятельности (игра на музыкальных инструментах, теннис).

Участники исследования путем рандомизации были распределены по 4 группам, состоящим из 10 человек. Группа «Контроль» ($n = 10$; 4 муж. / 6 жен.; длина тела: 175 ± 10 см; масса тела: $68,5 \pm 8,3$ кг; возраст: $21,7 \pm 1,3$ года) не выполняла никаких специальных тренировочных воздействий на мышцы рук в течение исследования. Группа «Координация» ($n = 10$; 5 муж. / 5 жен.; длина тела: 173 ± 10 см; масса тела: $69,9 \pm 19,4$ кг; возраст $24,8 \pm 3,8$ года) проходила курс координационной тренировки тонкой моторики правой руки. Группа «Расслабление» ($n = 10$; 7 жен. / 3 муж., длина тела: 167 ± 8 см; масса тела: $61 \pm 12,5$ кг; возраст $21,5 \pm 1,8$ года) тренировалась по методике произвольного дискретного расслабления мышц-пронаторов и супинаторов правого предплечья. Группа «Сочетанная» ($n = 10$; 3 жен. / 7 муж.; длина тела: 175 ± 9 см; масса тела: $71,7 \pm 10,2$ кг; возраст $23,9 \pm 3,7$ года) тренировалась по методике сопряженного воздействия на мышцы предплечья, включавшей упражнения на прохождение лабиринта и произвольное дифференцированное расслабление пронаторов и супинаторов предплечья. Группы не различались между собой по длине тела (Kruskal-Wallis ANOVA $p = 0,184$) и по массе тела (Kruskal-Wallis ANOVA $p = 0,135$).

2. *Биоэтика*. Протокол и методы исследования были одобрены локальным этическим комитетом ФГБНУ «Российский центр неврологии и нейронаук» (протокол от 27.12.2020 № 12). Все участники исследования предоставили добровольное информированное согласие на участие в исследовании, что соответствует принципам биоэтики.

3. *Методика тренировок*. Курс тренировок в экспериментальных группах содержал 10 занятий продолжительностью 30 минут каждое в течение двух недель (5 раз в неделю).

3.1. *Координационные тренировки* тонкой моторики правой руки заключались в выполнении упражнения прохождения лабиринта (Рисунок 1), в ходе которого участник исследования непрерывно проводил металлическим крючком вдоль проволочного лабиринта в обоих направлениях в течение 5 минут.

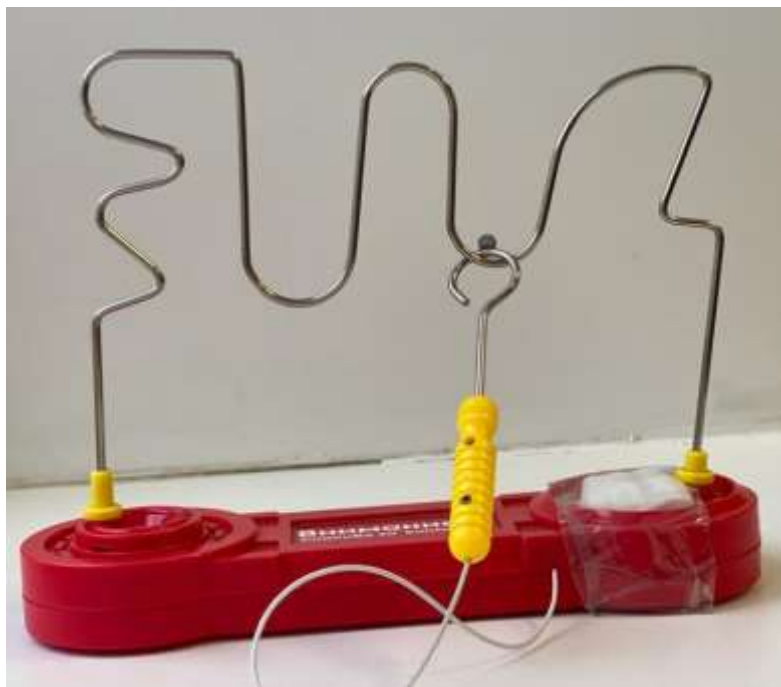


Рисунок 1 – Лабиринт, использовавшийся для тренировки в группах «Координация» и «Сочетанная»

Основными задачами для участников исследования в этом упражнении были максимальная скорость прохождения лабиринта с наименьшим

количеством касаний крючком. В случае касания крючка о лабиринт звучал сигнал об ошибке, и движение крючка останавливалось до окончания сигнала с последующим возобновлением упражнения. Общее время тренировки составляло 30 минут и включало 3 блока по 10 минут: 5 минут – упражнение с лабиринтом и 5 минут – отдых.

3.2. *Тренировка дискретного расслабления* мышц-пронаторов и супинаторов правого предплечья проводилась с использованием неподвижного деревянного джойстика для реализации изометрического сокращения (Рисунок 2).



Рисунок 2 – Джойстик неподвижный, использовавшийся для тренировки дискретного расслабления мышц-пронаторов и супинаторов предплечья

Участник исследования, удерживая кистью джойстик, выполнял изометрическое сокращение мышц-пронаторов или супинаторов предплечья с последующим постепенным расслаблением до заданного уровня, ориентируясь на зрительную обратную связь по ЭМГ (Приложение 4). Данный методический подход для тренировки расслабления мышц рук и ног был апробирован в работе [7]. Степень мышечного напряжения определялась с помощью регистрации накожной огибающей ЭМГ (АПК «Траст-М», ООО «Неврокор», Москва) в

области проекции круглого пронатора предплечья (для оценки пронации) и наружной головки бицепса плеча (для оценки супинации).

На первом этапе проводилась регистрация максимальной амплитуды ЭМГ на фоне супинации и пронации с измерением в микровольтах, которая отображалась в процентах от максимальной произвольной силы (МПС) и представлялась на мониторе в виде столбика с цифровым значением. Затем участник исследования создавал усилие, равное 80 % от МПС, с помощью изометрического сокращения мышц-пронаторов или супинаторов предплечья, контролируя его с помощью зрительной обратной связи. По команде исследователя участник исследования последовательно снижал уровень сокращения с 80 % до 60 %, до 40 %, до 20 % и до полного расслабления (0 % от МПС). Время удержания усилия на каждом уровне составляло около 3 секунд. Период тренировки дискретного расслабления мышц-пронаторов составлял 150 секунд, супинаторов – 150 секунд, далее следовал период отдыха продолжительностью 5 минут. Таким образом, в течение тренировки участники исследования выполняли 3 блока упражнений по 10 минут: 2,5 минуты – пронация, 2,5 минуты – супинация, 5 минут – отдых.

3.3. Сочетанная тренировка содержала чередующиеся блоки упражнений по дискретному расслаблению (5 минут) и координации (5 минут), применяющихся в соответствующих группах («Расслабление» и «Координация»), без периодов отдыха.

4. Методы оценки.

4.1. Оценка проприоцептивных способностей лучезапястного сустава. Для всех участников исследования дважды (до распределения в группы исследования и после двухнедельного курса тренировок) проводилась оценка силовой и пространственной проприоцептивных способностей:

1) силовую проприоцептивную способность оценивали по точности воспроизведения уровня изометрического сокращения при пронации и супинации предплечья.

Во время тестирования участник исследования находился в положении сидя за столом в удобной позе, правая рука располагалась на подлокотнике с согнутым до 90-100 градусов локтевым суставом, кисть удерживала деревянный джойстик (Приложение 5).

Точность воспроизведения уровня изометрического сокращения тестировалась отдельно для супинации и пронации правого предплечья. Воспроизведение мышечного усилия пронации и супинации предплечья проводили по трем отдельным схемам (после определения МПС): 1) точность воспроизведения усилия в нисходящем направлении (дискретное расслабление): 0 % (исходное усилие) → 80 % → 50 % → 20 % от МПС; 2) точность воспроизведения усилия в восходящем направлении без периодов расслабления (дискретное изометрическое сокращение): 0 % → 20 % → 50 % → 80 % от МПС; 3) точность воспроизведения дискретного изометрического сокращения в восходящем направлении с периодами расслабления (3 секунды): 0 % → 20 % → 0 % → 50 % → 0 % → 80 % от МПС.

Участник исследования воспроизводил тестируемую схему развития усилия с открытыми глазами и зрительной обратной связью по ЭМГ с заданием запомнить заданные уровни мышечного усилия. Время удержания усилия задавалось исследователем и составляло 3 секунды. Далее участник исследования закрывал глаза и воспроизводил тестируемую схему развития усилия в течение трех попыток, из которых для анализа рассчитывалось среднее значение;

2) пространственную проприоцептивную способность оценивали по точности активного воспроизведения суставного угла при пронации и супинации предплечья.

Во время тестирования участник исследования находился в таком же положении, как и при тестировании уровня изометрического сокращения. При тестировании был использован джойстик из реабилитационного устройства Pablo (серия Tygomotion, компания Hocoma, Швейцария) (Приложения 6, 7, 8). Суставной угол пронации и супинации предплечья определялся встроенным в

джойстик гониометром при его отклонении от нейтрального положения во фронтальной плоскости.

На первом этапе участник исследования с открытыми глазами супинировал предплечье и кисть с джойстиком последовательно: на 20 градусов, 50 градусов и 80 градусов, используя зрительную обратную связь на экране монитора и запоминая ощущения в руке на фоне заданного суставного угла. На втором этапе проводилось трехкратное воспроизведение суставных углов с закрытыми глазами, на основании которого для дальнейшего анализа рассчитывалось среднее значение. Та же процедура проводилась для оценки пронации.

4.2. Оценка эффективности прохождения лабиринта. Эффективность тренировок в формировании мануального навыка по прохождению лабиринта (Приложение 9) оценивали по следующим показателям:

1) количество ошибок (в единицах) во время прохождения лабиринта в течение 3 минут. При нарушении участником исследования границ траектории (при контакте с контуром лабиринта) происходила генерация звукового сигнала. Каждое такое звуковое событие идентифицировалось как единичная ошибка, подлежащая учету. По окончании тестирования производился подсчет суммарного количества звуковых сигналов за попытку, после чего информация о полученной величине (число ошибок) заносилась в соответствующий раздел протокола исследования (анкету ошибок);

2) длина пути лабиринта (в мм), пройденного за 3 минуты;

3) время прохождения лабиринта (в секундах) справа (место старта) налево (окончание лабиринта) с позиции участника исследования. Время прохождения определялось по видеозаписям (оптическая система Vicon. Nexus 2.12; Oxford Metrics Group, Оксфорд, Великобритания).

4.3. Оценка биомеханической плавности мануального навыка – прохождения лабиринта. Плавность прохождения лабиринта оценивалась по показателю длины дуги спектра скорости (Spectral Arc Length, SPARC), алгоритм расчета которого описан в работах [26, 25].

Показатель (индекс) SPARC (длина дуги спектра) – это количественная безразмерная мера плавности движения. Она оценивает, насколько непрерывно и без рывков выполняется движение, и не зависит от его амплитуды или длительности. Более плавное движение приближает значение индекса SPARC к нулю (менее отрицательное), а прерывистое, с остановками и рывками ведет к более отрицательным значениям.

Расчет индекса SPARC проводился по формуле (1) на основе показателя результирующей скорости ($v(t)$), вычисленной по координатам положения маркеров $x(t)$, $y(t)$, $z(t)$ в трех плоскостях, рассчитанной для траектории движения маркера RFIN, установленного на тыльной стороне ладони (Рисунок 3).

$$v(t) = \sqrt{v_x(t)^2 + v_y(t)^2 + v_z(t)^2}, \quad (1)$$

где $v_x = dx/dt$, $v_y = dy/dt$, $v_z = dz/dt$;

v_x – скорость вдоль медиально-латеральной оси;

v_y – скорость вдоль сагиттальной оси;

v_z – скорость вдоль вертикальной оси;

dx – разница координат маркера RFIN по оси X между двумя соседними кадрами;

dy – разница в положении маркера RFIN по оси Y между двумя соседними кадрами;

dz – разница в положении маркера RFIN по оси Z между двумя соседними кадрами;

dt – время между этими двумя кадрами (0,01 сек).

Траектория движения маркера (диаметр 15 мм) регистрировалась с помощью видеозахвата движения (оптическая система Vicon. Nexus 2.12; Oxford Metrics Group, Оксфорд, Великобритания). Трехмерные координаты маркера и скорости его движения в трех плоскостях были рассчитаны с помощью программного обеспечения Nexus 2.12 (Великобритания). Плавность

прохождения лабиринта рассчитывалась для маркера RFIN, установленного на тыльной стороне ладони, удерживающей крючок.

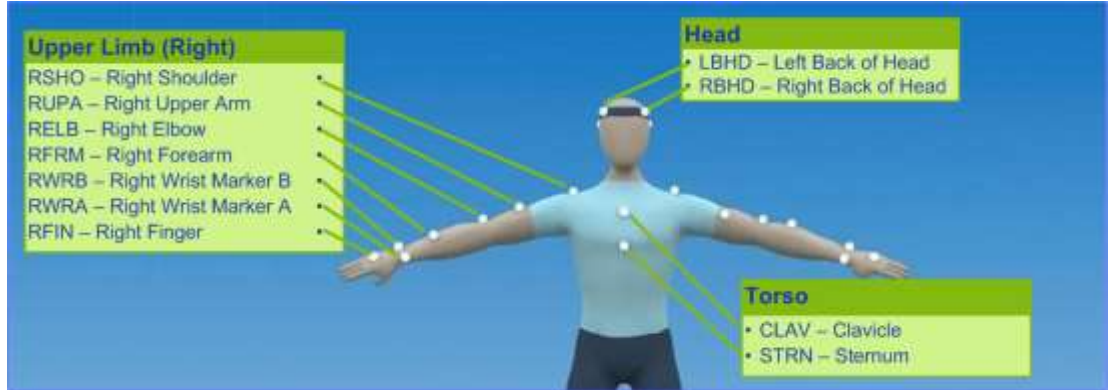


Рисунок 3 – Положения 18 маркеров во время тестирования

Далее для профиля скорости вычисляется модуль преобразования Фурье – $V(\omega)$. Спектр показывает, насколько сильно в движении выражены разные частоты. Плавное движение концентрирует спектральную энергию в низких частотах; прерывистое порождает дополнительные высокочастотные волны.

Каждый отсчет спектра делится на его значение на нулевой частоте (DC-компоненту) и рассчитывается по формуле (2), определяющей нормализацию спектра скорости:

$$\hat{V}(\omega) = \frac{V(\omega)}{V(0)} \quad (2)$$

Получается кривая, которая всегда начинается с 1 и спадает к нулю. Нормировка делает меру не зависящей от амплитуды движения.

Далее на основе кривой спектра рассчитывается длина спектральной дуги (SPARC) по формуле (3), описанной в [26]:

$$SPARC = - \int_0^{\omega_c} \left[\left(\frac{1}{\omega c} \right)^2 + \left(\frac{d\hat{V}(\omega)}{d\omega} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}} d\omega \quad (3)$$

$$\omega c = \min \left\{ \omega_c^{max}, \min \{ \omega, \hat{V}(r) < \bar{V} \forall r > \omega \} \right\}$$

где $V(\omega)$ – модуль преобразования Фурье скоростного профиля $v(t)$;

$\bar{V} = 0,05$ (рекомендованный порог);

$V(0)$ – значение спектральной плотности сигнала скорости на нулевой частоте (0 Гц);

$\omega_c^{\max} = 20\pi$ (соответствует верхней границе 10 Гц).

Чем ближе значение к нулю и короче дуга, тем движение более плавное. По мнению разработчиков показателя, индекс SPARC обладает рядом преимуществ перед другими показателями плавности: не зависит от масштаба времени, устойчив к шуму и чувствителен к резким ускорениям движения, любая дополнительная неравномерность сразу проявляется высокочастотными пиками и удлиняет дугу [26]. Таким образом, индекс SPARC, по данным работ [25, 26], считается наиболее информативным и валидным показателем плавности движений.

4.4. Скоординированность движений (показатель TotVar) оценивалась как процент общей дисперсии колебаний суставных углов, объясняемый первыми двумя главными компонентами, полученными методом главных компонент. Анализ проводился с помощью программного пакета MATLAB 2018 для временных рядов семи суставных углов (двух в лучезапястном суставе: 1) амплитуда приведения-отведения и 2) амплитуда сгибания-разгибания; двух в локтевом суставе: 3) амплитуда пронации-супинации и 4) амплитуда сгибания-разгибания; трех в плечевом суставе: 5) амплитуда приведения-отведения, 6) амплитуда сгибания-разгибания и 7) амплитуда ротации). Данный подход оценки суставной координации движений основан на методе, предложенном в работе [28], и был адаптирован для двухмерной задачи прохождения лабиринта путем учета двух главных компонент вместо одной. Краткий алгоритм расчета значения показателя TotVar состоит из следующих этапов:

- 1) выбор участка траектории прохождения лабиринта справа налево;
- 2) определение временных рядов колебаний семи углов (в градусах);
- 3) расчет отклонений от среднего из каждого углового ряда путем вычитания среднего значения из каждой величины за весь период движения, такая разность представляет «центрированный угол» в градусах: $\Delta\phi(t)$. Данная

процедура необходима для того, чтобы убрать постоянную составляющую и анализировать только отклонения от «среднего положения», то есть само движение;

4) построение ковариационной матрицы 7×7 . Каждый элемент матрицы представляет попарное произведение центрированных углов, то есть квадрат его размаха в квадратных градусах;

5) применение метода главных компонент к ковариационной матрице; определение собственных чисел $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_7$;

6) расчет показателя: $\text{TotVar} = (\lambda_1 + \lambda_2) / \sum \lambda_i \times 100 \%$.

Показателем координации (TotVar, %) считалась доля общей дисперсии, объясняемая первыми двумя компонентами. Высокое значение показателя TotVar свидетельствует о том, что основная часть вариативности движений сосредоточена в низкоразмерном подпространстве, что интерпретируется как высокая степень межсуставной согласованности, указывающая на выраженность двигательной синергии. Ожидается, что в процессе освоения навыка значение показателя TotVar будет возрастать, отражая формирование устойчивой координационной структуры двигательного навыка [38, 37, 134].

4.5. Оценка биоэлектрической активности целевых мышц: активность m.m. pronator teres, supinator, trapezius, biceps brachii, triceps brachii, deltoideus, pectoralis major во время контрольных попыток прохождения лабиринта регистрировали с помощью беспроводной электромиографической системы Delsys Trigno Wireless EMG (Delsys Incorporated, США) с полосой пропускания 20-450 Гц и частотой дискретизации 2000 Гц. Подготовка мышц и выбор точек прикрепления одноразовых электродов к мышцам проводились в соответствии с европейскими рекомендациями по поверхностной электромиографии SENIAM [84]. Синхронизация ЭМГ и траектории движения обеспечивалась программно-аппаратными средствами систем Vicon (оптическая система Vicon. Nexus 2.12; Oxford Metrics Group, Оксфорд, Великобритания) и Delsys Trigno согласно руководству, предоставляемому компанией Delsys Incorporated [50]. Обработку сигнала осуществляли в программе MATLAB (версия 2022b). Для этого синхронизированные записи ЭМГ и траекторий ключевых точек, рассчитанных

в программе Nexus 2.12 (Великобритания), экспортировались в формате c3d. Затем экспортированные записи загружались в программу MATLAB при помощи собственных скриптов, написанных с учетом описания формата c3d [35]. Сигналы ЭМГ дополнительно фильтровались при помощи режекторного фильтра для удаления сетевой наводки 50 Гц. Датчик располагался на середине брюшка, как на Рисунке 4.

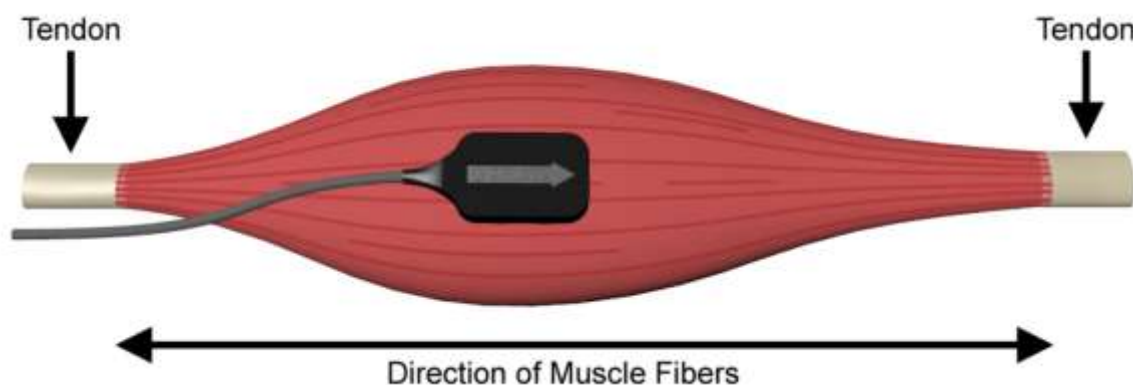


Рисунок 4 – Расположение датчика на мышце

На мышцах датчики располагались следующим образом:

m. trapezius (верхняя порция) – на середине линии между остистым отростком VII шейного позвонка и акромионом, электрод ориентирован вдоль этой линии, по ходу волокон верхней порции мышцы;

m. pectoralis major – на середине брюшка, между ключицей и местом прикрепления к плечевой кости, электрод ориентирован вдоль волокон, идущих от ключицы и грудины косо к плечевой кости;

m. biceps brachii – на середине брюшка в наиболее выступающей его точке, электрод ориентирован вдоль продольной оси плеча, по ходу мышечных волокон;

m. triceps brachii (латеральная головка) – на середине брюшка между акромионом и локтевым отростком, электрод ориентирован вдоль продольной оси плеча;

m. deltoideus (средняя порция) – на середине брюшка средней порции мышцы, электрод ориентирован вдоль линии, соединяющей акромион с латеральным надмыщелком плеча, по ходу волокон средней порции;

m. pronator teres – на линии от медиального надмыщелка плеча к латеральному краю предплечья, в проксимальной трети предплечья, электрод ориентирован вдоль этой линии, по ходу волокон;

m. supinator – в проекции верхней трети предплечья, латеральнее локтевого сустава, на брюшке мышцы под поверхностно расположенными разгибателями кисти, электрод ориентирован вдоль предполагаемого хода волокон супинатора.

Оценка биоэлектрической активности выполнялась путем нормировки текущего среднеквадратического (RMS) значения сигнала к его максимальной величине, зарегистрированной на протяжении всего периода прохождения лабиринта, с последующим пересчетом в процентах. Такое представление ЭМГ-данных выбрано как менее трудоемкое в обработке и в то же время дающее адекватное представление о степени вовлеченности мышц в выполнение двигательной задачи.

Для синхронизации траектории прохождения лабиринта с показателями ЭМГ-сигнала была разработана модель лабиринта (Рисунок 5), в которой для анализа выделяли 76 микроучастков.

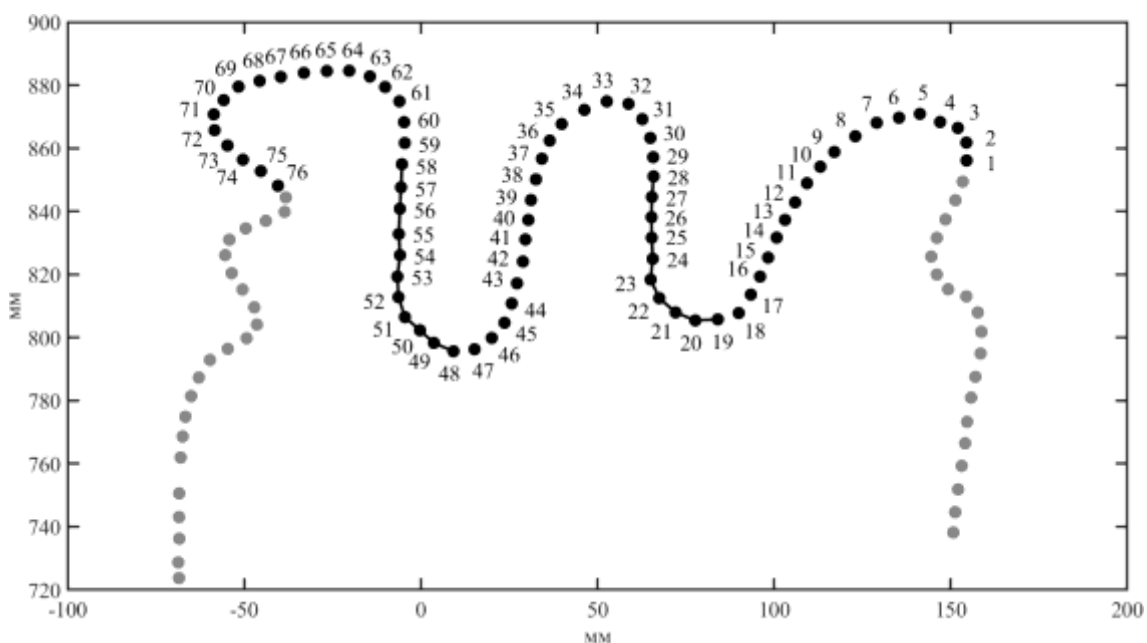


Рисунок 5 – Модель траектории лабиринта, разбитого на микроучастки по 5 мм, которые были синхронизированы с сигналом ЭМГ

Анализ ЭМГ-сигнала проводился в пронумерованных ($n = 76$) участках лабиринта во время прохождения справа налево. Участки 1-17, 30-46 и 59-76 соответствуют фазам пронации, а участки 18-29, 47-58 – фазам супинации предплечья. В работе анализировался усредненный ЭМГ-сигнал для общей пронации и общей супинации.

4.6. Оценка кинематических показателей правой конечности. Кинематику верхней конечности оценивали с помощью оптической системы Vicon (Nexus 2.12; Oxford Metrics Group, Оксфорд, Великобритания), оснащенной шестнадцатью синхронизированными камерами (100 Гц). Всего было использовано 18 светоотражающих маркеров (диаметром 15 мм) для определения траектории движений головы, корпуса, плеч, предплечий и кистей. Трехмерные координаты каждого маркера и скорость их движения были рассчитаны с помощью программного обеспечения Nexus 2.12 (Великобритания).

На основе кинематического анализа были выделены 3 фазы пронации (микроучастки лабиринта 1-17, 30-46, 59-76) и 2 фазы супинации (микроучастки лабиринта 18-29, 47-58). Для каждой фазы рассчитывали среднее нормализованное значение ЭМГ-активности. Затем эти значения усреднялись отдельно для всех трех фаз пронации и двух фаз супинации, что в дальнейшем рассматривалось как средний уровень биоэлектрической активности мышцы (%RMSmax) во время пронации и супинации предплечья соответственно.

Для количественного анализа стратегии нейромышечного контроля, а именно степени одновременной активации мышц-антагонистов, был рассчитан коэффициент коактивации (КК). Данный показатель отражает вклад активности мышцы-антагониста в общую мышечную активность вокруг сустава. Повышенные значения КК интерпретируются как увеличение жесткости сустава за счет совместного напряжения мышц-антагонистов, что может служить стратегией для повышения стабильности и точности движения [11, 16].

Коэффициент коактивации (КК) рассчитывали как отношение удвоенной интегральной ЭМГ-активности мышцы-антагониста к сумме активностей

антагониста и агониста, выраженное в процентах. Анализ проводился для каждой фазы движения на основе интегральных значений ЭМГ-сигнала соответствующих мышц [18]. Для фазы пронации предплечья рассчитывали два КК антагонистов относительно суммарной активности *m. pronator teres* и соответствующего антагониста: 1) КК(*m. supinator* / *m. pronator teres*), отражающий относительный вклад активности *supinator* в суммарную активность *m. supinator* и *m. pronator teres*, и 2) КК(*m. biceps brachii* / *m. pronator teres*), отражающий относительный вклад активности *m. biceps brachii* в суммарную активность *m. biceps brachii* и *m. pronator teres*. Для фазы супинации предплечья рассчитывали уровень коактивности антагониста *m. pronator teres* относительно суммарной активности агониста *m. supinator* и его антагониста *m. pronator teres*: КК(*m. pronator teres* / *m. supinator*).

5. *Методы обработки данных.* Точность воспроизведения заданного уровня мышечного усилия оценивали с помощью показателя абсолютной ошибки (АО), значение которого равняется модулю разницы целевого и воспроизводимого усилия и рассчитано по формуле (4):

$$Ao = [F_{цу}(\%) - F_{ву}(\%)] \quad (4)$$

где АО – абсолютная ошибка в процентах;

$F_{цу}$ – целевой уровень усилия в процентах;

$F_{ву}$ – воспроизводимый уровень усилия с закрытыми глазами в процентах.

Например, $F_{цу} = 80 \%$, $F_{ву} = 85 \%$, тогда $АО\ 80\ \% = [80-85] = [-5] = 5 \%$.

Значение показателя АО рассчитывалось для уровней 80 %, 50 %, 20 % по всем трем схемам развития усилия.

Для оценки общего эффекта тренировки в отношении произвольного проприоцептивного контроля целевых мышц был использован интегральный показатель АО воспроизведения усилия с помощью пронации и супинации, который определяется как среднее значение показателя АО по всем трем схемам.

Точность воспроизведения заданного суставного угла для пронации и отдельно для супинации оценивали с помощью показателя АО (в градусах), равного модулю разницы целевого и воспроизводимого суставного угла, рассчитанного по формуле (5):

$$AO = [F_{\text{цу}}(\text{град.}) - F_{\text{ву}}(\text{град.})] \quad (5)$$

где АО – абсолютная ошибка в градусах;

$F_{\text{цу}}$ – целевой угол в градусах;

$F_{\text{ву}}$ – воспроизводимый угол с закрытыми глазами в градусах.

Например, $F_{\text{цу}} = 80$ град., $F_{\text{ву}} = 85$ град., тогда $AO = [80 - 85] = [-5] = 5$ град. Значения данного показателя были рассчитаны для трех углов, равных 80 градусам, 50 градусам, 20 градусам, а также определялось среднее значение показателя АО для них же – отдельно для пронации и супинации.

Для оценки общего эффекта тренировки в отношении точности воспроизведения суставного угла был использован интегральный показатель АО для пронации и супинации, значение которого было рассчитано по аналогии с таковым для проприоцептивного контроля.

6. *Статистика.* По данным критерия Shapiro-Wilk, значительная часть показателей имела ненормальное распределение, поэтому они представлены как медиана (Me) и межквартильный размах [25 %-75 %]. Различия между всеми группами ($n = 4$) определялись с помощью непараметрического однофакторного анализа Kruskal-Wallis ANOVA. Парные сравнения выполнены с помощью критерия Mann-Whitney. Значение p при парных сравнениях представлено с учетом поправки Бонферрони для четырех групп. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$; $p < 0,1$ рассматривали как тенденцию. Значимость изменений показателей после тренировочного периода в группах определена с помощью парного критерия Wilcoxon. Для всех показателей определяли величину изменения за тренировочный период относительно исходного уровня (Δ). Корреляционный анализ проведен с помощью ранговой корреляции Spearman (r).

Также, по данным критерия Shapiro-Wilk, основное количество показателей биоэлектрической активности мышц имело нормальное распределение ($p > 0,05$), а при проверке гомогенности дисперсий между четырьмя группами с помощью критерия Левена для измерений значений показателей до тренировки нарушений не обнаружено ($p > 0,05$). Поэтому для выявления различий в динамике изменений значений показателей в результате тренировок между группами использован смешанный двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Эффект тренировки, выраженный разницей значений показателей после тренировки со значениями аналогичных показателей до тренировки (После vs До), внутри группы оценивали с помощью критерия наименьшей значимой разности (LSD-критерия) в рамках модуля ANOVA. Данные биоэлектрической активности мышц на рисунках представлены как средняя арифметическая ($M \pm 95$ -процентный доверительный интервал (Д.И.)) Расчеты выполнены в программе Statistica v12, Statsoft.

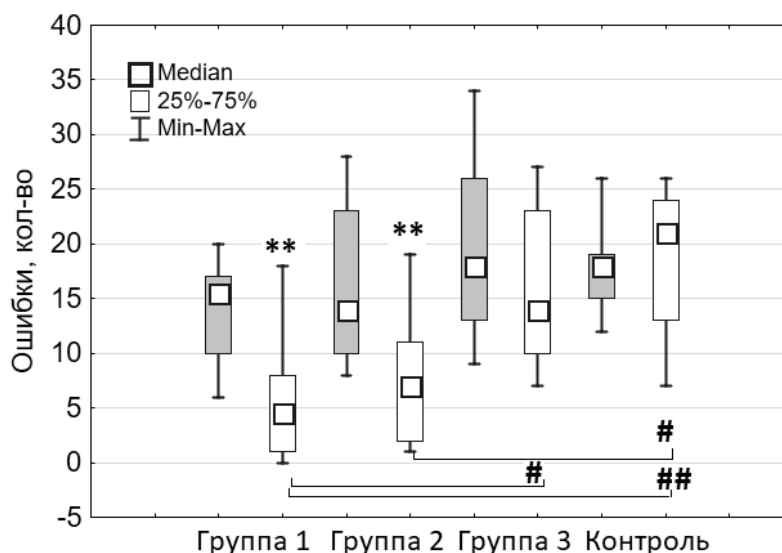
Глава 3 Результаты исследования

3.1 Влияние специфической координационной тренировки мануального навыка, программы развития дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения на изменение интегральных показателей эффективности формируемого мануального навыка

3.1.1 Количество ошибок и длина пути прохождения лабиринта в группах до и после экспериментального периода тренировок

У участников исследования, тренировка которых включала прохождение лабиринта (группы «Координация» и «Сочетанная»), сократилось количество ошибок за 3 минуты прохождения лабиринта ($M \pm \text{Ст. Откл.}$: -62 ± 32 %; $p < 0,01$ в группе «Координация»; -55 ± 33 %; $p < 0,01$ в группе «Сочетанная») (Рисунок 6) и увеличилась длина пройденного пути ($M \pm \text{Ст. Откл.}$: 53 ± 64 %; $p < 0,05$ для группы «Координация»; 69 ± 73 %; $p < 0,05$ для группы «Сочетанная») (Рисунок 7) по сравнению с показателями до тренировки.

При этом в группах «Координация» и «Сочетанная» длина пройденного пути после тренировочного курса стала больше, а количество ошибок – меньше, чем в группах «Контроль» и «Расслабление». В группах «Контроль» и «Расслабление» эффективность прохождения лабиринта за период проведения эксперимента не изменилась. В общей группе участников исследования выявлена отрицательная корреляция между уменьшением количества ошибок и увеличением пройденного пути ($r = -0,34$; $p = 0,034$), при этом увеличение пройденного пути было связано с точностью прохождения лабиринта – уменьшением числа касаний металлического лабиринта.



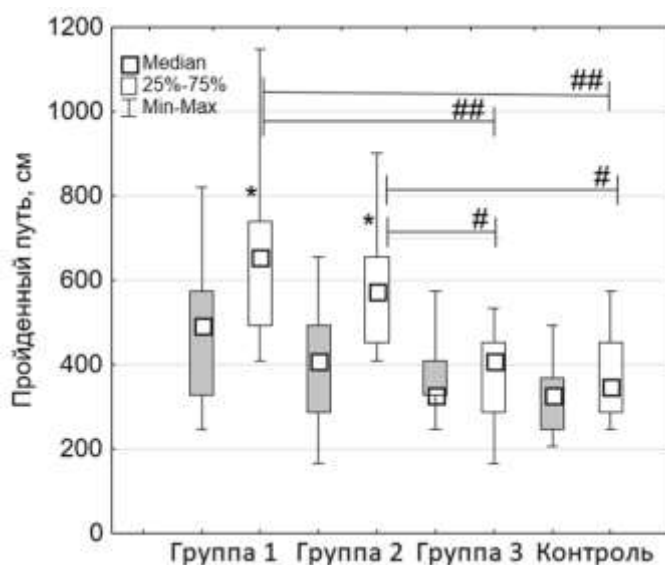
Серые прямоугольники – результаты, полученные в группах до тренировок, белые прямоугольники – результаты после окончания эксперимента.

Группа 1 – «Координация», группа 2 – «Сочетанная», группа 3 – «Расслабление».

** – $p < 0,01$ по сравнению с результатами, полученными до эксперимента по парному критерию Wilcoxon.

/ ## – $p < 0,05 / 0,01$ по сравнению со значениями в указанных линиях группах для данных после тренировки по критерию Mann-Whitney с поправкой Бонферрони

Рисунок 6 – Количество ошибок во время прохождения лабиринта в группах до и после эксперимента (медиана $\pm$ 25 %-75 % $\pm$ минимальное и максимальное значение)



Серые прямоугольники – результаты, полученные в группах до тренировок, белые прямоугольники – результаты после окончания эксперимента.

Группа 1 – «Координация», группа 2 – «Сочетанная», группа 3 – «Расслабление».

* – $p < 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

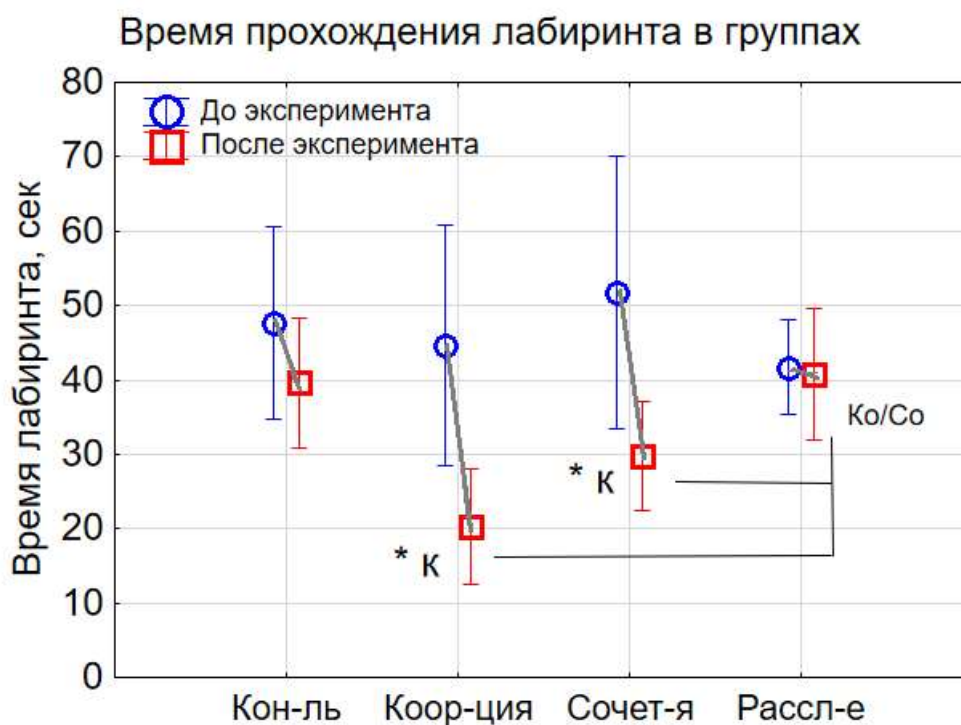
/ ## – $p < 0,05 / 0,01$ по сравнению с результатами, полученными после тренировки

Рисунок 7 – Пройденный за 3 минуты путь лабиринта
в группах до и после курса тренировок

3.1.2 Время прохождения лабиринта в группах до и после экспериментального периода тренировок

В группах «Координация» ($p < 0,001$ post-hoc LSD-критерий) и «Сочетанная» ($p < 0,001$ post-hoc LSD-критерий) (Рисунок 8) выявлено уменьшение времени прохождения лабиринта справа налево. В результате после тренировок в группе «Координация» ($p = 0,001$) и в группе «Сочетанная» ($p = 0,050$) время прохождения лабиринта стало меньше, чем в группе «Контроль». В группе «Расслабление» никаких изменений времени прохождения не произошло, при этом значение этого показателя стало больше, чем в группе «Координация» ($p = 0,0008$ post-hoc LSD-критерий) и в группе «Сочетанная» ($p = 0,036$ post-hoc LSD-критерий). В целом двухфакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями показал различие во влиянии тренировок на время прохождения лабиринта ($p = 0,044$).

Уменьшение времени прохождения первого отрезка лабиринта справа налево коррелировало с уменьшением количества ошибок ($r = 0,34$; $p < 0,05$) и увеличением длины пройденного пути лабиринта ($r = -0,72$; $p < 0,001$). Таким образом, все показатели эффективности были взаимосвязаны, хотя корреляция времени прохождения лабиринта с количеством ошибок была несильной.



* – $p < 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки;

К – $p < 0,05$ по сравнению с группой «Контроль»;

Ko/Co – $p < 0,05$ по сравнению с группами «Координация» / «Сочетанная» соответственно для значений после окончания эксперимента

Рисунок 8 – Время прохождения лабиринта справа налево в группах до и после экспериментального периода тренировок ($M \pm 95 \% Д.И.$)

3.1.3 Резюме

Таким образом, тренировочные программы, включающие прохождение лабиринта (группы «Координация» и «Сочетанная»), привели к позитивным изменениям показателей эффективности мануального навыка: а) сокращению количества ошибок ($p < 0,01$), б) увеличению длины пройденного пути ($p < 0,05$) и в) уменьшению времени однократного прохождения лабиринта справа налево ($p < 0,01$ и $p = 0,05$ в группах «Координация» и «Сочетанная» соответственно). Эти изменения свидетельствуют о формировании такого двигательного паттерна, при котором увеличение длины траектории и скорости прохождения

было связано с уменьшением количества ошибок. При этом такие эффекты дает только применение сочетанной тренировки (координация + расслабление) или изолированной координационной тренировки. Тренировка одного лишь мышечного расслабления не приводит к значимым изменениям эффективности прохождения лабиринта. Следовательно, критическим компонентом для улучшения эффективности мануального навыка является именно координационная составляющая тренировки, тогда как добавление дискретного расслабления не ухудшает ситуацию, но и не усиливает этот эффект.

3.2 Изучение адаптаций проприоцептивной чувствительности разной модальности под влиянием используемых тренировочных программ, а также взаимосвязи эффективности мануального навыка с пространственной и силовой проприоцептивными способностями

3.2.1 Влияние тренировочных программ на точность воспроизведения суставных углов

В группе «Координация» выявлено существенное снижение среднего значения показателя АО воспроизведения трех суставных углов – на 1,7 градуса, что составило -26,4 [-55,6 – -9,4] % ($p = 0,037$) при пронации (Таблица 1), в основном за счёт уменьшения значения АОпрон.20 (-3,5 град.; $p = 0,085$). Снижение среднего значения АО воспроизведения суставных углов при супинации в этой группе также составило -3,3 град., или -44,5 [-60,7 – 20,7] %, но было незначительно ($p = 0,240$).

В группе «Сочетанная» установлено снижение значения показателя АОсуп.50 (-6 град.; $p = 0,015$) и тенденция к уменьшению среднего значения АОсуп. при супинации джойстика (-3,3 град., или -20,1 [-54,8 – -6,7] %; $p = 0,059$).

В группе «Контроль» выявлена тенденция к уменьшению значения показателя АОпрон.50 (-4 град.; $p = 0,07$).

Существенных различий в изменениях точности воспроизведения суставных углов путем супинации или пронации джойстика за период тренировок между группами с помощью метода ANOVA не выявлено (Таблица 1).

Таблица 1 – Показатели точности воспроизведения суставных углов при пронации и супинации кисти в группах до и после тренировочного курса (Ме [25 %-75 %])

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координация	Сочетан- ная	Расслабле- ние	Контроль	p
Абсолютная ошибка супинации на заданный суставной угол					
АОсуп.20 (град.). До	5,0 3,0 – 7,0	10,5 4,0 – 15,0	4,0 3,0 – 7,0	5,0 2,0 – 5,0	0,309
АОсуп.20 (град.). После	5,5 2,0 – 11,0	8,5 6,0 – 13,0	7,0 2,0 – 8,0	9 5,0 – 11,0	0,496
Δ АОсуп.20 (град.)	-0,5 -3,0 – 6,0	-2,0 -3,0 – 1,0	0,0 -1,0 – 2,0	4,0 -1,0 – 5,0	0,370
АОсуп.50 (град.). До	6,5 3,0 – 12,0	9,5 6,0 – 17,0	5,0 4,0 – 13,0	10,0 6,0 – 11,0	0,506
АОсуп.50 (град.). После	2,5 1,0 – 4,0	5,5* 3,0 – 9,0	2,0 1,0 – 7,0	6,0 4,0 – 6,0	0,447
Δ АОсуп.50 (град.)	-3,5 -8,0 – 1,0	-6,0* -8,0 – 1,0	-1,0 -2,0 – 0,0	-2,0 -5,0 – 3,0	0,421
АОсуп.80 (град.). До	8,0 5,0 – 12,0	8,0 6,0 – 14,0	5,0 3,0 – 14,0	5,0 2,0 – 15,0	0,741
АОсуп.80 (град.). После	5,0 1,0 – 16,0	7,0 4,0 – 9,0	6,0 3,0 – 7,0	4,0 1,0 – 7,0	0,686

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координация	Сочетан- ная	Расслабле- ние	Контроль	p
Δ АОсуп.80 (град.)	-3,0 -10,0 – 2,0	-1,0 -6,0 – 1,0	-1,0 -4,0 – 3,0	0,0 -11,0 – 5,0	0,964
Среднее зна- чение АОсуп. (град.). До	7,2 5,0 – 9,7	10,2 7,0 – 14,3	5,3 4,0 – 10,7	9,0 4,3 – 11,3	0,384
Среднее зна- чение АОсуп. (град.). После	4,5 3,7 – 10,0	7,7 [#] 6,0 – 11,3	4,3 3,7 – 9,0	5,7 5,0 – 7,3	0,548
Δ среднего значения АОсуп. (град.)	-3,3 -5,3 – 1,7	-3,3 [#] -5,7 – 0,7	-0,7 -1,7 – 2,3	0,7 -3,7 – 2,3	0,574
Абсолютная ошибка пронации на заданный суставной угол					
АОпрон.20 (град.). До	7,0 5,0 – 1,0	8,0 4,0 – 12,0	3,0 ¹ 2,0 – 4,0	4,0 2,0 – 6,0	0,012
АОпрон.20 (град.). После	4,0 [#] 3,0 – 7,0	9,0 6,0 – 11,0	3,0 2,0 – 8,0	3,0 2,0 – 7,0	0,050
Δ АОпрон.20 (град.)	-3,5 -6,0 – 0,0	1,0 -4,0 – 6,0	0,0 -2,0 – 5,0	0,0 0,0 – 2,0	0,224
АОпрон.50 (град.). До	6,0 3,0 – 9,0	5,0 3,0 – 13,0	8,0 5,0 – 8,0	8,0 5,0 – 10,0	0,639
АОпрон.50 (град.). После	4,0 2,0 – 8,0	3,5 2,0 – 5,0	5,0 5,0 – 8,0	4,0 [#] 1,0 – 8,0	0,776
Δ АОпрон.50 (град.)	-0,5 -6,0 – 1,0	0,5 -11,0 – 2,0	0,0 -7,0 – 1,0	-4,0 -8,0 – 0,0	0,842

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координация	Сочетан- ная	Расслабле- ние	Контроль	p
АОпрон.80 (град.). До	5,5 2,0 – 18,0	6,5 2,0 – 8,0	3,0 2,0 – 14,0	10,0 6,0 – 18,0	0,541
АОпрон.80 (град.). После	5,0 2,0 – 9,0	2,0 1,0 – 5,0	5,0 4,0 – 9,0	5,0 3,0 – 7,0	0,287
Δ АОпрон.80 (град.)	-4,0 -9,0 – 6,0	-3,5 -6,0 – 2,0	-2,0 -9,0 – 2,0	-3,0 -9,0 – 1,0	0,936
Среднее значение АОпрон. (град.). До	7,0 5,0 – 10,7	6,2 4,7 – 8,3	3,7 2,3 – 12,3	6,7 5,3 – 10,3	0,796
Среднее значение АОпрон. (град.). После	5,2* 3,3 – 7,0	5,0 4,3 – 6,3	5,3 4,0 – 7,0	4,7 4,3 – 6,7	0,976
Δ среднего значения АОпрон. (град.)	-1,7 -6,7 – 0,7	-0,8 -1,7 – 1,7	-0,3 -4,7 – 2,3	-2,3 -6,3 – 1,0	0,737

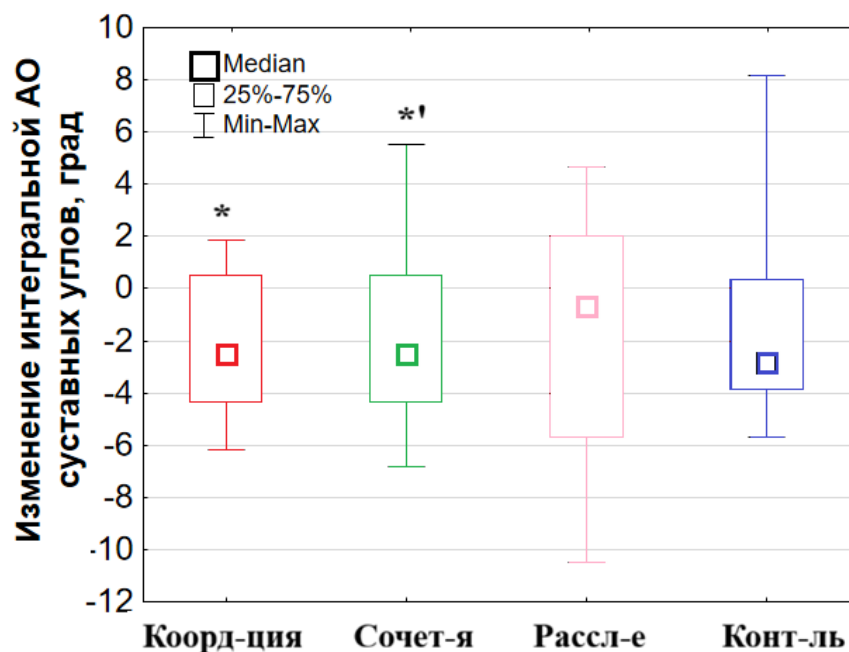
П р и м е ч а н и я:

- 1) АО – абсолютная ошибка;
- 2) суп. – супинация;
- 3) прон. – пронация;
- 4) ANOVA K-W – различия между всеми группами по данным однофакторного анализа Kruskal-Wallis;
- 5) До – результаты до тренировок;
- 6) После – результаты после тренировок;

7) # / * – $p < 0,1 / 0,05 / 0,01$ в группах после проведения тренировок по сравнению с результатами до тренировок;

8) 1 – $p < 0,05 (< 0,1)$ по сравнению с 1-й группой по данным критерия Mann-Whitney с учетом поправки Бонферрони.

В группах «Координация» (-3 [-4; -1] град.; $p = 0,037$) и «Сочетанная» (-3 [-4; -1] град.; $p = 0,075$) выявлены тенденции к снижению значения интегрального показателя АО воспроизведения всех суставных углов, однако при этом при проведении однофакторного анализа не обнаружены существенные различия между группами в повышении интегральной точности воспроизведения суставных углов (ANOVA $p = 0,640$) (Рисунок 9).



*' / * - $p < 0,1 / 0,05$ по сравнению с результатами до тренировки в группе.

По данным ANOVA, $p = 0,640$

Рисунок 9 – Изменение значения интегрального показателя АО воспроизведения положения лучезапястного сустава путем супинации и пронации предплечья в группах в результате курса тренировок (медиана $\pm$ 25 %-75 % $\pm$ минимальное и максимальное значение)

3.2.2 Влияние тренировочных программ на точность воспроизведения уровня изометрического сокращения при супинации

1) *Точность супинации нисходящего усилия.* В группе «Координация» не установлено существенных изменений показателя АОсуп. с усилием 80 %, 50 % и 20 % в нисходящем порядке (Таблица 2). В группе «Сочетанная» выявлена позитивная тенденция к снижению среднего значения показателя АОсуп. (-6,3 %; $p < 0,1$) за счет снижения значения АОсуп.50 (-8 %; $p < 0,05$). В группе «Расслабление» установлено снижение значения показателей АОсуп.80 (-27 %; $p < 0,05$) и АОсуп.50 (-17 %; $p < 0,01$) и среднего значения показателя АО для всех усилий (-14,0 %; $p < 0,01$). Причем количество ошибок АОсуп.50 ($p < 0,01$) и АОсуп.80 ($p < 0,05$) в указанной группе после тренировочного курса стало меньше, чем в группе «Контроль».

Тренировка дискретного расслабления была более эффективной в снижении значения показателя АОсуп.50 ($p < 0,05$), а также среднего значения показателя АОсуп. ($p < 0,05$) по сравнению с координационной тренировкой.

Таблица 2 – Точность силовой проприоцепции при супинации по различным схемам усилия до и после тренировочного курса (Me [25 %-75 %])

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетанная	Расслабле- ние	Контроль	p
Абсолютная ошибка воспроизведения нисходящего усилия (0 % → 80 % → 50 % → 20 %) при супинации					
АОсуп.80, %.	15,0 ³	24,0	30,0 ¹	23,0	0,034
До	5,0 – 23,0	17,0 – 30,0	27,0 – 37,0	20,0 – 35,0	

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетанная	Расслабле- ние	Контроль	p
АОсуп.80, %. После	15,0 5,0 – 20,0	17,0 3,0 – 33,0	5,0*, ⁴ 3,0 – 12,0	30,0 23,0 – 37,0	0,044
ΔАОсуп.80, %	-1,0 -10,0 – 14,0	-16,0 -20,0 – 7,0	-27,0 ⁴ -30,0 – 5,0	3,0 1,0 – 7,0	0,024
АОсуп.50, %. До	13,0 10,0 – 23,0	18,0 15,0 – 27,0	23,0 20,0 – 27,0	25,0 18,0 – 33,0	0,199
АОсуп.50, %. После	17,0 7,0 – 23,0	14,0* 3,0 – 22,0	3,0**, ⁴ 2,0 – 17,0	22,0 18,0 – 27,0	0,072
ΔАОсуп.50, %	-3,0 ³ -7,0 – 7,0	-8,0 -12,0 – 5,0	-17,0 ^{1,4} -18,0 – 7,0	-2,0 -6,0 – 0,0	0,008
АОсуп.20, %. До	7,0 0,0 – 12,0	5,0 2,0 – 8,0	3,0 3,0 – 7,0	7,0 2,0 – 7,0	0,963
АОсуп.20, %. После	3,0 0,0 – 12,0	8,0 3,0 – 10,0	5,0 2,0 – 7,0	3,0 0,0 – 7,0	0,620
Δ АОсуп.20, %	0,0 -4,0 – 0,0	-1,0 -2,0 – 5,0	-2,0 -2,0 – 4,0	-1,0 -5,0 – 1,0	0,765
Среднее значение АОсуп., %. До	12,3 8,3 – 16,7	14,8 13,3 – 19,7	19,0 17,3 – 23,0	18,3 15,0 – 21,7	0,085
Среднее значение АОсуп., %. После	10,5 7,7 – 14,3	14,2 [#] 5,0 – 20,7	6,3**, ⁴ 3,3 – 7,3	17,0 16,0 – 22,0	0,068

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетанная	Расслабле- ние	Контроль	p
Δ среднего значения АОсуп., %	-0,2 ³ -7,7 – 6,7	-6,3 -9,7 – 0,7	-14,0 ^{1, 4} -15,7 – 6,3	1,3 -2,3 – 2,0	0,009
Абсолютная ошибка воспроизведения восходящего усилия (0 % → 20 % → 50 % → 80 %) при супинации					
АОсуп.20, %. До	7,0 3,0 – 10,0	7,0 3,0 – 7,0	7,0 3,0 – 10,0	3,0 0,0 – 3,0	0,342
АОсуп.20, %. После	3,0 3,0 – 7,0	3,0 0,0 – 10,0	3,0 3,0 – 7,0	5,0 3,0 – 7,0	0,887
Δ АОсуп.20, %	0,0 -2,0 – 0,0	-3,0 -5,0 – 3,0	-3,0 -7,0 – 5,0	2,0 0,0 – 3,0	0,455
АОсуп.50, %. До	7,0 ⁴ 3,0 – 7,0	17,0 10,0 – 23,0	20,0 13,0 – 27,0	22,0 20,0 – 25,0	0,020
АОсуп.50, %. После	9,0 ⁴ 3,0 – 17,0	11,0 5,0 – 23,0	8,0*, ⁴ 7,0 – 13,0	23,0 20,0 – 25,0	0,014
Δ АОсуп.50, %	3,0 ³ 0,0 – 10,0	-9,0 -12,0 – 10,0	-13,0 ¹ -20,0 – 6,0	0,0 -2,0 – 5,0	0,035
АОсуп.80, %. До	13,0 ^{2, 3, 4} 10,0 – 15,0	32,0 ¹ 20,0 – 43,0	33,0 ¹ 27,0 – 38,0	42,0 ¹ 35,0 – 43,0	0,003
АОсуп.80, %. После	14,0 5,0 – 23,0	19,0 [#] 17,0 – 37,0	5,0*, ⁴ 2,0 – 17,0	40,0 35,0 – 43,0	0,022
Δ АОсуп.80, %	7,0 -7,0 – 10,0	-11,0 -23,0 – 1,0	-27,0 ^{1, 4} -33,0 – 13,0	0,0 -3,0 – 5,0	0,007

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетанная	Расслабле- ние	Контроль	p
Среднее значение АОсуп., %. До	6,7 ⁴ 4,3 – 10,7	18,8 14,7 – 23,0	18,7 16,0 – 24,0	21,7 19,0 – 22,7	0,015
Среднее значение АОсуп., %. После	9,5 ⁴ 5,7 – 14,3	12,8 7,7 – 21,0	8,3 ^{**} , ⁴ 4,7 – 9,7	21,7 18,7 – 25,0	0,011
Δ среднего значения АОсуп., %	4,7 ³ -5,0 – 6,7	-8,8 -13,0 – 7,7	-18,7 ¹ -11,3 – 6,3	2,0 -2,0 – 2,3	0,016
Абсолютная ошибка воспроизведения одиночного усилия (0 % → 20 % → 0 % → 50 % → 0 % → 80 %) при супинации					
АОсуп.20, %. До	6,0 3,0 – 12,0	5,0 3,0 – 7,0	5,0 3,0 – 12,0	3,0 2,0 – 3,0	0,308
АОсуп.20, %. После	3,0 0,0 – 10,0	3,0 3,0 – 10,0	3,0 0,0 – 7,0	5,0 3,0 – 10,0	0,875
Δ АОсуп.20, %	-3,0 -7,0 – 3,0	0,0 -2,0 – 3,0	1,0 -12,0 – 3,0	2,0 -3,0 – 5,0	0,582
АОсуп.50, %. До	6,0 3,0 – 13,0	22,0 3,0 – 25,0	17,0 13,0 – 30,0	17,0 10,0 – 18,0	0,315
АОсуп.50, %. После	8,0 0,0 – 13,0	9,0 5,0 – 17,0	3,0* 3,0 – 13,0	17,0 10,0 – 20,0	0,213
Δ АОсуп.50, %	3,0 0,0 – 6,0	-8,0 -19,0 – 10,0	-7,0 -15,0 – 3,0	3,0 -7,0 – 10,0	0,197

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетанная	Расслабле- ние	Контроль	p
АОсуп.80, %. До	19,0 10,0 – 20,0	33,0 10,0 – 40,0	27,0 23,0 – 43,0	27,0 20,0 – 37,0	0,126
АОсуп.80, %. После	9,0 3,0 – 20,0	14,0 7,0 – 30,0	13,0* 7,0 – 13,0	32,0 30,0 – 35,0	0,103
Δ АОсуп.80, %	-2,0 -9,0 – 7,0	-3,0 -25 – 4,0	-23,0 ⁴ -27,0 – 20,0	3,0 0,0 – 6,0	0,021
Среднее значение АОсуп., %. До	10,8 7,0 – 11,8	21,3 7,7 – 25,0	17,0 13,7 – 30,0	16,3 12,7 – 19,0	0,352
Среднее значение АОсуп., %. После	6,2 3,3 – 13,3	9,0 6,0 – 16,7	7,7** 5,0 – 9,7	17,7 15,0 – 18,3	0,172
Δ среднего значения АОсуп., %	-0,8 -4,5 – 5,3	-9,0 -12,3 – 5,7	-10,0 ⁴ -16,0 – 5,7	0,0 -1,3 – 5,0	0,0605

П р и м е ч а н и я:

- 1) АО – абсолютная ошибка;
- 2) суп. – супинация;
- 3) прон. – пронация;
- 4) ANOVA K-W – различия между всеми группами по данным однофакторного анализа Kruskal-Wallis;
- 5) До – результаты до тренировок;
- 6) После – результаты после тренировок;
- 7) # / * / ** – $p < 0,1 / 0,05 / 0,01$ в группах после проведения тренировок по сравнению с результатами до тренировок;

8) 1, 2, 3, 4 – $p < 0,05$ ($< 0,1$) по сравнению с 1-й, 2-й, 3-й, 4-й группами соответственно по данным критерия Mann-Whitney с учетом поправки Бонферрони.

2) *Точность супинации восходящего усилия.* В группе «Координация» точность воспроизведения усилий при супинации на 80 %, 50 % и 20 % от МПС в восходящем порядке не изменилась (Таблица 2). В группе «Сочетанная» обнаружена позитивная тенденция к снижению значения показателя АОсуп.80 (-11 %; $p < 0,1$). В группе «Расслабление» установлено снижение значений показателей АОсуп.50 (-13 %; $p < 0,05$) и АОсуп.80 (-27 %; $p < 0,01$) и среднего значения показателя АОсуп. (-18,7 %; $p < 0,01$). А значения показателей АОсуп.50 и АОсуп.80 в группе «Расслабление» после тренировки стали ниже (обе $p < 0,05$), чем в группе «Контроль». Тренировка ступенчатого расслабления в группе «Расслабление» была более эффективна в снижении значения показателя АОсуп.50 ($p < 0,05$) и среднего значения показателя АОсуп. ($p < 0,05$) по сравнению с тренировкой в группе «Координация».

3) *Точность дискретного сокращения в восходящем направлении с периодами расслабления.* Существенное снижение значений показателей АОсуп.50 (-7 %; $p < 0,05$) и АОсуп.80 (-23 %; $p < 0,05$) установлено только после тренировки дискретного расслабления. Однако статистически значимых различий с другими тренировочными воздействиями не выявлено.

3.2.3 Влияние тренировочных программ на точность воспроизведения уровня изометрического сокращения при пронации

1) *Точность пронации нисходящего усилия.* Во всех трех группах после курса тренировок выявлено существенное снижение значения показателя АОпрон.80: -6 % ($p < 0,05$) в группе «Координация», -8 % ($p < 0,05$) в группе «Сочетанная», -13 % ($p < 0,05$) в группе «Расслабление» (Таблица 3). Эти результаты отличались от динамики значений показателя АОпрон.80 в группе

«Контроль». Снижение значения показателя АОпрон.50 после тренировочного курса выявлено в группах «Сочетанная» (-3 %; $p < 0,1$) и «Расслабление» (-9 %; $p < 0,05$). Только в группе «Координация» после тренировки выявлено существенное снижение значения показателя АОпрон.20 ($p < 0,05$). Среднее значение показателя АОпрон. снизилось во всех группах (все $p < 0,05$), и эти эффекты были отличны от изменения в группе «Контроль».

Таблица 3 – Точность силовой проприоцепции при пронации по различным схемам усилия до и после тренировочного курса (Ме [25 %-75 %])

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетан- ная	Расслабление	Контроль	p
Абсолютная ошибка воспроизведения нисходящего усилия (0 % → 80 % → 50 % → 20 %) при пронации					
АОпрон.80, %.	25,0	30,0	20,0	15,0	0,342
До	17,0 – 39,0	10,0 – 33,0	13,0 – 29,0	7,0 – 23,0	
АОпрон.80, %.	16,0*	13,0*	3,0*, ⁴	27,0	0,003
После	13,0 – 20,0	2,0 – 23,0	1,0 – 8,0	17,0 – 40,0	
Δ	-6,0 ⁴	-8,0 ⁴	-13,0 ⁴	11,0	0,006
АОпрон.80, %	-22,0 – 2,0	-17,0 – 4,0	-25,0 – 8,0	8,0 – 12,0	
АОпрон.50, %.	22,0	23,0	21,0	19,0	0,738
До	10,0 – 30,0	18,0 – 30,0	10,0 – 25,0	13,0 – 26,0	
АОпрон.50, %.	13,0	13,0 [#]	9,0*, ⁴	25,0	0,020
После	10,0 – 20,0	10,0 – 27,0	5,0 – 15,0	22,0 – 29,0	
Δ	-4,0	-3,0 ^{4*}	-9,0 ⁴	5,0	0,018
АОпрон.50, %	-13,0 – 3,0	-18,0 – 2,0	-10,0 – 5,0	2,0 – 7,0	
АОпрон.20, %.	8,0	7,0	1,0	4,0	0,239
До	7,0 – 10,0	2,0 – 10,0	0,0 – 6,0	1,0 – 11,0	

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетан- ная	Расслабление	Контроль	p
АОпрон.20, %. После	3,0* 2,0 – 8,0	3,0 2,0 – 5,0	2,0 1,0 – 3,0	3,0 2,0 – 8,0	0,410
Δ АОпрон.20, %	-4,0 -8,0 – 1,0	-3,0 -5,0 – 1,0	1,0 -4,0 – 3,0	0,0 -3,0 – 2,0	0,535
Среднее значение АОпрон., %. До	19,0 11,0 – 25,0	18,0 13,0 – 23,0	14,0 11,0 – 19,0	11,0 8,0 – 20,0	0,413
Среднее значение АОпрон., %. После	11,0* 10,0 – 14,0	11,0* 6,0 – 12,0	5,0*, ⁴ 3,0 – 9,0	18,0 14,0 – 25,0	0,002
Δ среднего зна- чения АОпрон., %	-4,0 ⁴ -10,0 – 1,0	-5,0 ⁴ -12,0 – 2,0	-9,0 ⁴ -12,0 – 4,0	6,0 3,0 – 7,0	0,021
Абсолютная ошибка воспроизведения восходящего усилия (0 % → 20 % → 50 % → 80 %) при пронации					
АОпрон.20, %. До	5,0 0,0 – 7,0	7,0 0,0 – 10,0	3,0 0,0 – 5,0	4,0 1,0 – 8,0	0,779
АОпрон.20, %. После	1,0 0,0-5,0	7,0 3,0 – 10,0	6,0 2,0 – 12,0	1,0 0,0 – 7,0	0,052
Δ АОпрон.20, %	-1,0 -7,0 – 0,0	-2,0 -3,0 – 7,0	2,0 -1,0 – 10,0	-2,0 -4,0 – 3,0	0,248
АОпрон.50, %. До	13,0 ² 5,0 – 13,0	20,0 ¹ 17,0 – 27,0	20,0 15,0 – 22,0	14,0 8,0 – 20,0	0,008

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетан- ная	Расслабление	Контроль	p
АОпрон.50, %.	9,0	7,0*	7,0 [#]	17,0	0,501
После	3,0 – 13,0	3,0 – 20,0	5,0 – 17,0	12,0 – 21,0	
Δ	-1,0	-10,0 ^{4'}	-8,0	0,0	0,073
АОпрон.50, %	-6,0 – 10,0	-17,0 – 3,0	-15,0 – 4,0	-5,0 – 8,0	
АОпрон.80, %.	16,0 ²	40,0 ¹	33,0	30,0	0,028
До	10,0 – 20,0	27,0 – 43,0	20,0 – 43,0	20,0 – 34,0	
АОпрон.80, %.	17,0	17,0*	7,0*	32,0	0,141
После	12,0 – 33,0	10,0 – 33,0	5,0 – 27,0	15,0 – 39,0	
Δ	4,0	-20,0 ^{4', 1'}	-11,0 ^{4', 1}	4,0	0,007
АОпрон.80, %	-8,0 – 10,0	-27,0 – 7,0	-31,0 – 0,0	-1,0 – 5,0	
Среднее значение АОпрон., %. До	10,5 ² 7,7 – 13,3	21,7 ¹ 15,3 – 25,7	18,0 12,3 – 21,0	17,2 11,5 – 19,0	0,005
Среднее значение АОпрон., %.	9,0	9,7*	7,3*	17,5	
После	8,0 – 18,3	8,3 – 18,7	5,3 – 19,0	11,2 – 20,5	0,237
Δ среднего зна- чения АОпрон., %	-1,0 -5,0 – 4,7	-10,7 ^{1, 4} -13,0 – 3,0	-6,7 -13,0 – 1,0	0,5 -0,8 – 3,2	
Абсолютная ошибка воспроизведения одиночного усилия (0 % → 20 % → 0 % → 50 % → 0 % → 80 %) при пронации					
АОпрон.20, %.	3,0	6,0	5,0	6,0	0,992
До	2,0 – 7,0	0,0 – 10,0	2,0 – 10,0	2,5 – 9,0	

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координа- ция	Сочетан- ная	Расслабление	Контроль	p
АОпрон.20, %.	3,0	8,0	7,0	6,0	0,307
После	0,0 – 7,0	5,0 – 13,0	3,0 – 10,0	2,0 – 10,0	
Δ	-2,0	3,0	2,0	-4,0	0,538
АОпрон.20, %	-3,0 – 0,0	-7,0 – 8,0	0,0 – 8,0	-6,0 – 5,0	
АОпрон.50, %.	12,0	19,0 ^{1, 4}	15,0	9,0	0,032
До	3,0 – 15,0	17,0 – 23,0	12,0 – 25,0	5,0 – 16,0	
АОпрон.50, %.	9,0	7,0*	8,0*	14,0	0,310
После	3,0 – 13,0	3,0 – 18,0	5,0 – 13,0	11,0 – 18,0	
Δ	0,0	-13,0 ⁴	-8,0 ⁴	3,0	0,003
АОпрон.50, %	-1,0 – 0,0	-18,0 – 5,0	-11,0 – 2,0	-2,0 – 12,0	
АОпрон.80, %.	20,0	33,0	23,0	12,0	0,030
До	13,0 – 27,0	30,0 – 40,0	20,0 – 43,0	5,0 – 23,0	
АОпрон.80, %.	19,0	7,0**	16,0*	28,0	0,105
После	10,0 – 33,0	3,0 – 23,0	5,0 – 20,0	20,0 – 30,0	
Δ	0,0	-23,0 ⁴	-8,0 ⁴	12,0	0,001
АОпрон.80, %	-5,0 – 2,0	-27,0 – 7,0	-15,0 – 3,0	5,0 – 20,0	
Среднее значение АОпрон., %. До	10,7 7,7 – 16,0	18,7 ⁴ 16,7 – 19,7	17,3 13,3 – 23,3	8,7 6,0 – 12,8	0,019
Среднее значение АОпрон., %. После	10,7 5,7 – 17,0	11,0* 5,3 – 14,3	9,3 6,7 – 15,7 (#)	15,8 13,5 – 17,8	
Δ среднего зна- чения	-2,0 -2,3 – 0,3	-9,7 ⁴ -12,7 – 2,3	-5,0 ⁴ -13,7 – 1,0	4,7 1,3 – 11,7	0,005

Показатель	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	ANOVA K-W
	Координация	Сочетанная	Расслабление	Контроль	p
АОпрон., %					

Примечания:

- 1) АО – абсолютная ошибка;
- 2) суп. – супинация;
- 3) прон. – пронация;
- 4) ANOVA K-W – различия между всеми группами по данным однофакторного анализа Kruskal-Wallis;
- 5) До – результаты до тренировок;
- 6) После – результаты после тренировок;
- 7) # / * / ** – $p < 0,1$ / $0,05$ / $0,01$ в группах после проведения тренировок по сравнению с результатами до тренировок;
- 8) 1, 2, 3, 4 – $p < 0,05$ (1', 4' – $p < 0,1$) по сравнению с 1-й, 2-й, 3-й, 4-й группами соответственно по данным критерия Mann-Whitney с учетом поправки Бонферрони.

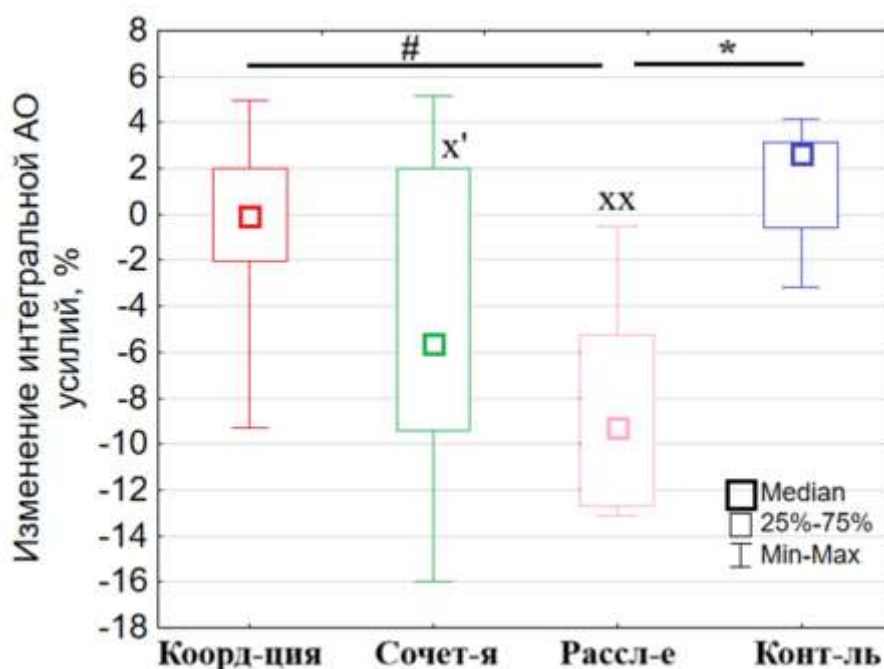
2) *Точность пронации восходящего усилия.* Значение показателя АОпрон.20 не изменилось в группах за период тренировки. Значение показателя АОпрон.50 снизилось в группах «Сочетанная» (-10 %; $p < 0,1$) и «Расслабление» (-8 %; $p < 0,1$). Однако значительное по сравнению с группой «Контроль» снижение значения показателя АОпрон.50 отмечалось только в группе «Сочетанная» ($p < 0,1$). Снижение значения показателя АОпрон.80 выявлено также в группах «Сочетанная» (-20 %; $p < 0,1$) и «Расслабление» (-11 %; $p < 0,1$), причем эти изменения были более выраженными, чем в группах «Координация» ($p < 0,05$) и «Контроль» ($p < 0,05$).

В целом сочетанная тренировка вызвала снижение среднего значения показателя АОпрон. в группах «Сочетанная» (-10,7 %; $p < 0,05$) и «Расслабление» (-6,7 %; $p < 0,05$). Эффективность тренировки в группе «Сочетанная» была выше, чем в группах «Контроль» и «Координация».

3) *Точность дискретного сокращения в восходящем направлении с периодами расслабления.* Координационная тренировка не оказывала влияния на воспроизведение усилия путем пронации в такой схеме тестирования (Таблица 3). В группе «Сочетанная» после тренировки были снижены значения показателей АОпрон.50 (-10 %; $p < 0,05$) и АОпрон.80 (-20 %; $p < 0,05$) и среднее значение показателя АОпрон. (-10,7 %; $p < 0,05$). Эти эффекты были отличны от изменений в группах «Контроль» и «Координация». Также тренировка дискретного расслабления привела к снижению значений показателей АОпрон.50 (-8 %; $p < 0,05$) и АОпрон.80 (-8 %; $p < 0,05$) и среднего значения показателя АОпрон. (-5,0 %; $p < 0,1$): эти эффекты в группе «Расслабление» были отличны от изменений в группе «Контроль».

3.2.4 Влияние тренировочных программ на динамику значений интегрального показателя АО воспроизведения усилия

Интегральную точность воспроизведения усилий оценивали по среднему значению показателя АО воспроизведения всех усилий при супинации и пронации (т.е. 18 усилий). Значение интегрального показателя АО усилий снизилось в группах «Сочетанная» (-6 [-9; -2] %; $p = 0,059$, по сравнению с исходным уровнем) и «Расслабление» (-9 [-13; -5] %; $p = 0,008$, по сравнению с исходным уровнем) (Рисунок 10). Снижение значения интегрального показателя АО усилий в группе «Расслабление» было более выраженным, чем в группах «Контроль» (2,5 %; $p = 0,013$) и «Координация» (-0,1 %; $p = 0,059$).



/ * – $p < 0,06 / 0,05$ между двумя группами по критерию Mann-Whitney с поправкой Бонферрони.

x'/xx – $p < 0,1 / 0,01$ – сравнение результатов до и после тренировки в группе по парному критерию Wilcoxon.

По данным ANOVA, $p = 0,009$

Рисунок 10 – Изменение интегрального показателя АО воспроизведения усилия (медиана $\pm$ 25 %-75 % $\pm$ минимальное и максимальное значение)

3.2.5 Взаимосвязь между изменениями силовой и пространственной проприоцептивных способностей в результате тренировок в общей группе тренировавшихся участников исследования

Для оценки взаимосвязи механизмов изменения разных модальностей проприоцепции в результате проведенных тренировок нами был осуществлен корреляционный анализ в общей группе тренировавшихся участников исследования. Установлено, что изменение среднего значения показателя АОсуп. восходящего усилия отрицательно коррелировало с изменением среднего значения показателя АОсуп. воспроизведения суставных углов ($r = -$

0,371; $p < 0,05$) и также отрицательно – со значением интегрального показателя АО воспроизведения всех углов ($r = -0,369$; $p < 0,05$) (Таблица 4). Кроме того, изменение среднего значения показателя АО восходящих усилий также отрицательно коррелировало с изменением значения показателя АОпрон. суставных углов ($r = -0,373$; $p < 0,05$), что, по-видимому, указывает на противоположный характер изменения проприоцептивного контроля положения суставов и мышечного напряжения.

Положительные корреляции, указывающие на однонаправленный характер изменений разных проприоцептивных модальностей, отмечались между улучшением значения показателя АОпрон. дискретного сокращения с периодами расслабления с изменением значения показателя АОсуп. на заданные углы ($r = 0,434$; $p < 0,05$) и улучшением интегральной точности воспроизведения суставных углов ($r = 0,457$; $p < 0,05$). В целом выявленные взаимосвязи указывают на выраженную специфичность тренировки разных проприоцептивных способностей.

Таблица 4 – Корреляция между изменениями показателей проприоцептивного контроля положения сустава и мышечного напряжения в общей группе участников исследования

Изменение показателей проприоцептивного контроля мышечного напряжения	Положения сустава		
	Δ среднего значения АО (супинация)	Δ среднего значения АО (пронация)	Δ АО (инте- гральная)
Δ среднего значения АОсуп. (нисх.)	-0,154	-0,373*	-0,304
Δ среднего значения АОсуп. (восх.)	-0,371*	-0,200	-0,369*
Δ среднего значения АОсуп. (дискр.)	-0,218	0,025	-0,186
Δ среднего значения АОсуп. (все)	-0,229	-0,157	-0,268
Δ среднего значения АОпрон. (нисх.)	-0,176	-0,209	-0,218
Δ среднего значения АОпрон. (восх.)	-0,033	-0,056	-0,036
Δ среднего значения АОпрон. (дискр.)	0,434*	0,268	0,457*

Изменение показателей проприоцептивного контроля мышечного напряжения	Положения сустава		
	Δ среднего значения АО (супинация)	Δ среднего значения АО (пронация)	Δ АО (инте- гральная)
Δ среднего значения АОпрон. (все)	0,137	0,054	0,131

П р и м е ч а н и я:

- 1) АО – абсолютная ошибка;
- 2) суп. – супинация;
- 3) прон. – pronация;
- 4) нисх. – нисходящее усилие (0 % → 80 % → 50 % → 20 %);
- 5) восх. – восходящее усилие (0 % → 20 % → 50 % → 80 %);
- 6) дискр. – дискретное усилие с периодами расслабления (0 % → 20 % → 0 % → 50 % → 0 % → 80 %);
- 7) все – все формы изменения усилия вместе;
- 8) * – $p < 0,05$.

3.2.6 Взаимосвязь эффективности прохождения лабиринта с силовой и пространственной проприоцептивными способностями предплечья в общей группе участников исследования

Во втором обследовании после курса тренировок корреляционный анализ выявил существенные отрицательные корреляции между временем прохождения лабиринта, то есть показателем эффективности мануального навыка, и показателями пространственной проприоцептивной способности (Таблица 5): со средним значением показателя АО супинации джойстика ($r = 0,39$; $p = 0,018$), со средним значением показателя АО пронации джойстика ($r = 0,36$; $p = 0,033$) и со средним значением интегрального показателя АО супинации и пронации джойстика ($r = 0,42$; $p = 0,010$) (Рисунок 11). Однако существенных корреляций

между временем прохождения лабиринта и способностью к воспроизведению мышечных усилий не выявлено. Длина пройденного пути лабиринта также коррелировала со средним значением интегрального показателя АО супинации и пронации джойстика ($r = -0,32$; $p = 0,045$), а также со средним значением показателя АО одиночного усилия при пронации ($r = -0,32$; $p = 0,015$), что в целом подтверждает связь эффективности прохождения лабиринта с пространственной проприоцептивной точностью. Корреляция количества ошибок с проприоцептивными способностями предплечья была несущественной.

Таким образом, скорость прохождения лабиринта и (в меньшей мере) длина пройденного пути после курса тренировок были связаны с пространственной проприоцептивной способностью мышц предплечья, но не с силовой проприоцептивной способностью.

Таблица 5 – Корреляционный анализ Spearman времени прохождения лабиринта с силовой и пространственной проприоцептивными способностями в общей группе участников исследования после курса тренировок

Коррелируемые пары показателей	r	p
<i>Пространственная проприоцептивная способность vs Время прохождения лабиринта</i>		
Среднее значение показателя АО супинации джойстика vs Время прохождения лабиринта	0,39*	0,018
Среднее значение показателя АО пронации джойстика vs Время прохождения лабиринта	0,36*	0,033
Среднее значение интегрального показателя АО (супинации+пронации джойстика) vs Время прохождения лабиринта	0,42*	0,010
<i>Силовая проприоцептивная способность vs Время прохождения лабиринта</i>		
Среднее значение показателя АО нисходящего усилия при супинации vs Время прохождения лабиринта	-0,08	0,659

Коррелируемые пары показателей	r	p
Среднее значение показателя АО восходящего усилия при супинации vs Время прохождения лабиринта	0,09	0,619
Среднее значение показателя АО одиночного усилия при супинации vs Время прохождения лабиринта	0,20	0,239
Среднее значение показателя АО усилия при супинации (нисходящее+восходящее+одиночное) vs Время прохождения лабиринта	0,13	0,447
Среднее значение показателя АО нисходящего усилия при пронации vs Время прохождения лабиринта	-0,02	0,899
Среднее значение показателя АО восходящего усилия при пронации vs Время прохождения лабиринта	0,14	0,401
Среднее значение показателя АО одиночного усилия при пронации vs Время прохождения лабиринта	0,32	0,054
Среднее значение показателя АО усилия при пронации (нисходящее+восходящее+одиночное) vs Время прохождения лабиринта	0,20	0,249
Среднее значение интегрального показателя АО всех усилий (пронация+супинация) vs Время прохождения лабиринта	0,19	0,288
<i>Длина пути лабиринта vs Пространственная проприоцептивная способность</i>		
Среднее значение показателя АО супинации джойстика vs Длина пути лабиринта	-0,27	0,092
Среднее значение показателя АО пронации джойстика vs Длина пути лабиринта	-0,16	0,323
Среднее значение интегрального показателя АО (супинации+пронации джойстика) vs Длина пути лабиринта	-0,32*	0,045

Коррелируемые пары показателей	r	p
<i>Силовая проприоцептивная способность vs Длина пути лабиринта</i>		
Среднее значение показателя АО нисходящего усилия при супинации vs Длина пути лабиринта	-0,08	0,613
Среднее значение показателя АО восходящего усилия при супинации vs Длина пути лабиринта	-0,23	0,160
Среднее значение показателя АО одиночного усилия при супинации vs Длина пути лабиринта	-0,17	0,281
Среднее значение показателя АО усилия при супинации (нисходящее+восходящее+одиночное) vs Длина пути лабиринта	-0,19	0,240
Среднее значение показателя АО нисходящего усилия при пронации vs Длина пути лабиринта	-0,12	0,461
Среднее значение показателя АО восходящего усилия при пронации vs Длина пути лабиринта	-0,29	0,069
Среднее значение показателя АО одиночного усилия при пронации vs Длина пути лабиринта	-0,38*	0,015
Среднее значение показателя АО усилия при пронации (нисходящее+восходящее+одиночное) vs Длина пути лабиринта	-0,27	0,092

П р и м е ч а н и я:

- 1) АО – абсолютная ошибка;
- 2) супинация/пронация джойстика проводилась на углы: 20 град. → 50 град. → 80 град.;
- 3) нисходящее усилие: 0 % → 80 % → 50 % → 20 %;
- 4) восходящее усилие: 0 % → 20 % → 50 % → 80 %;
- 5) одиночное усилие: 0 % → 20 % → 0 % → 50 % → 0 % → 80 %;
- 6) * – $p < 0,05$.

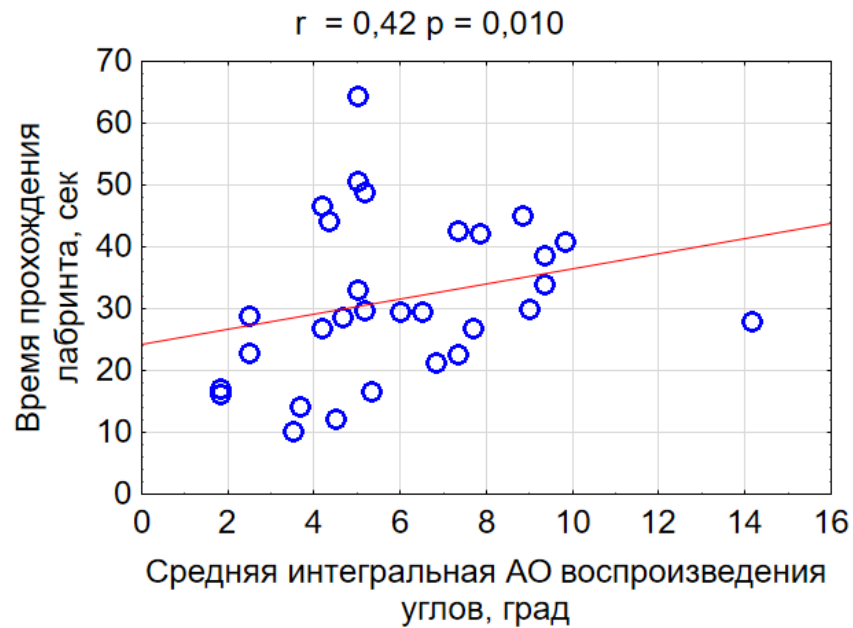


Рисунок 11 – Корреляция Spearman среднего значения интегрального показателя АО воспроизведения углов при супинации+пронации джойстика с временем прохождения лабиринта в общей группе после курса тренировок

3.2.7 Резюме

Проведенный анализ результатов эксперимента позволяет сделать вывод о специфичности влияния различных тренировочных программ на показатели пространственной и силовой проприоцепции. Улучшение пространственной проприоцепции (снижение значения показателя абсолютной ошибки воспроизведения углов) преимущественно наблюдалось в группах, тренировочная программа которых включала координационную составляющую («Координация» и «Сочетанная»). В этих группах зафиксированы статистически значимые изменения и выраженные тенденции к улучшению показателей пространственной проприоцептивной способности, в то время как в группе «Расслабление» статистически значимых изменений в тестах на воспроизведение суставных углов выявлено не было. Это подтверждает ключевую роль координационной тренировки в совершенствовании

пространственного проприоцептивного контроля. Наиболее выраженные и статистически значимые улучшения точности воспроизведения изометрического усилия как при пронации, так и при супинации (сокращение количества ошибок) наблюдались в группе «Расслабление». Этот эффект был зафиксирован при различных режимах тестирования (нисходящем, восходящем и одиночном с периодами расслабления) и для разных уровней усилия (20 %, 50 %, 80 % от МПС). В группе «Сочетанная» также отмечались положительные изменения, однако они были менее системными. Следовательно, тренировка дискретного расслабления является наиболее эффективным средством для развития силовой проприоцепции (способности точно контролировать и воспроизводить заданный уровень мышечного усилия). Оценка интегрального показателя точности воспроизведения усилий (по 18 тестам) показала, что достоверное улучшение достигается только при наличии в тренировочной программе упражнений на расслабление (в группах «Сочетанная» и «Расслабление»). При этом изолированная координационная тренировка (в группе «Координация») не приводила к значимому изменению значения этого интегрального показателя силовой проприоцептивной способности. Корреляционный анализ выявил отрицательные взаимосвязи между улучшением показателей силовой и пространственной проприоцепции, что указывает на разнонаправленный характер их изменений в процессе обучения. Положительные корреляции были обнаружены только между показателями однотипных модальностей, в частности, улучшение точности воспроизведения пронации в тесте с дискретным расслаблением и периодами отдыха положительно коррелировало с улучшением точности воспроизведения суставных углов при супинации и с улучшением интегральной точности воспроизведения суставных углов. Это свидетельствует о выраженной специфичности тренировочных эффектов в отношении различных проприоцептивных способностей. Таким образом, полученные результаты подтверждают выдвинутую гипотезу о специфичности тренировок: координационная тренировка преимущественно улучшает пространственную проприоцепцию, тогда как тренировка дискретного расслабления является очень

специфичным методом для развития силовой проприоцепции. Их совместное применение (группа «Сочетанная») позволяет достичь комплексного положительного влияния на обе модальности проприоцептивного контроля.

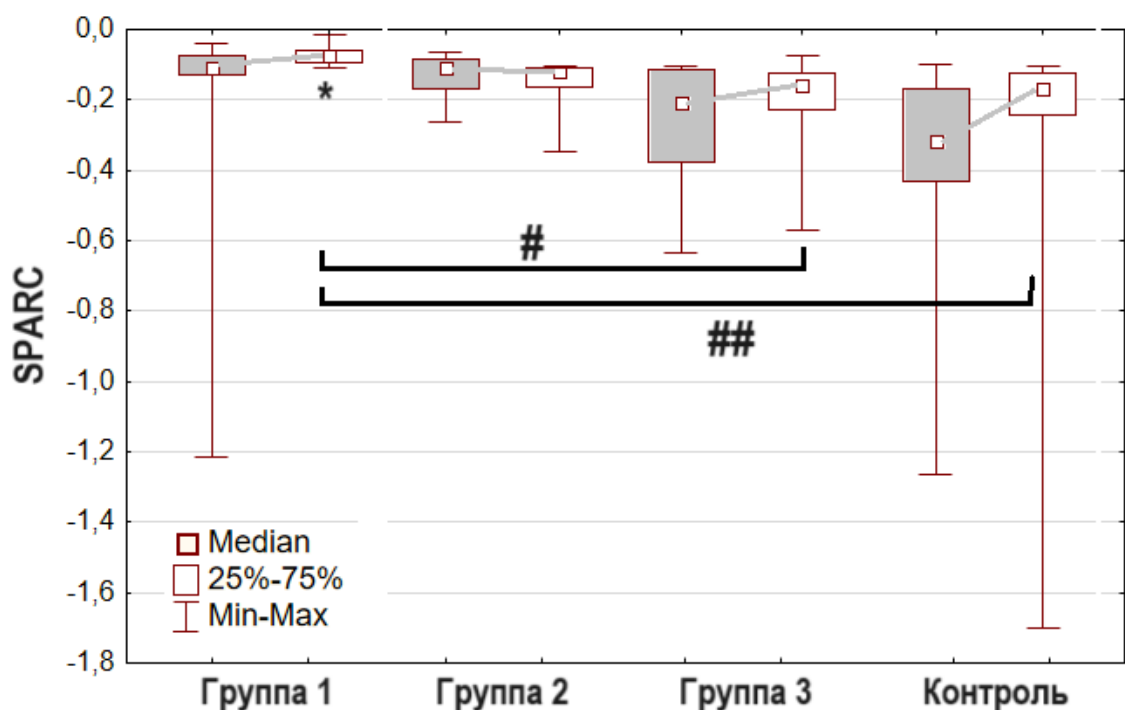
Специфичность тренировочных воздействий на соматосенсорную чувствительность при обследовании после курса тренировок подтверждается корреляцией скорости прохождения лабиринта и длины пройденного пути лабиринта с пространственной проприоцептивной способностью мышц предплечья, однако корреляция эффективности формируемого навыка с силовой проприоцептивной способностью отсутствовала. Следовательно, не только тонко-координационная тренировка специфически влияла на пространственную проприоцепцию, но и сама эффективность навыка после курса тренировок оказалась связана именно с пространственной проприоцептивной способностью, но не с силовой проприоцепцией.

3.3 Исследование влияния специфической координационной тренировки мануального навыка, программы развития дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения на биомеханическую плавность и суставную скоординированность мануальных движений, а также взаимосвязи качества движений с проприоцептивным контролем

Во время обработки данных видеозапись прохождения лабиринта 6 участниками исследования была признана некорректной из-за различных артефактов, в результате в анализ биомеханических показателей плавности и скоординированности вошли данные 34 участников: 10 человек в группе «Контроль», 8 в группе «Координация», 8 в группе «Сочетанная» и 8 в группе «Расслабление».

3.3.1 Влияние тренировочных программ на показатель плавности (SPARC) при прохождении лабиринта в группах за период проведения тренировок

Значение показателя SPARC увеличилось только в группе «Координация» и стало выше по сравнению со значениями аналогичного показателя в группах «Расслабление» и «Контроль» (Рисунок 12).



Серые прямоугольники – результаты, полученные в группах до тренировок, белые прямоугольники – результаты после окончания эксперимента.

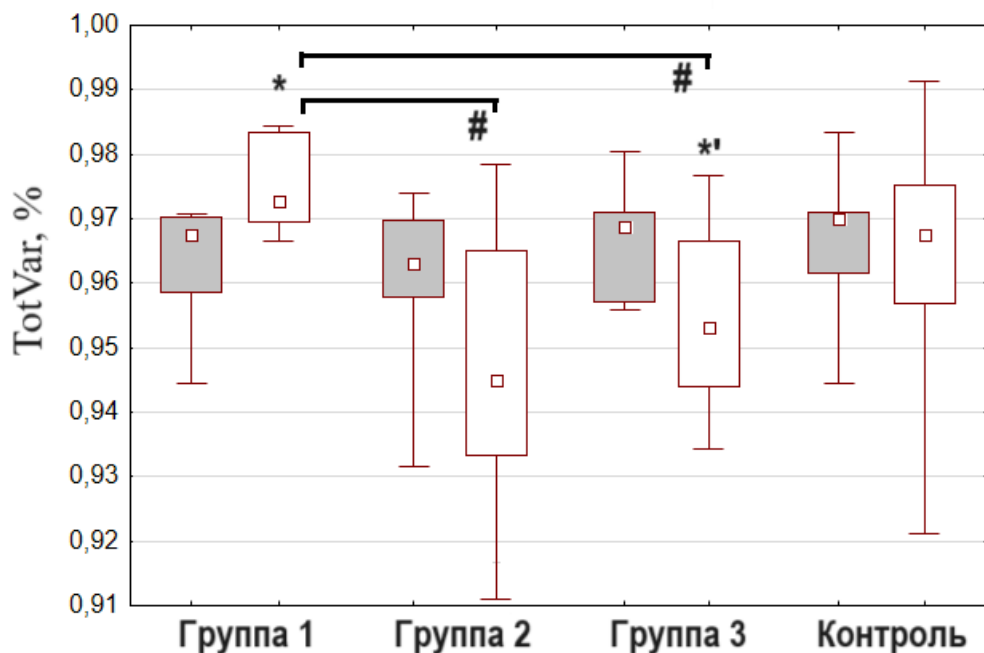
Группа 1 – «Координация», группа 2 – «Сочетанная», группа 3 – «Расслабление».

/ ## – $p < 0,05$ / $0,01$

Рисунок 12 – Изменение значений показателя плавности (SPARC) при прохождении лабиринта в группах за период тренировок

3.3.2 Влияние тренировочных программ на показатель скоординированности суставов (TotVar) при прохождении лабиринта в группах за период проведения тренировок

Значение показателя координации TotVar увеличилось также только в группе «Координация» и стало больше, чем в группах «Сочетанная» и «Расслабление» (Рисунок 13).



Серые прямоугольники – результаты, полученные в группах до тренировок, белые прямоугольники – результаты после окончания эксперимента.

Группа 1 – «Координация», группа 2 – «Сочетанная», группа 3 – «Расслабление».

/ ## – $p < 0,05 / 0,01$.

*/ * – $p < 0,1 / 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки

Рисунок 13 – Изменение значений показателя скоординированности суставов руки (TotVar) при прохождении лабиринта в группах за период проведения тренировок

3.3.3 Корреляция показателей плавности (SPARC) и скоординированности (TotVar) с показателями эффективности прохождения лабиринта

Для выявления взаимосвязей между биомеханическими показателями SPARC и TotVar и показателями эффективности навыка (длиной пути лабиринта, количеством ошибок, временем прохождения лабиринта) во втором обследовании после курса тренировок был проведен корреляционный анализ Spearman (Таблица 6).

Таблица 6 – Корреляция показателей плавности (SPARC) и скоординированности движения верхней конечности (TotVar) с показателями эффективности прохождения лабиринта ($n = 34$) во втором обследовании после курса тренировок

Наименование показателя	SPARC (После)	TotVar (После)	Δ SPARC (После-До)	Δ TotVar (После-До)
Время прохождения (После)	-0,49**	-0,50**	x	x
Количество ошибок (После)	-0,22	0,01	x	x
Длина пройденного пути (После)	0,20	0,33*'	x	x
Δ Время прохождения (После-До)	x	x	-0,06	-0,39*
Δ Количество ошибок (После-До)	x	x	0,08	-0,14
Δ Длина пройденного пути (После-До)	x	x	0,12	0,35*

Примечания:

1) Δ – изменение значения показателя после тренировок по сравнению со значением этого показателя до тренировок, %;

2) *' / ** – $p < 0,05$ / $0,01$.

Результаты анализа показали, что время прохождения лабиринта отрицательно коррелировало с показателями SPARC ($r = -0,49$; $p < 0,01$) и TotVar ($r = -0,50$; $p < 0,01$), при этом более высокая скорость прохождения лабиринта отмечалась у участников исследования, имеющих бОльшие значения показателя плавности (SPARC) и показателя суставной скоординированности (TotVar) (Рисунки 14, 15).

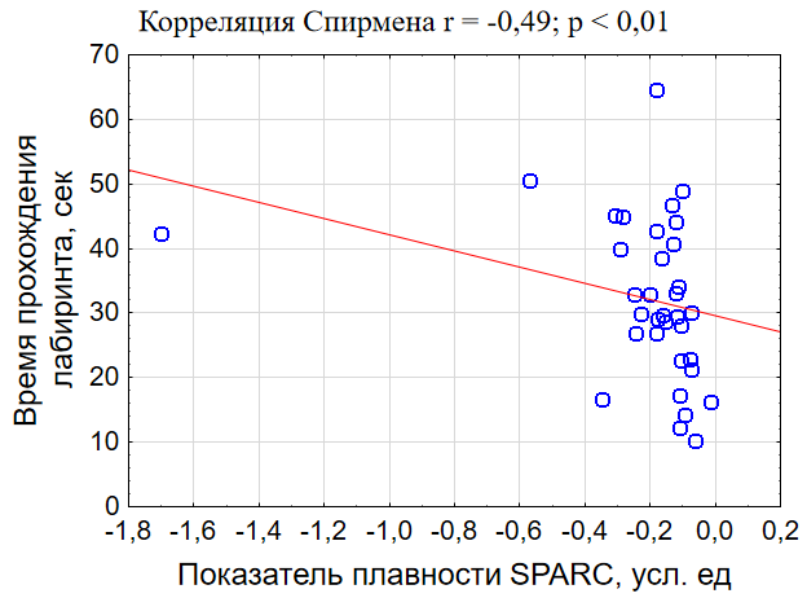


Рисунок 14 – Корреляция Spearman между изменением времени прохождения лабиринта и изменением значения показателя плавности SPARC в общей группе после курса тренировок

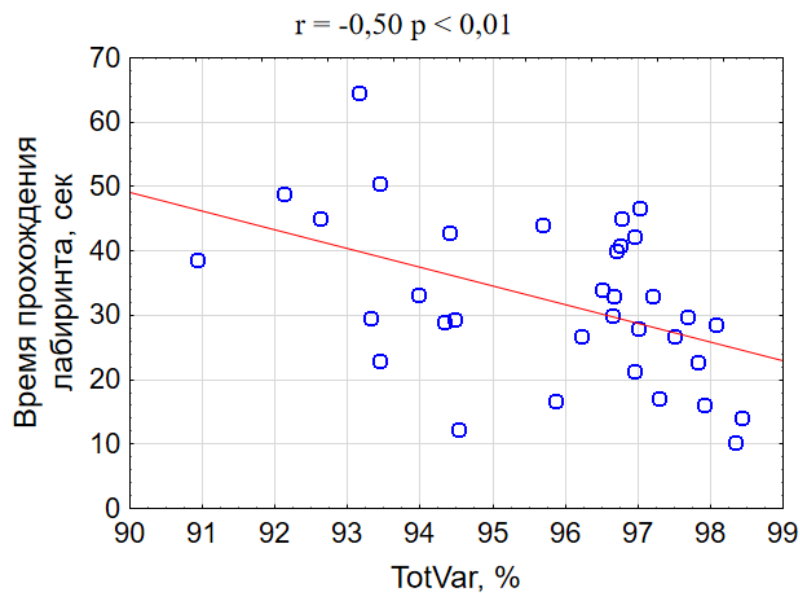


Рисунок 15 – Корреляция Spearman между изменением времени прохождения лабиринта и изменением значения показателя скоординированности TotVar в общей группе после курса тренировок

Более того, увеличение за период тренировки значения показателя TotVar коррелировало с уменьшением времени прохождения лабиринта ($r = -0,39$; $p = 0,025$) (Рисунок 16) и увеличением общего пути лабиринта, пройденного участником исследования ($r = 0,35$; $p = 0,041$) (Рисунок 17), при этом увеличение эффективности прохождения лабиринта было связано с ростом координированности движений в суставах при прохождении лабиринта.

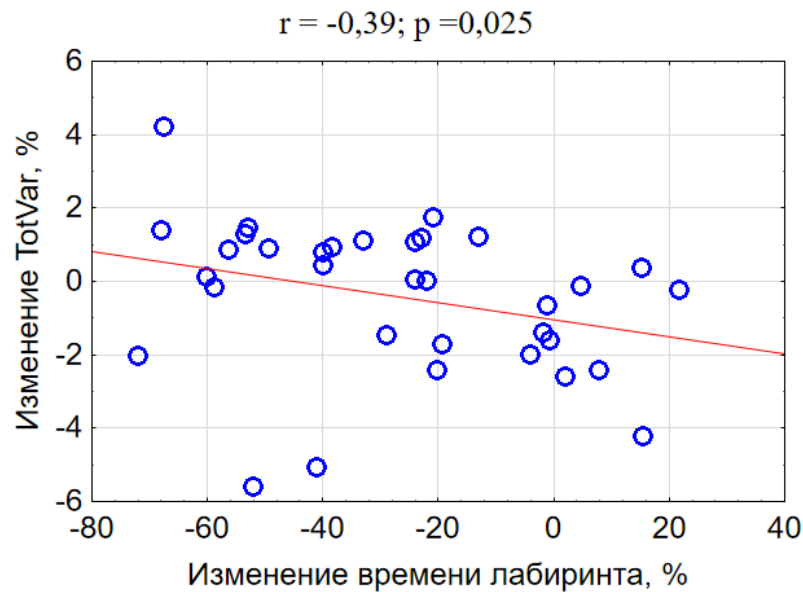


Рисунок 16 – Корреляция Spearman между изменением времени прохождения лабиринта (%) и изменением значения показателя скоординированности TotVar (%)

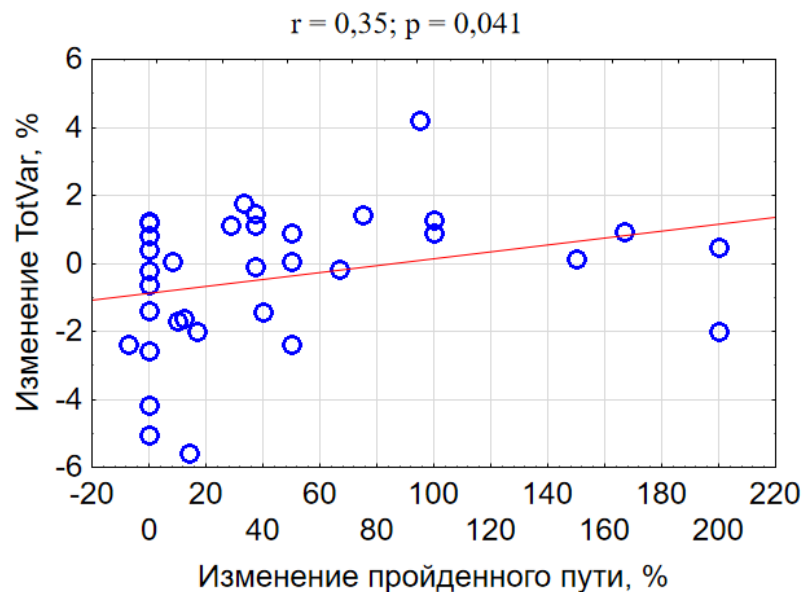


Рисунок 17 – Корреляция Spearman между изменением длины пройденного пути лабиринта (%) и изменением значения показателя скоординированности TotVar (%)

3.3.4 Взаимосвязь плавности и скоординированности прохождения лабиринта с силовой и пространственной проприоцептивными способностями лучезапястного сустава после курса тренировок в общей группе участников исследования

Корреляционный анализ выявил существенные отрицательные корреляции между показателем плавности прохождения лабиринта SPARC и показателем пространственной проприоцептивной способности (Таблица 7): со средним значением показателя АО супинации джойстика ($r = -0,36$; $p = 0,032$), со средним значением показателя АО пронации джойстика ($r = -0,37$; $p = 0,028$) и со средним значением интегрального показателя АО (супинация+пронация) джойстика ($r = -0,34$; $p = 0,042$). Однако корреляция показателя SPARC с показателем силовой проприоцептивной способности была или несущественной, или на уровне тенденции: со средним значением показателя АО одиночного усилия при супинации ($r = -0,32$; $p = 0,054$), со средним значением интегрального показателя АО всех усилий (пронация+супинация) ($r = -0,28$; $p = 0,080$). Эти корреляции указывают, что участники исследования с повышенной пространственной проприоцептивной способностью демонстрировали также более плавное прохождение лабиринта. Корреляция показателя скоординированности прохождения лабиринта (TotVar) с показателями пространственной и силовой проприоцептивных способностей была несущественной.

Таблица 7 – Корреляция Spearman биомеханической плавности и скоординированности прохождения лабиринта с силовой и пространственной проприоцептивными способностями предплечья в обследовании после курса тренировок в общей группе участников исследования

Коррелируемые пары показателей	r	p
<i>SPARC vs Пространственная проприоцептивная способность</i>		

Коррелируемые пары показателей	r	p
SPARC vs Среднее значение показателя АО супинации джойстика	-0,36*	0,032
SPARC vs Среднее значение показателя АО пронации джойстика	-0,37*	0,028
SPARC vs Среднее значение интегрального показателя АО (супинация+пронация)	-0,34*	0,042
<i>SPARC vs Силовая проприоцептивная способность</i>		
SPARC vs Среднее значение показателя АО нисходящего усилия при супинации	-0,18	0,289
SPARC vs Среднее значение показателя АО восходящего усилия при супинации	-0,17	0,324
SPARC vs Среднее значение показателя АО одиночного усилия при супинации	-0,31	0,065
SPARC vs Среднее значение показателя АО усилия при супинации (нисходящее+восходящее+одиночное)	-0,32	0,054
SPARC vs Среднее значение показателя АО нисходящего усилия при пронации	0,01	0,952
SPARC vs Среднее значение показателя АО восходящего усилия при пронации	0,03	0,841
SPARC vs Среднее значение показателя АО одиночного усилия при пронации	-0,08	0,651
SPARC vs Среднее значение показателя АО усилия при пронации (нисходящее+восходящее+одиночное)	-0,08	0,624
SPARC vs Среднее значение интегрального показателя АО всех усилий (пронация+супинация)	-0,28	0,080
<i>TotVar vs Пространственная проприоцептивная способность</i>		
TotVar vs Среднее значение показателя АО супинации джойстика	-0,19	0,276

Коррелируемые пары показателей	r	p
TotVar vs Среднее значение показателя АО пронации джойстика	-0,12	0,498
TotVar vs Среднее значение интегрального показателя АО (супинации+пронации джойстика)	-0,04	0,834
<i>TotVar vs Силовая проприоцептивная способность</i>		
TotVar vs Среднее значение показателя АО нисходящего усилия при супинации	0,25	0,134
TotVar vs Среднее значение показателя АО восходящего усилия при супинации	0,20	0,245
TotVar vs Среднее значение показателя АО одиночного усилия при супинации	0,23	0,173
TotVar vs Среднее значение показателя АО усилия при супинации (нисходящее+восходящее+одиночное)	0,19	0,240
TotVar vs Среднее значение показателя АО нисходящего усилия при пронации	0,19	0,241
TotVar vs Среднее значение показателя АО восходящего усилия при пронации	0,15	0,382
TotVar vs Среднее значение показателя АО одиночного усилия при пронации	0,12	0,470
TotVar vs Среднее значение показателя АО усилия при пронации (нисходящее+восходящее+одиночное)	0,12	0,461
TotVar vs Среднее значение интегрального показателя АО всех усилий (пронация+супинация)	0,16	0,325

Примечания:

- 1) АО – абсолютная ошибка;
- 2) супинация/пронация джойстика проводилась на углы: 20 град. → 50 град. → 80 град.;
- 3) нисходящее усилие: 0 % → 80 % → 50 % → 20 %;
- 4) восходящее усилие: 0 % → 20 % → 50 % → 80 %;
- 5) одиночное усилие: 0 % → 20 % → 0 % → 50 % → 0 % → 80 %.

3.3.5 Резюме

Анализ значений показателей плавности (SPARC) и скоординированности (TotVar) при прохождении лабиринта выявил выраженную специфичность тренировочных эффектов. Значение показателя плавности SPARC увеличилось только в группе «Координация». После курса тренировок значение показателя SPARC в этой группе стало выше, чем в группах «Расслабление» и «Контроль». В группах «Сочетанная» и «Расслабление» значимого увеличения значения показателя SPARC не зафиксировано. Значение показателя скоординированности TotVar также увеличилось только в группе «Координация», причем значение показателя TotVar в этой группе после тренировки превышало значения аналогичного показателя в группах «Сочетанная» и «Расслабление». Увеличение за период тренировок значения показателя TotVar коррелировало с уменьшением времени прохождения лабиринта и увеличением длины общего пути лабиринта, пройденного участниками исследования, что свидетельствует о положительном влиянии роста скоординированности движений в суставах на эффективность прохождения лабиринта при выполнении навыка. Механизмом повышения плавности формируемого навыка – прохождения лабиринта может (как минимум частично) быть увеличение пространственной проприоцептивной способности, поскольку значения показателя SPARC коррелировали с точностью воспроизведений наклонов ручного джойстика с помощью пронации и супинации предплечья.

Таким образом, совместное применение координационной тренировки и тренировки дискретного расслабления (в группе «Сочетанная») не привело к улучшению биомеханической плавности и скоординированности выполнения лабиринтного теста. По этим показателям группа «Сочетанная» не отличалась от группы «Расслабление», в которой эффект также отсутствовал. Следовательно, изолированная координационная тренировка является необходимым и достаточным условием для повышения плавности и скоординированности

движений в освоенном мануальном навыке. Добавление тренировки дискретного расслабления нивелирует или блокирует этот позитивный эффект, что может указывать на интерференцию между двумя типами двигательного обучения в рамках используемого тренировочного протокола.

Высокая эффективность прохождения лабиринта (время прохождения лабиринта) после курса тренировки коррелировала с более высокой плавностью (SPARC) и суставной скоординированностью (TotVar) данного мануального навыка. Более того, совершенствование мануального навыка за курс тренировок, проявляемое как уменьшение времени прохождения и увеличение общего пройденного пути лабиринта, коррелировало с повышением скоординированности навыка, указывая на информативность используемых интегральных биомеханических показателей этого сложного движения и связь эффективности формируемого навыка с координированностью движений в суставах руки.

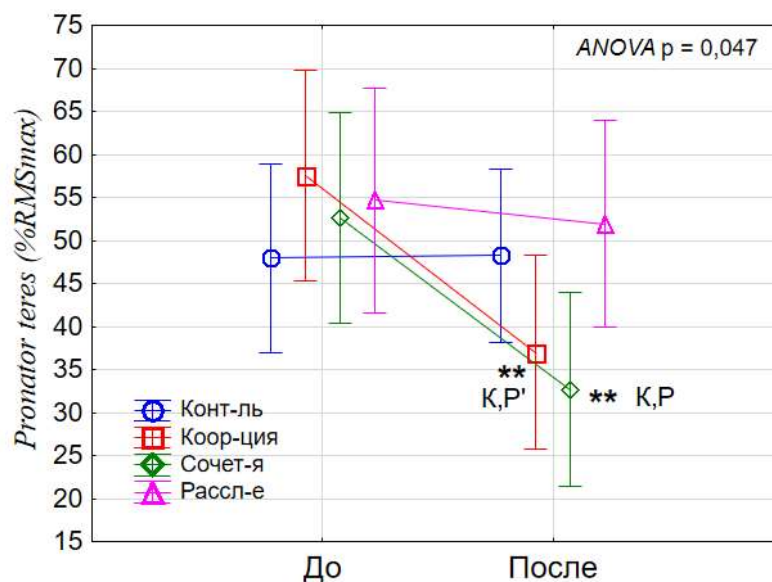
3.4 Изучение изменений биоэлектрической активности функционально различных мышечных групп при выполнении мануального навыка, а также их взаимосвязи с эффективностью формируемого навыка в результате специфической координационной тренировки, программы тренировки дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения

На этапе предварительной обработки данные электромиографических записей 8 участников исследования были признаны некорректными из-за артефактов, связанных с плохим контактом электродов и дефектами синхронной записи ЭМГ и видеоданных. Таким образом, в анализ биоэлектрической активности мышц верхней конечности при выполнении мануального навыка вошли данные 32 участников исследования, которые составили четыре группы по 8 человек каждая.

3.4.1 Биоэлектрическая активность мышц верхней конечности в фазах пронации предплечья при прохождении лабиринта.

Биоэлектрическая активность агониста *m. pronator teres* во время пронации предплечья при прохождении лабиринта

Тренировочные программы оказали различное влияние на среднюю активность агониста *m. pronator teres* при пронации во время прохождения лабиринта (ANOVA $p = 0,047$) (Рисунок 18). В группе «Координация» уровень активности *m. pronator teres* снизился на 39,3 % ($p < 0,01$), в группе «Сочетанная» – на 30,8 % ($p < 0,01$), в группах «Контроль» и «Расслабление» существенных изменений не выявлено. Кроме того, уровни ЭМГ-активности *m. pronator teres* в группах «Координация» ($p < 0,05$) и «Сочетанная» ($p < 0,05$) стали ниже, чем в группах «Контроль» и «Расслабление» ($p < 0,1$ для группы «Координация» и $p < 0,05$ для группы «Сочетанная»). Между изменением уровня ЭМГ-активности *m. pronator teres* при пронации и изменением значений показателей эффективности прохождения лабиринта за период тренировок в общей группе участников исследования корреляций не выявлено.



** – $p < 0,01$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

К / Р – $p < 0,05$ по сравнению с группой «Контроль» / «Расслабление».

Р' – $p < 0,1$ по сравнению с группой «Расслабление»

Рисунок 18 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активность агониста *m. pronator teres* при пронации в группах ($M \pm 95 \% \text{Д.И.}$)

3.4.2 Биоэлектрическая активность антагониста *m. supinator* во время пронации предплечья

Среднее значение уровня ЭМГ-активности антагониста *m. supinator* при пронации предплечья во время прохождения лабиринта не менялось после тренировок ни в одной из групп (ANOVA $p = 0,605$) (Рисунок 19), также не выявлено различий между группами как до, так и после тренировок. Изменение уровня электроактивности *m. supinator* при пронации не коррелировало с изменением количества ошибок или длины пройденного пути лабиринта.

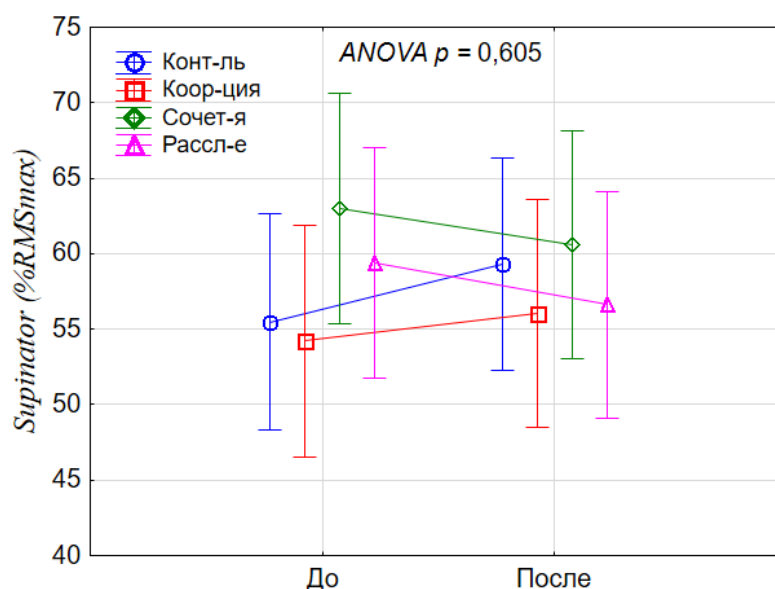


Рисунок 19 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. supinator* при пронации в группах ($M \pm 95 \% Д.И.$)

Рассчитанная коактивация антагониста *m. supinator* относительно общей активности *m. supinator* и *m. pronator teres* при пронации хотя и увеличилась в группах «Координация» и «Сочетанная» (в обеих $p < 0,05$) (Рисунок 20), однако существенные различия между указанными группами отсутствуют (ANOVA $p = 0,108$). Изменение $KK(m. supinator / m. pronator teres)$ после тренировки также не коррелировало с изменением значений показателей эффективности прохождения лабиринта.

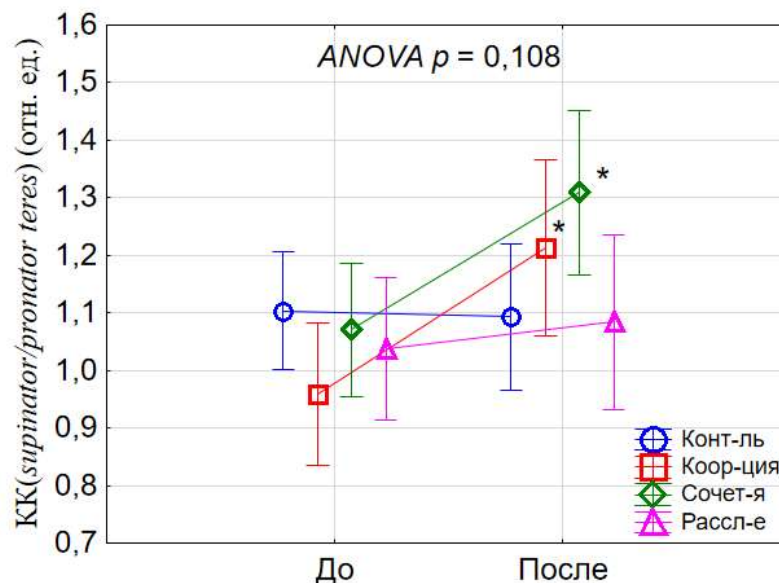
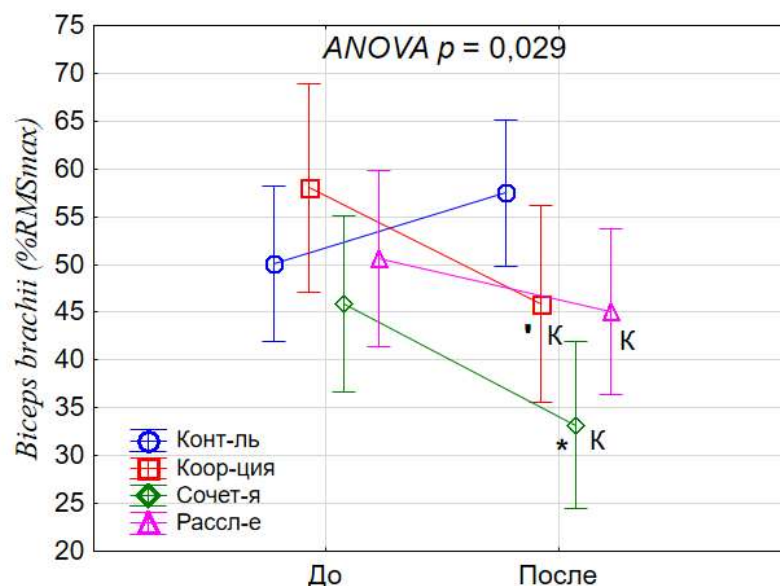


Рисунок 20 – Влияние тренировок на коэффициент коактивации *m. supinator* в суммарной активности *m. supinator* и *m. pronator teres* при пронации (KK(*m. supinator* / *m. pronator teres*) в группах (M±95 %Д.И.)

3.4.3 Биоэлектрическая активность дополнительного антагониста *m. biceps brachii* во время пронации предплечья

Программы тренировок оказывали разное влияние на ЭМГ-активность другого антагониста – *m. biceps brachii* в фазе пронации предплечья (ANOVA $p = 0,029$) (Рисунок 21). В группах «Контроль» и «Расслабление» изменений не выявлено, при этом уровень активности *m. biceps brachii* снизился в группах «Сочетанная» (-28,2 %; $p < 0,05$) и «Координация» (-21,0 %; $p < 0,1$). После тренировок уровень электроактивности *m. biceps brachii* во всех группах становился ниже, чем в группе «Контроль». Снижение уровня активности *m. biceps brachii* при пронации коррелировало с уменьшением количества ошибок при прохождении лабиринта ($r = 0,46$; $p < 0,01$).

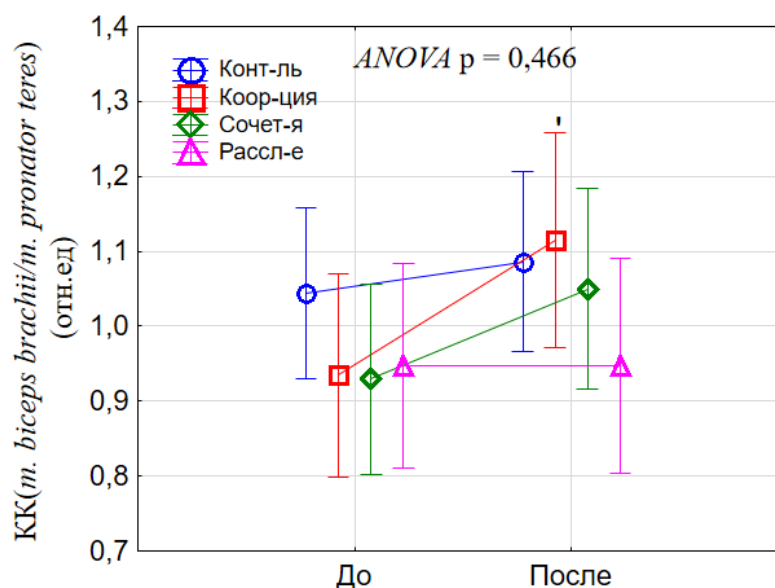


* / * – $p < 0,1 / 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

K – $p < 0,05$ по сравнению с группой «Контроль»

Рисунок 21 – Активность *m. biceps brachii* при пронации предплечья

Рассчитанная коактивность антагониста *m. biceps brachii* относительно общей активности данной пары антагониста и агониста при пронации практически не изменялась за период тренировки в группах ($p > 0,1$) (Рисунок 22).



* – $p = 0,053$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки, в группе «Координация»

Рисунок 22 – Влияние тренировок на коэффициент коактивации антагониста *m. biceps brachii* в мышечной паре *m. biceps brachii* – *m. pronator teres* (KK(*m. biceps brachii* / *m. pronator teres*)) при пронации в группах ($M \pm 95 \% \text{Д.И.}$)

Однако КК(*m. biceps brachii* / *m. pronator teres*) проявил тенденцию к увеличению в группе «Координация» после тренировки ($p = 0,053$), а также такая тенденция к увеличению отмечалась в среднем у всех участников исследования (До: $0,97 \pm 0,17$; После: $1,05 \pm 0,19$; $p = 0,052$), что свидетельствует о повышении коактивности *m. biceps brachii* при пронации во втором тестировании в общей группе участников исследования. Изменение КК(*m. biceps brachii* / *m. pronator teres*) не коррелировало с повышением эффективности изучаемого навыка, но коррелировало с увеличением значения показателя скоординированности навыка TotVar после тренировки ($r = 0,46$; $p < 0,01$) (Рисунок 23). Таким образом, хотя анализ ANOVA не выявил различий между группами в динамике показателя коактивации *m. biceps brachii* в фазу пронации, однако рост его значения сочетался с ростом значения показателя TotVar, указывая на роль коактивации мышц в формировании мышечных синергий при обучении мануальному навыку.

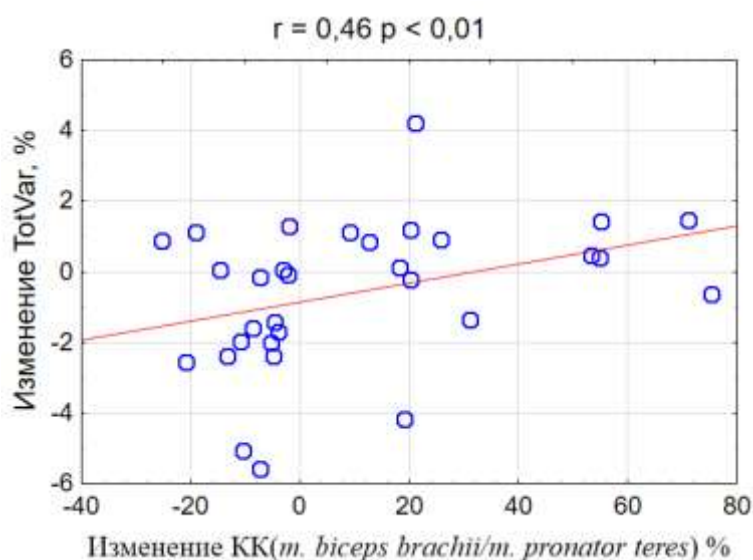
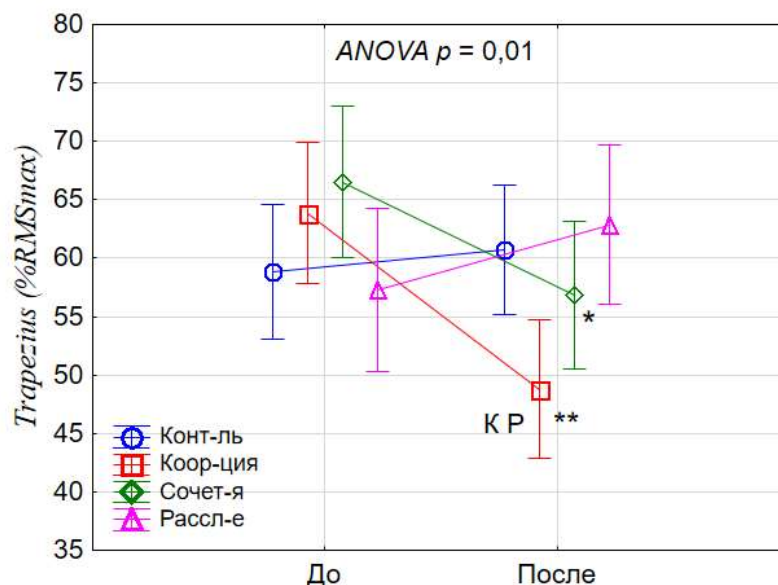


Рисунок 23 – Корреляция Spearman изменения КК(*m. biceps brachii* / *m. pronator teres*) с изменением значения показателя скоординированности навыка TotVar ($r = 0,46$; $p < 0,01$)

3.4.4 Биоэлектрическая активность стабилизатора лопатки *m. trapezius* во время пронации предплечья

Средний уровень ЭМГ-активности стабилизатора *m. trapezius* при пронации предплечья снизился после тренировки в группах «Координация»

(-22,4 %; $p < 0,01$) и «Сочетанная» (-12,9 %; $p < 0,05$) и стал в группе «Координация» ниже, чем в группах «Контроль» ($p < 0,05$) и «Расслабление» ($p < 0,05$) (Рисунок 24). Между изменением уровня ЭМГ-активности *m. trapezius* и изменением эффективности прохождения лабиринта в общей группе выявлена слабая корреляция ($r = 0,35$; $p = 0,051$).



*/** – $p < 0,05/0,01$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

К / Р – $p < 0,05$ по сравнению с группой «Контроль» / «Расслабление»

Рисунок 24 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. trapezius* в группах ($M \pm 95 \% Д.И.$)

3.4.5 Биоэлектрическая активность стабилизатора предплечья *m. triceps brachii* во время пронации предплечья

Средний уровень ЭМГ-активности стабилизатора *m. triceps brachii* за период тренировок в группах не изменился, также не выявлено различий в динамике значений этого показателя между группами (ANOVA $p = 0,509$) (Рисунок 25). Изменение уровня активности *m. triceps brachii* не коррелировало с динамикой значений показателя эффективности прохождения лабиринта.

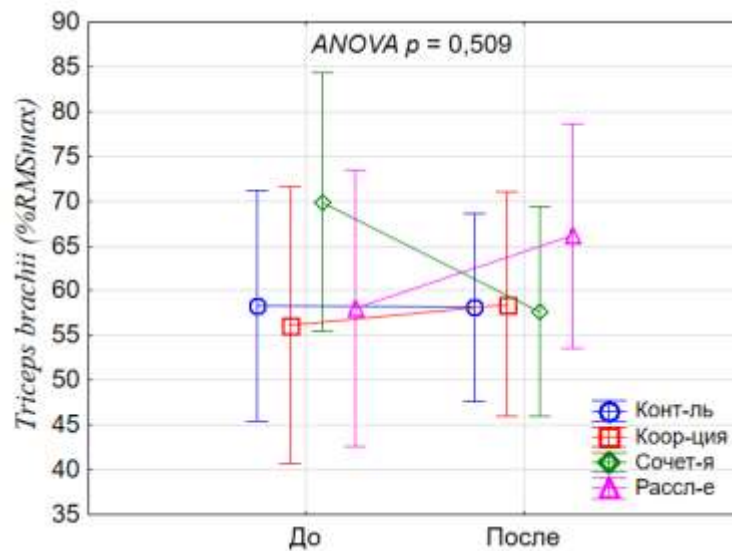
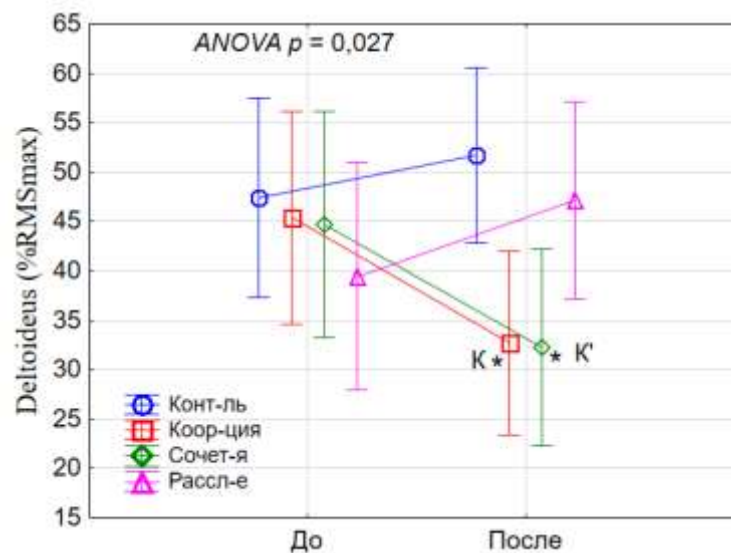


Рисунок 25 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. triceps brachii* в группах ($M \pm 95\%$ Д.И.)

3.4.6 Биоэлектрическая активность стабилизатора плеча *m. deltoideus* во время пронации предплечья

Программы тренировок оказывали различные эффекты на уровень ЭМГ-активности *m. deltoideus* при пронации (ANOVA $p = 0,027$) (Рисунок 26).



* – $p < 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

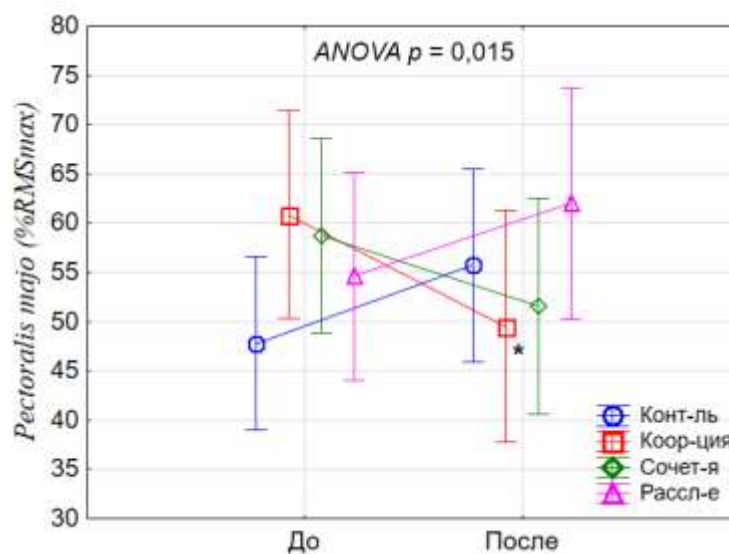
К* / К' – $p < 0,1 / 0,05$ по сравнению с группой «Контроль»

Рисунок 26 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. deltoideus* при пронации предплечья

В группах «Координация» и «Сочетанная» уровень ЭМГ-активности *m. deltoideus* снизился на 30,0 % ($p < 0,05$) и 25,6 % ($p < 0,1$) соответственно и стал ниже, чем в группе «Контроль». Напротив, в группах «Контроль» и «Расслабление» изменений уровня ЭМГ-активности *m. deltoideus* не выявлено. Снижение уровня ЭМГ-активности *m. deltoideus* при пронации коррелировало с уменьшением количества ошибок при прохождении лабиринта ($r = 0,39$; $p < 0,05$) и увеличением длины пройденного пути лабиринта ($r = 0,37$; $p < 0,05$).

3.4.7 Биоэлектрическая активность стабилизатора плеча *m. pectoralis major* во время пронации предплечья

Изменения среднего уровня ЭМГ-активности *m. pectoralis major* при пронации были различными под влиянием тренировок в группах (ANOVA $p = 0,015$) (Рисунок 27). Уровень ЭМГ-активности снизился в группе «Координация» (-16,6 %; $p < 0,05$), но не изменился в других трех группах. Выявлена слабая, но существенная корреляция изменения значения этого показателя с изменением количества ошибок в лабиринте после тренировок в общей группе ($r = 0,36$; $p < 0,05$).



* – $p < 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки

Рисунок 27 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. pectoralis major* во время пронации предплечья

3.4.8 Биоэлектрическая активность агониста *m. supinator* во время супинации предплечья

Средний уровень биоэлектрической активности *m. supinator* во время супинации не изменился в группах после тренировочных программ (ANOVA $p = 0,911$) (Рисунок 28). Анализ не выявил корреляций между изменением уровня активности *m. supinator* и изменением значений показателей эффективности за период тренировки.

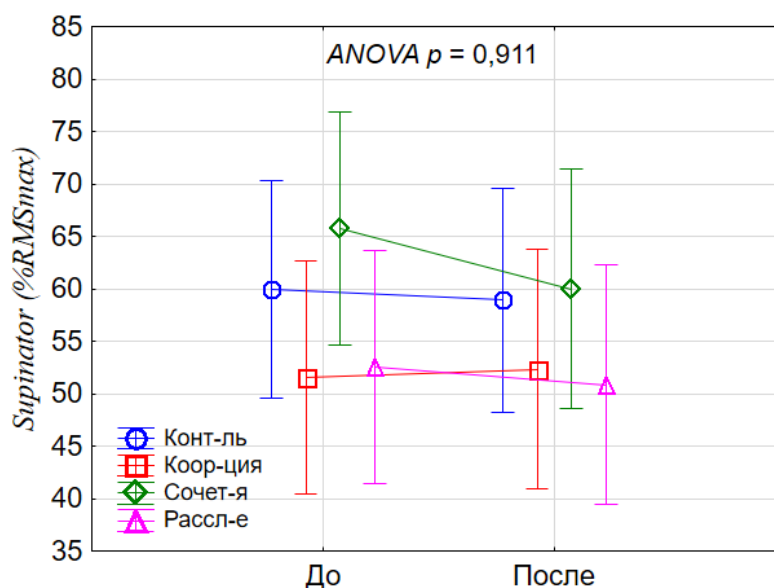


Рисунок 28 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. supinator* во время супинации предплечья в группах

3.4.9 Биоэлектрическая активность дополнительного агониста *m. biceps brachii* во время супинации предплечья

После тренировочных программ уровень ЭМГ-активности агониста *m. biceps brachii* при супинации не изменился существенно ни в одной из групп (ANOVA $p = 0,385$) (Рисунок 29), а изменение уровня активности этой мышцы не коррелировало с изменением эффективности навыка.

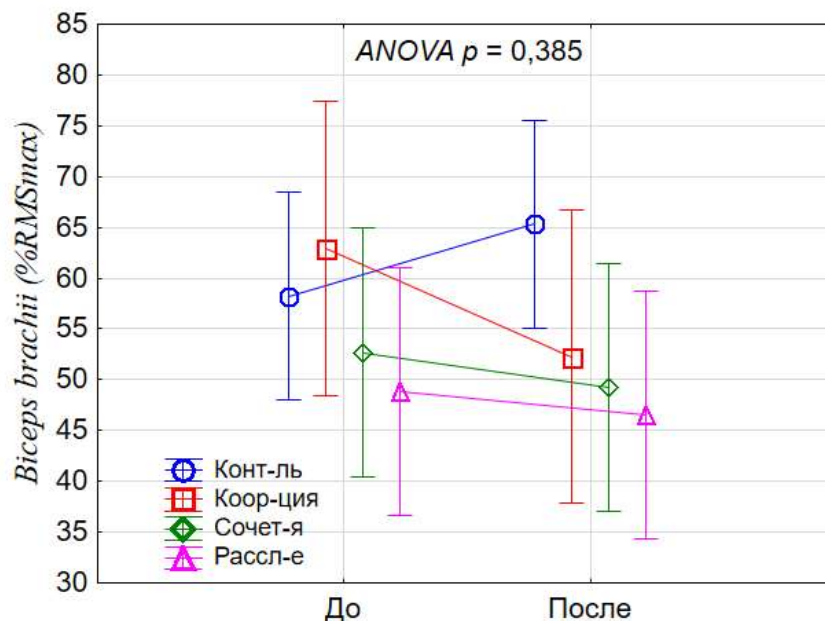


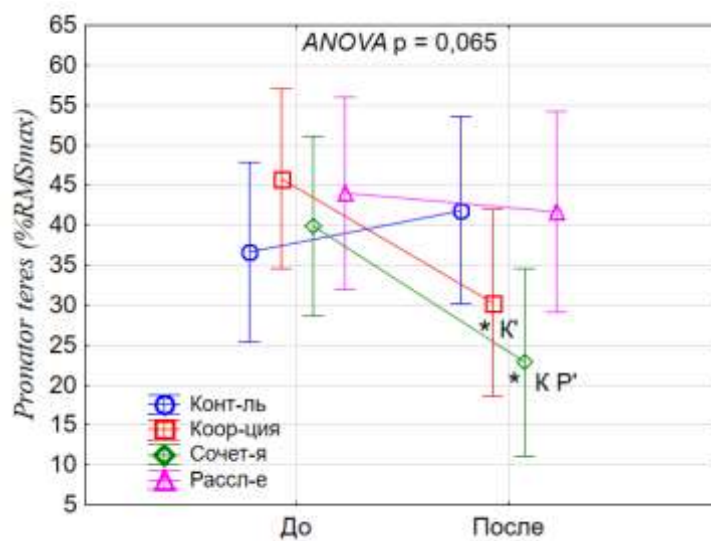
Рисунок 29 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности агониста *m. biceps brachii* во время супинации предплечья в группах

3.4.10 Биоэлектрическая активность антагониста *m. pronator teres* во время супинации предплечья

Тренировочные программы оказали различное влияние на уровень ЭМГ-активности *m. pronator teres* при супинации предплечья (ANOVA $p = 0,065$) (Рисунок 30): ее уровень снизился на 25,6 % ($p < 0,05$) в группе «Координация» и на 37,9 % ($p < 0,05$) в группе «Сочетанная», но не изменился в группах «Контроль» и «Расслабление». После тренировок уровни ЭМГ-активности в группах «Координация» ($p < 0,1$) и «Сочетанная» ($p < 0,05$) стали ниже, чем в группе «Контроль». Сокращение количества ошибок при прохождении лабиринта в общей группе участников исследования коррелировало с понижением уровня ЭМГ-активности *m. pronator teres* при супинации ($r = 0,41$; $p < 0,05$).

Рассчитанный коэффициент коактивации в антагонистической паре *m. pronator teres* / *m. supinator* (КК(*m. biceps brachii* / *m. pronator teres*)) при

супинации также снизился в группах «Координация» ($p < 0,05$) и «Сочетанная» ($p < 0,05$) (Рисунок 31), и это изменение коррелировало с уменьшением количества ошибок в лабиринте ($r = 0,39$; $p < 0,05$).

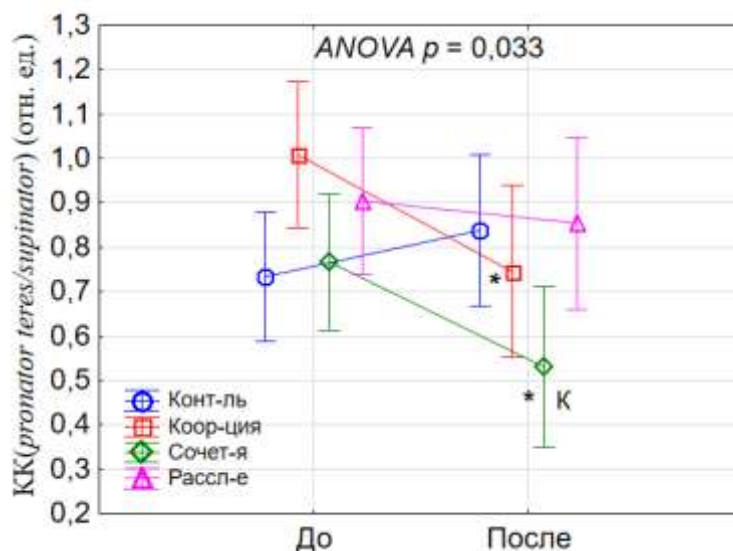


* – $p < 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

K' / K – $p < 0,1$ / $0,05$ по сравнению с группой «Контроль».

P' – $p < 0,1$ по сравнению с группой «Расслабление»

Рисунок 30 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности антагониста m. pronator teres во время супинации предплечья в группах



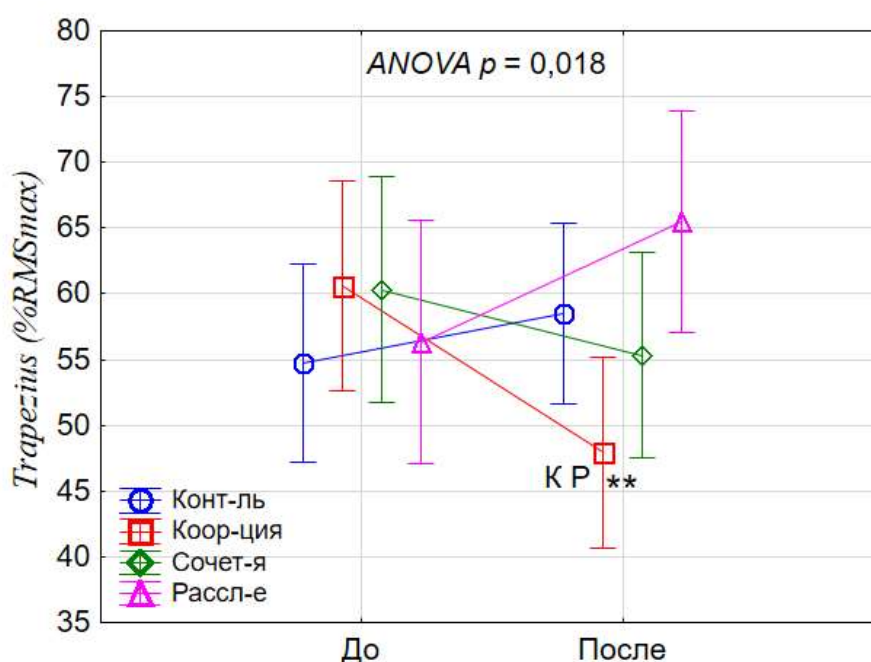
* – $p < 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

K – $p < 0,05$ по сравнению с группой «Контроль»

Рисунок 31 – Влияние тренировок на коэффициент коактивации антагониста m. pronator teres в мышечной паре m. pronator teres / m. supinator (KK(m. pronator teres / m. supinator)) при супинации предплечья в группах ($M \pm 95 \% Д.И.$)

3.4.11 Биоэлектрическая активность стабилизатора плечевого пояса *m. trapezius* во время супинации предплечья

Уровень ЭМГ-активности *m. trapezius* во время супинации предплечья после тренировки снизился только в группе «Координация» (-19,2 %; $p < 0,05$) (Рисунок 32) и стал ниже, чем в группах «Контроль» и «Расслабление» (в обеих $p < 0,05$). При этом корреляции между изменением уровня ЭМГ-активности *m. trapezius* и эффективностью мануального навыка не выявлено.



** – $p < 0,01$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

К / Р – $p < 0,05$ по сравнению с группой «Контроль» / «Расслабление»

Рисунок 32 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. trapezius* во время супинации предплечья

3.4.12 Биоэлектрическая активность стабилизатора локтя *m. triceps brachii* во время супинации предплечья

Тренировки не оказывали существенного влияния на уровень ЭМГ-активности *m. triceps brachii* (ANOVA $p = 0,573$) (Рисунок 33), а изменение

уровня активности *m. triceps brachii* не коррелировало с эффективностью прохождения лабиринта.

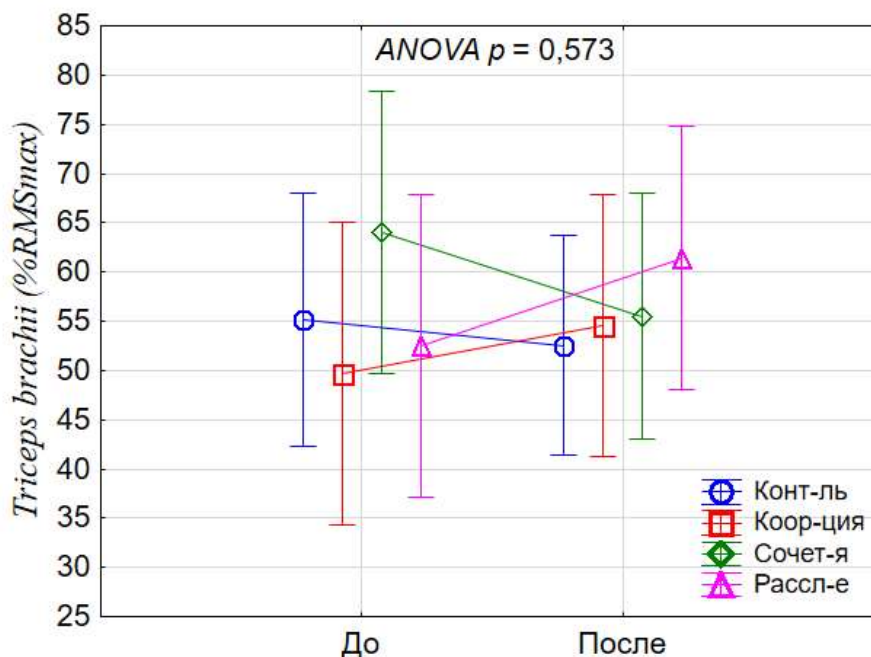
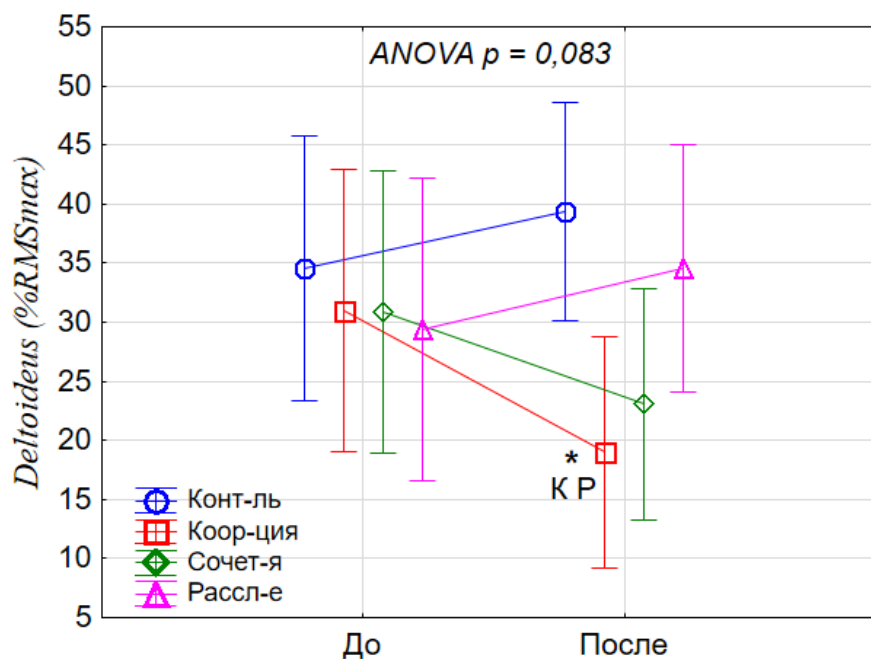


Рисунок 33 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. triceps brachii* во время супинации предплечья в группах

3.4.13 Биоэлектрическая активность стабилизатора плеча *m. deltoideus* во время супинации предплечья

Выявлена тенденция к различию в динамике уровня ЭМГ-активности *m. deltoideus* во время супинации предплечья под влиянием тренировочных программ (ANOVA $p = 0,083$) (Рисунок 34). В группе «Координация» уровень ЭМГ-активности снизился на 38,9 % ($p < 0,05$), а в других трех группах существенных изменений не выявлено. При этом снижение уровня ЭМГ-активности *m. deltoideus* коррелировало с увеличением длины пройденного пути лабиринта после тренировок ($r = -0,39$; $p < 0,05$).



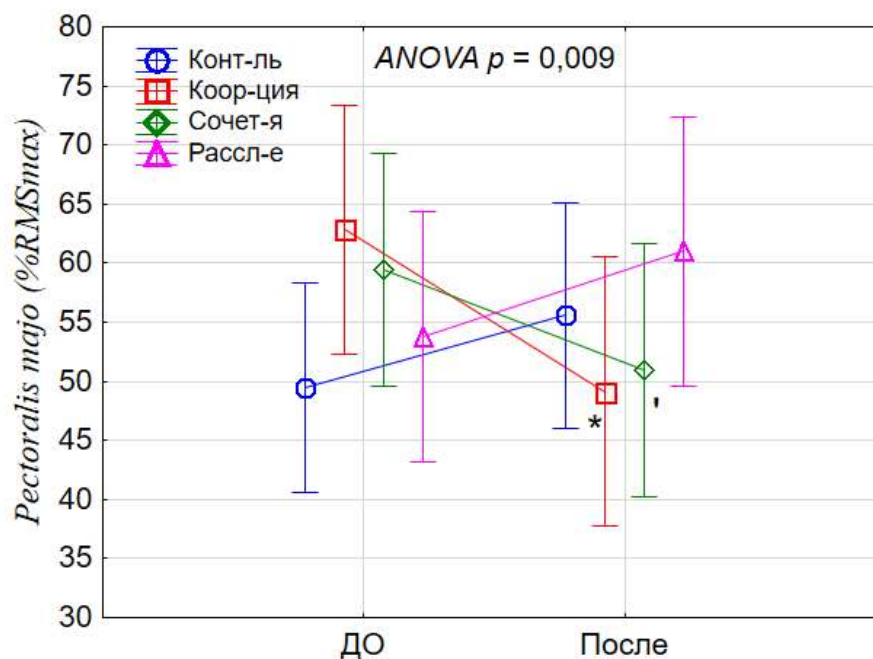
* – $p < 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки.

К / Р – $p < 0,05$ по сравнению с группой «Контроль» / «Расслабление»

Рисунок 34 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности *m. deltoideus* во время супинации предплечья в группах

3.4.14 Биоэлектрическая активность стабилизатора плеча *m. pectoralis major* во время супинации предплечья

Выявлены различия в изменении уровня ЭМГ-активности *m. pectoralis major* во время супинации между группами после тренировок (ANOVA $p = 0,009$) (Рисунок 35). В группах «Контроль» и «Сочетанная» изменений не обнаружено, однако в группах «Координация» и «Сочетанная» уровень ЭМГ-активности *m. pectoralis major* снизился на 21,2 % ($p < 0,05$) и на 17,8 % ($p < 0,1$) соответственно. Данные изменения уровня активности мышцы были слабо связаны с уменьшением количества ошибок при прохождении лабиринта после курса тренировок в общей группе ($r = 0,35$; $p = 0,051$).



* / * – $p < 0,1 / 0,05$ по сравнению с результатами, полученными до тренировки

Рисунок 35 – Влияние тренировок на уровень ЭМГ-активности m. pectoralis major во время супинации предплечья в группах

3.4.15 Резюме

Анализ биоэлектрической активности мышц верхней конечности при прохождении лабиринта выявил следующие основные особенности. Во-первых, уровень биоэлектрической активности основных мышц-агонистов снизился в фазе пронации (m. pronator teres), но не изменился в фазе супинации (m. supinator и m. biceps brachii), а изменения уровня миоэлектрической активности не коррелировали с ростом значений показателей эффективности мануального навыка. Во-вторых, уровень биоэлектрической активности антагонистов снизился как в фазе пронации (m. biceps brachii), так и в фазе супинации (m. pronator teres), и эти изменения антагонистов коррелировали с уменьшением количества ошибок при прохождении лабиринта. В-третьих, уровень миоэлектрической активности стабилизаторов плеча (m. deltoideus и m. pectoralis

major) и плечевого пояса (*m. trapezius*) снизился после тренировки во время пронации и супинации, а улучшение показателей эффективности целевого навыка были связаны с этими изменениями уровня миоэлектрической активности под влиянием тренировочных программ.

Во время пронации наблюдалась тенденция к повышению коактивации в мышечной паре супинатор / пронатор в группах «Координация» и «Сочетанная», а также тенденция к повышению коактивации в паре бицепс / пронатор в группе «Координация» после тренировок. Повышение КК(*m. biceps brachii* / *m. pronator teres*) коррелировало с увеличением значения показателя скоординированности навыка TotVar, указывая на роль коактивации в формировании мышечных синергий мануального навыка. Напротив, при супинации КК(*m. pronator teres* / *m. supinator*) снизился и коррелировал с уменьшением количества ошибок при прохождении лабиринта после тренировки.

Важной особенностью результатов нашего исследования является выраженность биоэлектрических изменений исключительно в группах, тренировочная программа которых включала координационное обучение мануальному навыку («Координация» и «Сочетанная»). В этих группах зафиксировано снижение уровня активности агониста *m. pronator teres* в фазе пронации (на 39,3 % и 30,8 % соответственно, $p < 0,01$) и снижение уровня активности антагониста *m. pronator teres* в фазе супинации (на 25,6 % и 37,9 % соответственно, $p < 0,05$). Уровень активности антагониста *m. supinator* при пронации не изменился, а уровень активности антагониста *m. biceps brachii* при пронации снизился на 21,0 % в группе «Координация» и на 28,2 % в группе «Сочетанная». Снижение коактивации в паре *m. pronator teres* / *m. supinator* происходило при супинации в группах «Координация» и «Сочетанная» и коррелировало с уменьшением количества ошибок ($r = 0,39$; $p < 0,05$). Наиболее выраженные изменения уровня активности дополнительных мышц наблюдались в группах «Координация» и «Сочетанная»: снизился уровень активности стабилизатора лопатки *m. trapezius* (при пронации и супинации), стабилизаторов плеча *m. deltoideus* (при пронации и супинации) и *m. pectoralis major* (при

пронации и супинации). Уровень активности *m. triceps brachii* не изменился в обеих фазах. В группе «Расслабление» значимых изменений уровня ЭМГ-активности ни в одной мышце не выявлено.

Корреляционный анализ показал, что снижение уровня активности *m. biceps brachii* при пронации ($r = 0,46$; $p < 0,01$), *m. deltoideus* при пронации ($r = 0,39$ и $0,37$ с количеством ошибок и длиной пути соответственно; $p < 0,05$), *m. pectoralis major* ($r = 0,36$; $p < 0,05$), а также снижение уровня активности *m. pronator teres* при супинации ($r = 0,41$; $p < 0,05$) и снижение его коактивации с супинатором ($r = 0,39$; $p < 0,05$) умеренно связаны с повышением эффективности прохождения лабиринта (уменьшением количества ошибок и/или увеличением длины пройденного пути).

Таким образом, изолированная координационная тренировка и ее сочетание с тренировкой расслабления вызывают сходные по направленности изменения уровня биоэлектрической активности. Изолированная тренировка расслабления не приводит к перестройке ЭМГ-паттерна при прохождении лабиринта. Полученные корреляции подтверждают, что описанные электромиографические изменения не являются случайными, а связаны с повышением эффективности мануального навыка.

Глава 4. Обсуждение полученных результатов

4.1 Влияние тренировочных программ на эффективность формируемого мануального навыка (прохождение лабиринта)

Полученные результаты однозначно свидетельствуют, что тренировочные программы, включающие непосредственное выполнение упражнения, направленного на формирование мануального навыка (прохождение лабиринта), являются необходимым и достаточным условием для повышения эффективности освоения этого навыка. В группах «Координация» и «Сочетанная» зафиксировано статистически значимое сокращение количества ошибок ($p < 0,01$) и увеличение длины пройденного пути ($p < 0,05$), тогда как в группах «Контроль» и «Расслабление» значимых изменений не произошло. Этот результат полностью согласуется с классическими представлениями о специфичности двигательного обучения: улучшение конкретного навыка требует его активной повторной тренировки [169]. Как отмечают Williams & Hodges [169], эффективная практика должна быть «специфичной для соревнований или целевой деятельности», поскольку улучшение конкретного навыка требует его активной повторной тренировки. Тот факт, что изолированная тренировка дискретного расслабления мышц предплечья не привела к переносу эффекта на выполнение лабиринтного теста, указывает на отсутствие генерализации навыка расслабления на координационно более сложную задачу. Иными словами, способность к точному снижению мышечного усилия сама по себе не обеспечивает более эффективного прохождения лабиринта. Вместе с тем неожиданным оказалось отсутствие преимущества сочетанной группы над изолированной координационной группой по показателям эффективности прохождения лабиринта – оба вида тренировок привели к сходному улучшению. Таким образом, добавление тренировки расслабления к координационной тренировке не дает дополнительного преимущества в итоговой эффективности прохождения лабиринта, что ставит под

сомнение гипотезу о синергичном влиянии двух типов обучения на интегральные показатели эффективности формируемого манипулятивного навыка.

Сокращение времени прохождения лабиринта в группах «Координация» и «Сочетанная» ($p < 0,001$) при неизменных показателях в группах «Контроль» и «Расслабление» отражает закономерность, хорошо известную в литературе по двигательному обучению. Уменьшение времени выполнения движения наряду с повышением точности и снижением вариабельности традиционно рассматривается как один из ключевых признаков приобретения двигательного навыка [49].

Примечательно, что в нашем исследовании сокращение времени прохождения лабиринта сопровождалось одновременным уменьшением числа ошибок ($r = 0,34$; $p < 0,05$) и увеличением длины пройденного пути ($r = -0,72$; $p < 0,001$). Это принципиально не противоречит классическому феномену компромисса скорости и точности (speed-accuracy tradeoff), поскольку, во-первых, способность двигаться одновременно быстрее и точнее рассматривается как показатель экспертного уровня владения навыком [176], а во-вторых, в условиях прохождения лабиринта обязательной была необходимость остановки после ошибки – касания крючком лабиринта со звуковым сигналом. Например, в работе, посвященной изучению влияния инструкций на обучение траекторным движениям, было показано, что при тренировке с установкой на минимизацию времени движения количество ошибок не возрастало, тогда как время сокращалось, то есть компромисс скорости и точности либо не проявлялся, либо был слабо выражен [88].

Это согласуется с нашими результатами: участники исследования в группах «Координация» и «Сочетанная», тренировавшиеся с двойной целевой установкой (максимальная скорость при минимуме касаний), смогли улучшить оба параметра одновременно. Одновременное улучшение скорости и точности составляет основу ряда ключевых определений двигательного обучения и может быть сформулировано как «повышение качества двигательного исполнения, проявляющееся в улучшении точности, скорости и минимизации энергозатрат» [143]. В этом смысле наши данные подтверждают, что 10 тренировочных занятий

по 30 минут оказались достаточными для формирования начальной стадии двигательного навыка, отвечающей данному критерию.

Корреляция между временем прохождения и длиной пройденного пути ($r = -0,72$; $p < 0,001$) значительно превосходила по величине корреляцию времени прохождения с количеством ошибок ($r = 0,34$; $p < 0,05$), что указывает на то, что основной вклад в сокращение времени вносило не столько сокращение числа остановок при касаниях, сколько увеличение общей скорости движения крючка по лабиринту. Эта диссоциация согласуется с представлениями о том, что в процессе обучения пространственные и временные компоненты навыка могут совершенствоваться относительно независимо: пространственный и временной факторы в двигательном обучении не обновляются одновременно [88].

Полученные данные могут быть интерпретированы в рамках концепции переноса перцептивно-моторных навыков, предложенной Komar et al. [100]. В своей работе авторы изучали влияние предыдущего опыта или его отсутствие (тренировка ударов по мячу в софтболе или с помощью спортивных ракеток в других видах спорта) на новый навык – удар по неподвижному мячу в софтболе. Эффективность удара (скорость полета мяча) и вариативность паттернов движений оценивали у: 1) экспертов (игроков в софтбол), 2) новичков с опытом ударных навыков с помощью ракеток (игроков в бейсбол, теннис, бадминтон) и 3) новичков без опыта манипуляций спортивными ракетками (баскетболистов и футболистов). Результаты показали присутствие переноса опыта использования схожего навыка на новое ударное действие. В частности, группа с опытом удара показала значительно лучшие результаты (большую скорость полета мяча в ударе в софтболе), чем новички без опыта, и статистически не отличалась от экспертов. Однако вариативность скорости мяча была наименьшая в группе экспертов, то есть новички с опытом удара били сильно, но не так стабильно, как эксперты. Кластерный анализ паттернов ударов показал, что эксперты и новички без опыта использовали совершенно разные наборы паттернов, а новички с опытом удара пользовались паттернами и экспертов, и новичков без опыта. В целом результаты работы показали, что положительный перенос в двигательном обучении проявляется многомерно и зависит от совпадения ряда ключевых

особенностей организации нового движения с уже освоенным. В частности, авторы выделяют необходимость совпадений: а) кинематического паттерна движений (например, последовательность включения сегментов тела – от крупных, проксимальных (плечо, туловище) к дистальным (кисть), а также траектория движений); б) динамического взаимодействия со средой (например, в управлении внешним инвентарем как функциональным продолжением конечности); в) сенсорной и перцептивной информации об условиях и самом движении (например, способности синхронизировать зрительный поиск информации о положении мяча с фазами замаха); г) перцептивной информации об условиях и характеристиках навыка (например, способности синхронизировать зрительную информацию о местоположении предметов с фазами движений).

Важным необходимым компонентом переноса является развитая способность участника исследования выбирать из двигательного опыта уже освоенные схожие и эффективные движения и при этом активно их модифицировать в наиболее подходящий вариант движения. Такой поиск возможен, когда новый навык достаточно близок к тому, что человек уже умеет. Это позволяет, с одной стороны, использовать имеющийся двигательный опыт, а с другой, – быстро и целесообразно модифицировать его в соответствии с новыми требованиями изучаемого навыка, минимизируя возможные ошибки [100].

В контексте нашего исследования задача дискретного расслабления и задача прохождения лабиринта имеют принципиально различную динамику: первая является дискретной, изометрической и ориентирована на контроль силового параметра, тогда как вторая представляет собой непрерывную динамическую задачу с акцентом на пространственную координацию. Отсутствие структурного сходства между этими двумя задачами объясняет, почему даже значительное улучшение силовой проприоцепции в группе «Расслабление» не привело к улучшению результативных показателей в формировании тонко-координационного манипулятивного навыка (прохождение лабиринта).

Более того, Komar et al. [100] продемонстрировали, что перенос является многомерным: он может присутствовать по одним измерениям двигательного навыка (например, по кинематическим паттернам или по характеру variability) и отсутствовать по другим (например, по результативности). В нашем исследовании мы также наблюдаем диссоциацию: изолированная тренировка расслабления привела к положительным изменениям силовой проприоцепции, но не привела к повышению эффективности прохождения лабиринта. Это подтверждает, что разные сенсомоторные способности могут изменяться относительно независимо и улучшение одной из них не гарантирует переноса на другую, хотя и сравнительно схожую.

Вероятно, тренировка дискретного расслабления и координационная тренировка задействуют частично конкурирующие нейрофизиологические механизмы. Координационная тренировка направлена на формирование непрерывного, плавного паттерна движений с автоматизацией сенсомоторных связей. Тренировка дискретного расслабления, напротив, улучшает дискретный паттерн снижения мышечных усилий – возможно, за счет когнитивного контроля. При совместном применении эти два подхода могут вступать в конкуренцию, в результате чего в сочетанной группе не произошло дополнительного улучшения показателей при прохождении лабиринта, но и не ухудшился результат по сравнению с изолированной координационной группой. Отсутствие улучшения биомеханической плавности в сочетанной группе может быть также рассмотрено в контексте представлений о различных стратегиях управления движениями, которые использует ЦНС. В работе Burdet et al. [33] было показано, что при выполнении движений в нестабильной динамической среде ЦНС не просто компенсирует возмущения, а осваивает способность к избирательному увеличению механической жесткости руки в тех направлениях, где среда нестабильна, формируя энергоэффективную стратегию стабилизации. Можно предположить, что стратегия дискретного расслабления может конкурировать за общие нейрофизиологические ресурсы. В результате участники исследования в группе «Сочетанная» не смогли в полной мере реализовать ни одну из стратегий: координационная тренировка вызывала

формирование плавного, непрерывного паттерна с оптимальной жесткостью, а тренировка дискретного расслабления вела к ступенчатому контролю движения с микропаузами. Этот конфликт мог привести к тому, что плавность движений (SPARC) и скоординированность (TotVar) не улучшились, тогда как итоговая эффективность прохождения лабиринта (уменьшение количества ошибок, увеличение длины пройденного пути) осталась на высоком уровне за счет компенсаторных механизмов.

Таким образом, наши данные дополняют представления Burdet et al. [33], показывая, что обучение контролю мышечной жесткости при прохождении лабиринта и обучение дискретному расслаблению могут быть несовместимы в рамках одной тренировочной сессии, что проявляется в интерференции на уровне биомеханических характеристик движения. То есть тренировка расслабления «блокирует» формирование гладкого непрерывного паттерна, но это не отражается на итоговой эффективности, так как участники исследования находят другой способ достигать результат.

4.2 Влияние тренировочных программ на пространственную и силовую проприоцептивные способности, взаимосвязь эффективности мануального навыка с проприоцептивными способностями

4.2.1 Влияние тренировок на проприоцептивную точность воспроизведения суставного угла

Суставное чувство формируется в корковых отделах ЦНС на основе сигналов, поступающих от медленно адаптирующихся механорецепторов – первичных и вторичных афферентов мышечных веретен, связочных рецепторов Руффини и Гольджи (в случае высокоамплитудных движений в суставах). Эти сигналы замыкают кольцо обратной связи при реализации двигательной

программы с использованием целевых мышц [1, 2]. Согласно результатам нашего исследования, способность воспроизводить суставные углы улучшилась в группах «Координация» и «Сочетанная», однако эти позитивные адаптации проприоцепции не отличались от изменений в группах «Контроль» и «Расслабление».

Позитивное влияние используемой координационной тренировки на проприоцептивный контроль воспроизведения суставного угла в целом согласуется с данными другого исследования, в котором также показано повышение точности проприоцепции положений конечностей после различных сенсомоторных тренировок [10]. Авторы указанной работы заключили, что проприоцептивные тренировки, направленные на улучшение восприятия положения, порога движения, силы или скорости движений, способствуют совершенствованию не только проприоцептивной точности, но и различных двигательных навыков, выполняемых с участием тренируемых мышц. И наоборот, обучение новым движениям не только совершенствует изучаемый навык, но и развивает проприоцептивные способности мышц. В частности, в указанном исследовании говорится, что обучение точным движениям руки увеличивает кинестетическую точность положения верхней конечности, а также скорость точного движения [10].

Однако влияние проприоцептивных способностей, полученных в ходе тренировки одних движений, на точность новых движений при участии тех же тренируемых мышц (перенос способностей на новые движения) до конца не выяснено. Так, было выявлено улучшение пространственной точности нового указательного движения кистью у пациентов с болезнью Паркинсона на фоне роботизированных тренировок проприоцептивных способностей конечности с помощью экзоскелета [16]. По мнению авторов указанного исследования, это свидетельствовало о возможности переноса способностей на новые движения в пределах тренируемой степени свободы сустава. Однако вместе с тем оценивавшаяся в работе ошибка письменного движения (почерка) не изменилась, указывая на специфичность соматосенсорного улучшения и невозможность глобального переноса тренируемых соматосенсорных

способностей на движения с большим числом степеней свободы [16]. Следовательно, отсутствие различий в эффективности использованных нами тренировочных программ, направленных на совершенствование точности воспроизведения суставного угла, может быть обусловлено различиями характеристик тренируемого навыка (прохождение лабиринта) и способа оценки движения с помощью супинации и пронации джойстика.

Напротив, тренировка мышечного расслабления не влияла на точность воспроизведения угла пронации или супинации предплечья. Полученные нами результаты противоречат некоторым данным других исследований, в которых показано, что различные силовые тренировки с сопротивлением увеличивают не только силовые способности, но и точность воспроизведения положений суставов [18]. Так, силовая тренировка плечевых мышц увеличивала как силу, так и точность воспроизведения положения предплечья в плечевом суставе у практически здоровых лиц, что указывает на эффективность силовых тренировок в повышении точности проприоцепции положения сустава [18]. Также позитивный эффект силовой тренировки, направленной на реабилитацию функциональной нестабильности голеностопного сустава, был установлен в отношении как силы мышц, так и точности воспроизведения суставного угла стопой [21]. Несмотря на противоречие с этими работами, мы полагаем, что отсутствие эффекта в группе «Расслабление» в отношении точности воспроизведения суставного угла связано со специфичностью воздействия тренировки мышечного расслабления. Это подтверждается результатами другого исследования, в котором было установлено отсутствие влияния силовых тренировок постуральных мышц на увеличение точности воспроизведения наклона вертикальным телом [27]. Также в ряде исследований продемонстрирована очень слабая корреляция между проприоцептивными и силовыми показателями одних и тех же мышц (например, мышц плеча и предплечья у гимнастов) [30].

В целом можно сделать вывод, что координационная тренировка вызвала небольшой позитивный эффект, и напротив, курс мышечного расслабления не изменял точность позиционирования предплечья.

4.2.2 Влияние тренировок на проприоцептивную точность воспроизведения мышечных усилий

В результате нашего исследования было выявлено существенное улучшение способности воспроизведения по памяти заданного мышечного усилия при супинации и пронации предплечья в группе «Сочетанная» и особенно – в группе «Расслабление». Повышение точности проприоцептивного контроля мышечного усилия наблюдалось во всех тестируемых режимах: при дискретном с расслаблением, нисходящем и восходящем направлениях усилий.

Наши данные, за небольшим исключением, свидетельствующие о позитивных эффектах тренировок по мышечному расслаблению, в основном противоречат работам, в которых не выявлено увеличения силовой проприоцепции в результате силовых упражнений [30, 150]. Так, в работе [30] не было установлено корреляций между воспроизведением 50-процентного сгибающего/разгибающего усилия и силой сгибания/разгибания в локтевом суставе у элитных гимнастов, а также между силой и силовой проприоцепцией локтевого сустава у элитных китайских игроков в настольный теннис [150]. Мы полагаем, что выявленное нами улучшение силовой проприоцепции в группах, использующих тренировку дискретного мышечного расслабления, вероятно, объясняется особенностями применяемой нами методики тренировки, а также соответствием тренировки условиям теста на силовую проприоцепцию. В частности, участники исследования обучались и далее тренировались дискретно расслаблять мышцы-пронаторы и супинаторы предплечья на заданную величину (80 % – 50 % – 20 % – 0 %), которую они контролировали с помощью зрительной обратной связи. Следовательно, в самой методике была запрограммирована тренировка контроля проприоцептивной точности мышечного усилия.

В настоящее время в доступных нам источниках мы не нашли работ, анализирующих эффект целенаправленной тренировки мышечного расслабления, поэтому мы не можем сравнить наши результаты с результатами

других исследований. Вместе с тем анализ двигательных навыков у элитных спортсменов и виртуозных музыкантов указывает на значительный вклад способности к расслаблению целевых мышц в двигательные достижения [39, 41]. В частности, среди отличительных особенностей ЭМГ элитных барабанщиков было не только более быстрое нарастание амплитуды миографического ответа при мышечном напряжении, но и более быстрое ее снижение в сравнении с барабанщиками среднего и начального уровней, что указывает на более развитую способность к расслаблению [39]. Помимо прочего, в работе [9] авторы, изучив точность воспроизведения мышечного усилия и расслабления, выявили более выраженную ошибку в случае расслабления сгибателей предплечья, величина которой нарастала при уменьшении мышечного напряжения.

Интересным результатом нашего исследования стало выявление маловыраженной эффективности сочетанной тренировки, включавшей упражнения на тонкую координацию по прохождению лабиринта и дискретное расслабление, для контроля точности воспроизведения суставных углов и мышечного напряжения. Эти результаты больше указывают на специфические адаптационные эффекты разных тренировочных воздействий, в нашем случае это тренировки координации и дискретного расслабления с отсутствием выраженного эффекта переноса тренируемых способностей на нетренируемые. Сочетанное применение этих тренировочных упражнений, как минимум, не усиливало эффекты, полученные при их изолированном применении. Мы не нашли в доступных источниках данных об эффекте интерференции или суммации разных координационных тренировок в развитии сенсомоторных способностей, однако при этом эффект дивергенции молекулярных механизмов адаптации при одновременном развитии силы и выносливости хорошо известен [41]. В дальнейшем необходимы дополнительные исследования для выяснения точных тренировочных эффектов при сочетанном использовании координационных упражнений разной направленности.

4.2.3 Взаимосвязь эффективности прохождения лабиринта с силовой и пространственной проприоцептивными способностями предплечья

Корреляционный анализ выявил существенные взаимосвязи между эффективностью прохождения лабиринта и пространственной проприоцептивной способностью предплечья: время прохождения лабиринта и длина пройденного пути коррелировали с точностью воспроизведения углов наклона джойстика при супинации и пронации предплечья. Корреляции же эффективности прохождения лабиринта с показателями силовой проприоцептивной способности были либо незначительными, либо находились лишь на уровне тенденции. Таким образом, специфичность тренировочных воздействий на соматосенсорную чувствительность подтверждается не только различиями в динамике проприоцептивных показателей между группами, но и тем, что именно пространственная, а не силовая составляющая проприоцепции оказалась связана с итоговой эффективностью формируемого навыка.

Полученные данные в целом согласуются с представлениями о ключевой роли суставного чувства в обеспечении точных манипулятивных движений. Проприоцептивные сигналы, обеспечивающие восприятие положения и движения сустава в пространстве, вносят существенный вклад в локализацию цели и результативность ручных действий, и их постоянное обновление необходимо для координации и интеграции положения кисти при выполнении мануальных навыков [20].

Имеются обширные экспериментальные свидетельства того, что тренировка двигательных навыков вызывает измеримое улучшение проприоцептивной функции конечности у практически здоровых взрослых, а улучшение точности воспроизведения суставного угла запястья положительно коррелирует с уровнем мануальной ловкости [164].

Следует подчеркнуть, что выявленные корреляции между показателями эффективности прохождения лабиринта и пространственной проприоцептивной способностью предплечья (между временем прохождения лабиринта и средним

значением показателя АО супинации ($r = 0,39$; $p = 0,018$), средним значением показателя АО пронации ($r = 0,36$; $p = 0,033$) и значением интегрального показателя АО супинации и пронации ($r = 0,42$; $p = 0,010$), а также между длиной пройденного пути и значением интегрального показателя АО ($r = -0,32$; $p = 0,045$)) носят ассоциативный характер и не позволяют однозначно установить направление причинно-следственной связи. Возможны как минимум три равновероятных объяснения. Во-первых, более высокая пространственная проприоцептивная точность может выступать предиктором эффективности навыка, то есть участники исследования с лучшим суставным чувством предплечья быстрее осваивали навык прохождения лабиринта. Во-вторых, возможна обратная зависимость: более интенсивная и успешная тренировка навыка сама по себе улучшала пространственную проприоцепцию, и оба показателя росли параллельно как следствие тренировочного воздействия. В-третьих, нельзя исключить, что оба показателя совершенствовались как взаимозависимые компоненты единой сенсомоторной системы без четкой причинно-следственной иерархии между ними. Тем не менее тот факт, что значимые корреляции с эффективностью навыка выявлены именно для пространственной, но не для силовой проприоцепции, указывает на функциональную специфичность этой взаимосвязи и согласуется с представлениями о ключевой роли суставного чувства предплечья в пространственном контроле манипулятивных движений. Для окончательного разграничения этих механизмов необходимы дополнительные исследования.

Примечательно, что силовая проприоцептивная способность, несмотря на ее значимое улучшение в группах «Расслабление» и «Сочетанная», не коррелировала с эффективностью прохождения лабиринта. Это указывает на функциональную диссоциацию двух модальностей проприоцепции в контексте данного навыка. Подобная диссоциация согласуется с данными литературы о том, что разные субмодальности проприоцепции могут независимо влиять на различные аспекты двигательного контроля. Имеются убедительные свидетельства того, что тренировки, направленные на улучшение конкретных аспектов проприоцепции (например, чувства положения), и улучшают

тренируемую двигательную функцию, и могут переноситься на нетренируемые двигательные задачи, тогда как тренировки, направленные на другие аспекты, не обязательно дают аналогичный эффект [170].

В нашем случае прохождение лабиринта представляет собой задачу с выраженным пространственным компонентом – участник исследования должен непрерывно контролировать угловое положение кисти с джойстиком, избегая касаний контура лабиринта. Следовательно, именно пространственная точность воспроизведения суставного угла предплечья оказывается функционально релевантной для данной задачи, тогда как точность воспроизведения уровня мышечного усилия, по всей видимости, вносит лишь опосредованный вклад в ее выполнение.

Было показано, что виртуомоторная тренировка точных движений запястья улучшает как проприоцептивную остроту суставного положения, так и пространственную точность нетренируемого указательного движения кистью [63], что свидетельствует о принципиальной возможности переноса улучшений пространственной проприоцепции на эффективность связанных манипулятивных навыков. Механизм такого переноса, вероятнее всего, реализуется через уточнение внутренней прямой модели: более точный проприоцептивный сигнал о текущем угловом положении предплечья позволяет формировать более точные предсказания сенсорных последствий двигательных команд и тем самым снижает необходимость в коррекционных субдвижениях при прохождении узких участков лабиринта.

Вместе с тем следует отметить, что взаимосвязь между проприоцептивной точностью и двигательными показателями не является универсальной. В ряде исследований, несмотря на выявленное возрастное снижение проприоцептивной остроты, не было обнаружено значимых корреляций между точностью проприоцепции и ошибками двигательного выполнения при прицельных движениях рукой [99], что указывает на зависимость характера этой взаимосвязи от специфики задачи. По всей видимости, пространственная проприоцепция предплечья становится значимым предиктором эффективности именно в задачах, требующих непрерывного тонкого контроля углового положения

дистальных сегментов конечности – как в случае прохождения лабиринта, тогда как в задачах с более грубой пространственной структурой эта связь может не проявляться.

Таким образом, корреляция пространственной проприоцептивной способности предплечья с эффективностью прохождения лабиринта при отсутствии аналогичных корреляций для силовой проприоцепции позволяет рассматривать точность воспроизведения суставного угла при супинации и пронации предплечья как один из механизмов, определяющих успешность освоения тонко-координационного мануального навыка.

4.3 Влияние специфической координационной тренировки мануального навыка, программы развития дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения на биомеханическую плавность и суставную скоординированность мануальных движений, а также их взаимосвязь с проприоцептивным контролем

Важными особенностями изучения плавности и скоординированности мануального навыка (прохождение лабиринта) под влиянием используемых тренировочных программ были следующие. Во-первых, между биомеханическими показателями качества движения (SPARC и TotVar) и эффективностью навыка (временем прохождения лабиринта) выявлены взаимосвязи, указывающие как на информативную значимость этих показателей двигательного действия, так и на связь совершенствования навыка с повышением значений показателей суставной скоординированности и плавности движения. Во-вторых, значения показателей плавности (SPARC) и суставной скоординированности (TotVar) увеличились только в группе «Координация», и после курса координационной тренировки их значения стали выше, чем в группах «Расслабление» и «Контроль», что отражает выраженную специфичность тренировочных эффектов в отношении качества плавности и

скоординированности формируемого навыка. В-третьих, совместное применение координационной тренировки и курса упражнений на дискретное расслабление (группа «Сочетанная») не привело к улучшению биомеханической плавности и скоординированности выполнения лабиринтного теста, что может указывать на интерференцию между двумя типами двигательных тренировок – тонко-координационной и дискретного расслабления мышц – в ходе формирования целевого тонко-координационного мануального навыка.

Корреляционный анализ Spearman, проведенный в общей группе участников исследования, подтвердил тесную взаимосвязь биомеханических показателей качества движения с его эффективностью. Время прохождения лабиринта отрицательно коррелировало как с плавностью SPARC ($r = -0,49$; $p < 0,01$), так и со скоординированностью TotVar ($r = -0,50$; $p < 0,01$), то есть более быстрое прохождение лабиринта было характерно для участников исследования с более плавным и скоординированным движением. Принципиально важно, что аналогичные связи были выявлены и для изменения значений показателей за период тренировки: прирост индекса TotVar коррелировал с уменьшением времени прохождения лабиринта ($r = -0,39$; $p = 0,025$) и с увеличением общей длины пройденного пути ($r = 0,35$; $p = 0,041$), что подтверждает информативность индекса TotVar как показателя для мониторинга формирования манипулятивных навыков. Полученные результаты согласуются с данными литературы: показатель SPARC коррелирует с общей успешностью выполнения задачи зеркального отслеживания рукой и может использоваться для установления пороговых значений эффективности при тренировке хирургических навыков [126], а увеличение доли общей дисперсии, объясняемой первыми главными компонентами, в процессе двигательного обучения отражает формирование тесной скоординированности суставных движений [134, 38].

Результаты, связанные с увеличением значения показателя плавности SPARC по мере совершенствования мануального навыка прохождения лабиринта, согласуются с литературными данными о повышении плавности мануальных навыков при их курсовом повторении [25, 126], а также локомоций

[97]. В статьях [25, 26] содержатся экспериментальные доказательства того, что по мере формирования мануального двигательного навыка, а именно при многократном экспериментальном повторении движений рукой практически здоровыми участниками исследования, а также при двигательной реабилитации постинсультных пациентов значение показателя SPARC при достижении цели рукой увеличивается, то есть становится менее отрицательным. Более того, у пациентов с тяжелым гемипарезом только индекс SPARC показал статистически значимый рост плавности после курса терапии. Остальные меры плавности движения, включая логарифмический безразмерный рывок и длину дуги скорости, у них не изменялись после курса реабилитации [25]. Действительно, индекс SPARC показывает меру плавности движения, которая основана на частотном анализе скорости. Если движение выполняется непрерывно без рывков, то значение показателя SPARC становится менее отрицательным и приближается к нулю [26], что мы и наблюдали в группе «Координация», участники которой тренировались в прохождении лабиринта.

Pandey S. et al. [126] исследовали связь показателя SPARC с успешностью выполнения зеркального отслеживания рукой у практически здоровых участников исследования – хирургов. Авторы ставили целью валидировать индекс SPARC как показатель для обратной связи при обучении хирургов. Было показано, что индекс SPARC коррелирует с общей успешностью выполнения задачи и его можно использовать для установления пороговых значений эффективности обучения хирургическим навыкам при их тренировке [126]. Показатель SPARC оказался эффективен также для оценки плавности локомоций. Так, Kiely et al. в обзорной статье [97] отмечают, что гладкость движений является важной ключевой характеристикой здоровой и тренированной локомоции, и предполагают, что индекс SPARC и подобные метрики могут использоваться для интегральной оценки координации движений в беге. Эта работа прямо указывает на потенциал применения показателя SPARC в спортивных исследованиях [97]. Таким образом, данные нашего, а также других исследований позволяют рекомендовать использовать индекс SPARC как важный интегральный показатель плавности движений, который также может

применяться для отслеживания эффекта тренировки и двигательного обучения [65, 126, 26].

Кроме того, можно полагать, что по мере формирования мануального навыка движение рукой становится менее прерывистым и более плавным, то есть формирование навыка ведет к плавности с минимизацией колебаний скорости движения. Эти результаты согласуются с рядом работ, в которых показано, что повышение плавности движений по мере двигательного обучения наблюдается при выполнении как мануальных [65, 126], так и локомоторных движений [51].

Механизмы повышения плавности движений при тренировке прохождения лабиринта полностью не ясны. Одним из возможных механизмов, на который указывают наши данные, является улучшение пространственной проприоцептивной способности предплечья. В пользу этого свидетельствуют значимые корреляции показателя SPARC с абсолютной ошибкой воспроизведения угла при супинации джойстика ($r = -0,36$; $p = 0,032$), при пронации ($r = -0,37$; $p = 0,028$) и интегральным показателем пространственной ошибки по обоим направлениям ($r = -0,34$; $p = 0,042$), выявленные в общей группе участников исследования после курса тренировок. Корреляции показателя SPARC с показателями силовой проприоцептивной способности были либо незначимы, либо находились на уровне тенденции ($r = -0,28 \dots -0,32$; $p = 0,054-0,080$), что указывает на функциональную специфичность именно пространственного канала проприоцептивной афферентации в обеспечении плавности манипулятивного движения. Интерпретируя эти данные, важно учитывать, что показатель SPARC является биомеханическим показателем качества и эффективности движения, а не самостоятельной физиологической переменной – в этом смысле он стоит в одном ряду с такими показателями, как время прохождения лабиринта и длина пройденного пути. Следовательно, корреляция пространственной проприоцепции с показателем SPARC имеет то же содержательное значение, что и ее корреляция с другими показателями эффективности навыка: более точный проприоцептивный сигнал об угловом положении предплечья обеспечивает более точный контроль положения кисти с джойстиком, снижает необходимость в коррекционных субдвижениях при прохождении сложных участков лабиринта и тем самым

обуславливает более плавный и непрерывный характер движения, отражаемый в росте значения показателя SPARC. Это согласуется с литературными данными о том, что точность воспроизведения суставного угла запястья положительно коррелирует с уровнем мануальной ловкости [164], а тренировки, направленные на улучшение пространственной проприоцепции, улучшают двигательную функцию, связанную с точным позиционированием конечности [170]. Показатель скоординированности TotVar значимых корреляций с проприоцептивными показателями не обнаружил, что, возможно, обусловлено различными нейрофизиологическими механизмами плавности и скоординированности: если плавность в значительной мере определяется качеством периферической сенсорной афферентации, то скоординированность отражает преимущественно организацию центральных моторных синергий (этот вопрос будет освещен ниже). С другой стороны, различия в корреляционных связях могут быть обусловлены разными диагностическими характеристиками этих показателей качества движений, что активно обсуждается в литературе [25, 26].

Другим возможным механизмом, влияющим на повышение плавности, является формирование внутренних моделей двигательного навыка. Индекс SPARC не коррелировал с измеряемыми биоэлектрическими показателями агонистов, антагонистов, коактиваций парных мышц и стабилизаторов во время прохождения лабиринта. Поскольку целью тренировки прохождения лабиринта было увеличение скорости при сокращении количества случаев касаний рамки лабиринта крючком, то повышение плавности в группе «Координация» может быть связано с уменьшением количества микродвижений и сокращением микроинтервалов между фазами отдельных субдвижений, вплоть до исчезновения периодов остановки движения, что, вероятно, связано с более эффективным прохождением сложных участков лабиринта. С точки зрения физиологии двигательного обучения рост плавности может отражать формирование внутренних прямой (сенсорного предсказания навыка) и обратной (моторной программы навыка) моделей двигательного навыка, а также совершенствование интеграции зрительно-проприоцептивной обратной связи с моторными командами, в результате чего уменьшается необходимость в

коррекционных субдвижениях, что приводит к более точному управлению движениями.

Более существенным результатом в нашем исследовании было увеличение показателя суставной скоординированности тренируемого навыка – индекса TotVar в группе «Координация» после курса тонко-координационной тренировки. Такой результат противоречит данным разработчиков этого индекса, предложенного и апробированного в работе [28]. В своей работе авторы сравнивали кинематическую скоординированность руки в трех суставах во время обработки камней «молотком» у новичков и профессионалов. В результате установлено, что у наиболее искусного мастера – наименьшее значение показателя координации (около 79 %) и самое большое количество взаимных компенсаций между суставами. Напротив, у новичков доля общей дисперсии, объясняемая первой главной компонентой, была наибольшей. Авторы объясняют высокий процент первой компоненты увеличением степени связи всех суставов руки в единую синергию с низкой размерностью, то есть один временной паттерн определяет почти всё движение. Чем ниже этот процент, тем более гибко используются степени свободы, вклад других компонентов становится больше [28]. Авторы считают, что снижение доли первой компоненты до 79 % отражает увеличение потенциально возможных конфигураций суставов, которые приводят к одинаково точному вектору скорости молотка. То есть высший уровень мастерства ведет к уменьшению тесноты связей внутри главной мышечной синергии. В такой слабосвязанной синергии вклад локтя, плеча, кисти может меняться, а запястье может идти то в одном, то в другом – противоположном направлении. Из-за этого одна компонента уже не может описать всё движение – часть вариаций уходит во вторую, третью компоненты. Важно отметить, что такой уровень скоординированности формируется многолетними тренировками. Напротив, в нашем эксперименте было всего 10 тренировочных занятий по 30 минут, что, вероятно, было достаточным только для формирования главных (одной-двух) мышечных синергий, необходимых для умеренно эффективного прохождения лабиринта. Можно полагать, что дальнейшая тренировка может приводить к

снижению индекса TotVar, однако для проверки этой гипотезы требуются дополнительные исследования.

Анализ литературных данных показывает, что динамика изменения процента общей дисперсии первых двух главных компонент зависит от задачи, этапа обучения и уровня мастерства. В одних исследованиях доля дисперсии растёт – обычно на ранних стадиях при формировании стабильного навыка [134], в других снижается – обычно при переходе к экспертному уровню [28, 110]. Наши данные о повышенном индексе скоординированности согласуются с результатами тех работ, в которых также выявлено увеличение доли общей дисперсии, объясняемой первыми главными компонентами [134, 38].

В работе Rohde et al. [134] практически здоровые участники исследования обучались управлению виртуальной трехзвенной плоской рукой с 3 степенями свободы для достижения целей в двухмерном пространстве. Положение конца руки отображалось визуально в форме эллипса на экране компьютера. Ключевой особенностью была избыточность задачи: одну и ту же цель в пространстве целей можно было достичь бесконечным числом комбинаций углов суставов. Метод главных компонент (РСА) применялся к углам виртуальных суставов, полученным в ходе обучения. Это позволило выявить, как комбинируются степени свободы виртуальной руки при решении задачи. В результате было установлено, что у людей в течение обучения постепенно формировались моторные синергии – паттерны совместной активации углов виртуальных суставов, то есть статистически значимые корреляции в изменении углов трехзвенной виртуальной руки во время выполнения задачи, выявленные методом главных компонент. Таким образом, к концу обучения доля общей дисперсии, объясняемая суммой первой и второй компонент, значимо возрастала, а доля третьей компоненты сокращалась. Авторы указывают, что рост доли дисперсии первой компоненты прямо интерпретируется как снижение размерности, то есть упрощение управления и создание компактной синергии [134].

В работе Chen H.H. et al. [38] описывается, как участники исследования обучались локомоции на тренажере «педало» (pedalo locomotion) двигательному навыку координации движений ног, схожему с ходьбой на специальном

тренажере с педалями. Применение анализа главных компонент для кинематических данных многозвенного движения позволило установить, что на начальных этапах обучения требовалось 3-6 главных компонент, чтобы объяснить 95 % дисперсии в данных, но с практикой наблюдалось уменьшение числа компонент и увеличение доли первой компоненты, то есть усиление ее влияния на организацию навыка в течение периода обучения. Таким образом, авторы показали, что по мере двигательного обучения избыточные степени свободы подавляются и объединяются в синергии, число компонент уменьшается, а их значение возрастает, отражая принцип «подавления» избыточных степеней свободы и формирование более стабильных координационных паттернов [38], что согласуется с нашими результатами – увеличением значения показателя скоординированности TotVar.

При обсуждении механизма повышения скоординированности манипулятивного навыка важно отметить выявленную положительную корреляцию изменения $KK(m. biceps\ brachii / m. pronator\ teres)$ в фазу пронации с изменением значения показателя TotVar ($r = 0,46$; $p < 0,01$). Хотя активности агониста *m. pronator teres* и его антагониста *m. biceps brachii* при пронации проявили тенденции к снижению, коактивность антагониста *m. biceps brachii* относительно общей активности данной пары при пронации проявила тенденцию к росту в группе «Координация», что сочеталось с увеличением значения показателя скоординированности TotVar в этой группе. Обнаруженная положительная корреляция, возможно, указывает на то, что формирование двигательной синергии, отражаемое в показателе TotVar, в процессе обучения при прохождении лабиринта базируется на механизме умеренной фиксации суставов. Избирательная коактивация *m. biceps brachii* и *m. pronator teres* в ключевой фазе пронации движения обеспечивает стабилизацию локтевого сустава и ограничивает вариативность в лучезапястном суставе, снижая число независимо управляемых степеней свободы. Такое небольшое повышение уровня жесткости кинематической цепи подавляет возможные микродвижения в направлениях, не связанных с задачей, что, вероятно, обеспечивает скоординированность суставов руки и большую точность прохождения

лабиринта. Как следствие, небольшой рост коактивации данных мышц может свидетельствовать об увеличении доли общей дисперсии, объясняемом первыми двумя компонентами (TotVar), что отражает переход к более экономному и организованному управлению навыком прохождения лабиринта.

Таким образом, обнаруженное нами увеличение значений показателя TotVar в процессе тонко-координационной тренировки, вероятно, свидетельствует о формировании организованной двигательной синергии мышечных сокращений в лабиринте и косвенно отражает переход к более экономному управлению за счет подавления избыточных степеней свободы. Результаты исследования Chen H.H. et al. [38] по обучению на «педало», при котором наблюдалось уменьшение числа главных компонент, а также данные Rohde M. et al. [134] об увеличении доли общей дисперсии первой и второй компонент при обучении управлению виртуальной рукой подтверждают обоснованность такой интерпретации, так как оба явления отражают процесс снижения размерности управления.

Одним из интересных и неожиданных результатов настоящего исследования является расхождение между динамикой эффективности выполнения мануального навыка (уменьшение количества ошибок, увеличение длины траектории) и динамикой его биомеханической плавности (SPARC) и скоординированности (TotVar) в группе, включающей сочетанные тренировки прохождения лабиринта и тренировку расслабления (группа «Сочетанная»). С одной стороны, в группах, включавших координационную тренировку («Координация» и «Сочетанная»), наблюдалось достоверное улучшение эффективности прохождения лабиринта: сократилось количество ошибок ($p < 0,01$) и увеличилась длина пройденного пути ($p < 0,05$). С другой стороны, прирост значений показателей плавности (SPARC) и скоординированности (TotVar) был зафиксирован только в группе изолированной координационной тренировки («Координационная»). В группе «Сочетанная» эти показатели не изменились и не отличались от результатов в группе «Расслабление», в которой никакого эффекта от тренировок для повышения эффективности при прохождении лабиринта также не наблюдалось. Таким образом, совместное

применение тренировки расслабления нивелировало положительный эффект координационной тренировки на биомеханические показатели плавности и скоординированности манипулятивного движения, несмотря на то, что конечный результат (эффективность прохождения лабиринта) стал выше.

Мы предполагаем, что в группе «Сочетанная» формируется иная двигательная стратегия по сравнению с группой «Координация». Повышение эффективности может достигаться не за счет повышения плавности и непрерывности движения, а за счет более дискретного, пошагового движения с относительно большим количеством, но меньшей длительностью остановок или микрокоррекциями, но при большей скорости движения между ними. Такая стратегия могла быть вызвана самой тренировкой расслабления, которая акцентирует внимание на дискретных фазах снижения усилия, а не на непрерывном плавном проведении траектории. Одновременное применение двух типов обучения (координационного и релаксационного) могло создать интерференцию на уровне центральных механизмов двигательного контроля, в результате чего улучшилась способность к целевым коррекциям (меньше ошибок), но не сформировался гладкий автоматизированный паттерн.

В контексте обучения манипулятивному навыку высокая плавность традиционно интерпретируется как признак автоматизации навыка: движение становится менее зависимым от осознанного контроля. В группе «Расслабление» отсутствие роста плавности может указывать на более дискретный, прерывистый паттерн с частыми коррекциями, что типично для малоавтоматизированного навыка, и отражает стратегии, опирающиеся на когнитивный контроль. Именно поэтому полученные данные столь показательны: в группе «Координация» формируется «классический» автоматизированный паттерн (эффективность повышается, показатель плавности улучшается), тогда как в группе «Сочетанная» эффективность достигается без признаков автоматизации (эффективность повышается, но показатель плавности остается без изменений), а в группе «Расслабление» плавность не изменяется, значение показателя скоординированности даже несколько снижается ($p < 0,1$) и становится ниже, чем в группе «Координация».

Наиболее вероятное объяснение этому связано с конкуренцией между двумя типами двигательного обучения. Координационная тренировка (прохождение лабиринта) по своей природе является непрерывной задачей: участник исследования должен поддерживать плавное движение вдоль траектории, минимизируя остановки и резкие смены направления. Оптимальная стратегия для такой задачи – формирование единого целостного паттерна, в котором отдельные компоненты сливаются в гладкое действие.

Тренировка дискретного расслабления, наоборот, по своей сути является дискретной задачей: участник исследования учится в определенный момент снижать околوماксимальное мышечное усилие до заданного уровня, то есть дискретно. Это требует фиксации внимания на конкретных фазах движения и своевременного торможения. Когда эти два типа тренировок сочетаются (группа «Сочетанная»), они могут конкурировать между собой. В частности, можно предположить, что акцент на расслаблении формирует дискретный, пошаговый стиль управления рукой с крючком даже в непрерывной задаче прохождения лабиринта. В результате вместо формирования гладкого паттерна участник исследования использует стратегию «движение – остановка – коррекция – движение», которая не повышает плавность, но позволяет избегать ошибок и увеличить скорость прохождения лабиринта. Следует подчеркнуть, что интерференция в данном случае не снижает результат (эффективность прохождения лабиринта остается высокой), однако она меняет способ достижения этого результата, что и отражается в показателях SPARC и TotVar.

Таким образом, анализируя показатели плавности и скоординированности мануального навыка (прохождение лабиринта) под влиянием используемых тренировочных программ, можно заключить, что расчетные биомеханические индексы SPARC и TotVar являются дополнительными информативными и надежными показателями для оценки качества и эффективности сложных манипулятивных навыков. Повышение плавности и скоординированности изучаемого навыка (прохождение лабиринта) произошло только после тонко-координационной тренировки, однако добавление упражнений на развитие дискретного расслабления мышц предплечья не оказало положительного эффекта.

Эти данные указывают на выраженную специфичность тренировочных эффектов в отношении плавности и скоординированности формируемого навыка. Более того, отсутствие эффективности при сочетанном применении двух тренировочных программ, а также небольшое снижение суставной скоординированности движений руки в группе, тренировавшей только способность к дискретному расслаблению (группа «Расслабление»), может указывать на интерференцию между двумя типами тренировок. Вероятно, тонко-координационная тренировка и тренировка дискретного расслабления мышц вступают в конфликт, который мешает формированию целевого мануального навыка.

4.4 Изменения биоэлектрической активности функционально различных мышечных групп при выполнении мануального навыка в результате специфической координационной тренировки, программы тренировки дискретного расслабления мышц предплечья и их сочетанного применения

4.4.1 Влияние тренировок на биоэлектрическую активность мышц верхней конечности

Совершенствование мануального навыка, отмечаемое в группах «Координация» и «Сочетанная», сопровождалось изменением уровня биоэлектрической активности агонистов, антагонистов и мышц-стабилизаторов. Необходимо выделить следующие основные особенности изменений уровня ЭМГ-активности мышц верхней конечности в соответствии с их функциональным значением. Во-первых, уровень биоэлектрической активности основных мышц-агонистов снизился в фазе пронации (*m. pronator teres*), но не изменился в фазе супинации (*m. supinator* и *m. biceps brachii*), а изменение уровня

миоэлектрической активности не коррелировало с ростом значений показателей эффективности мануального навыка. Во-вторых, уровень биоэлектрической активности антагонистов снизился как в фазе пронации (*m. biceps brachii*), так и в фазе супинации (*m. pronator teres*), и эти изменения коррелировали с уменьшением количества ошибок при прохождении лабиринта. В-третьих, уровень миоэлектрической активности стабилизаторов плеча (*m. deltoideus* и *m. pectoralis major*) и плечевого пояса (*m. trapezius*) снизился после тренировки во время пронации и супинации, а улучшение показателей эффективности целевого навыка было связано с этими изменениями уровня миоэлектрической активности под влиянием тренировочных программ.

4.4.2 Влияние тренировок на мышцы-агонисты

Рост эффективности прохождения лабиринта сочетался со снижением уровня ЭМГ-активности агониста *m. pronator teres* во время пронации. В условиях тренировки, включающей многократные повторения фаз пронации / супинации, это является ожидаемой мышечной реакцией. Действительно, в ряде работ приводятся данные, что обучение новому двигательному действию, как правило, ведет к снижению уровня активности агонистов [32, 19]. Так, выполнение 90 повторений броска мяча рукой с разгибанием локтя в цель вызывало улучшение точности броска и значительное снижение уровня ЭМГ-активности для агонистов и основного антагониста, что коррелировало с точностью навыка [19]. В систематическом обзоре Brueckner D. et al. [32], включившем множество более ранних работ, также говорится о преобладании снижения уровня миоэлектрической активности агонистов при улучшении точности тренируемых навыков. Однако упражнения, предусматривающие прохождение лабиринта, не вызвали снижения уровня биоэлектрической активности агонистов (*m. supinator* и *m. biceps brachii*) при супинации. Причины несоответствия динамики агонистов в разных фазах прохождения лабиринта не

ясны. Возможно, это связано с исходными более высокими уровнями силы и нейромышечной регуляции супинаторов предплечья по сравнению с пронаторами. Считается, что в среднем силовая разница между пронаторами и супинаторами предплечья составляет $\approx 20\%$ [125]. Следовательно, в исходных условиях при более эффективном управлении супинаторами и меньшей относительной сложности фазы супинации в лабиринте влияние тренировки на супинаторы может не выявляться.

Несмотря на снижение уровня ЭМГ-активности агонистов в фазе пронации при увеличении эффективности тренируемого навыка в группах «Сочетанная» и «Координация», взаимосвязей между изменением уровня активности агонистов и количеством ошибок или длиной пройденного пути мы не выявили. Этот результат частично согласуется с выводами систематического обзора [32] о слабой корреляции между снижением уровня биоэлектрической активности агонистов и повышением эффективности навыка ($r \approx -0,25$), что указывает на отсутствие влияния гипоактивности агонистов на точность движения. По-видимому, снижение уровня активности *m. pronator teres* при пронации приводит к уменьшению избыточного мышечного напряжения (этот вопрос будет освещен ниже) и переходу к более экономичному, предсказательному управлению движением на основе уточненной внутренней модели тренируемого действия [78].

4.4.3 Влияние тренировок на мышцы-антагонисты

Уменьшение количества ошибок и увеличение длины пройденного пути после тренировок в группах «Координация» и «Сочетанная» приводило к снижению уровня биоэлектрической активности антагонистов *m. biceps brachii* в фазе пронации и *m. pronator teres* в фазе супинации. Причем изменения уровня ЭМГ-активности *m. biceps brachii* и *m. pronator teres* при пронации были взаимосвязаны ($r = 0,43$; $p < 0,05$). Снижение напряжения мышц-антагонистов синхронно со снижением уровня активности мышц-агонистов по мере

совершенствования точностных навыков также ожидаемо и многократно исследовано [78, 19, 124]. В цитируемой выше работе [19] авторы также сообщали о снижении уровня ЭМГ-активности антагонистов вместе со снижением уровня активности агонистов при тренировке броскового движения рукой на точность.

Более глубокое понимание работы антагонистов в паре с агонистами дает коэффициент коактивации активностей парных антагонистов. Динамика значений этого коэффициента оказалась различной в фазах пронации и супинации при прохождении лабиринта. В частности, во время пронации наблюдалась тенденция к увеличению коактивации в мышечной паре супинатор / пронатор в группах «Координация» и «Сочетанная» после тренировок. Напротив, при супинации КК(*m. pronator teres* / *m. supinator*) снизился и коррелировал с уменьшением количества ошибок в лабиринте после тренировки.

Значение увеличения КК(*m. supinator* / *m. pronator teres*) для эффективности тренируемого навыка при тренировке не очевидно. Как правило, в начале двигательного обучения отмечается высокая коактивация парных антагонистов и агонистов, что ведет к повышению уровня жесткости суставов и уменьшению амплитуды колебаний рабочей конечности, способствуя точности движений в условиях несформированной программы движения [109, 78]. Несмотря на энергетические затраты, повышенная коактивация парных мышц может быть стратегией, используемой двигательной системой для повышения точности новых и сложных движений. Например, уменьшение мишени, в которую нужно попасть пальцем руки, ведет к повышению коактивации парных мышц и повышению стабильности траекторий движения, а уровень коактивации почти во всех мышечных парах руки положительно коррелирует с точностью попадания в мишень [78]. В дальнейшем при долговременном обучении уровни активности антагонистов и их коактивации с агонистами снижаются [32, 78, 124]. Данные изменения, по-видимому, отражают перестройку нейронных механизмов управления мышцами: переход от стратегии, основанной преимущественно на обратной сенсорной связи (feedback control) и повышенной суставной жесткости вследствие неточного предсказания, к стратегии,

основанной на предсказательном управлении (feedforward control) и более точном прогнозе кинематических последствий мышечных сокращений. В результате этих нейрональных адаптаций снижается уровень активности как агонистов, так и антагонистов, а на кинематическом уровне повышается точность движения. Корреляция между сокращением количества ошибок при прохождении лабиринта и снижением КК(*m. pronator teres* / *m. supinator*), вероятно, приводит к повышению точности движения за счет снижения коактивации антагониста *m. pronator teres* в суммарной активности *m. pronator teres* и *m. supinator* при супинации в данном координационном навыке. Можно также отметить, что в фазе пронации повышение коактивации отмечалось для дистальной мышечной пары *m. supinator* / *m. pronator teres* (КК(*m. supinator* / *m. pronator teres*)), которое не выявлено в более проксимальной паре *m. biceps brachii* / *m. pronator teres*, что может указывать на направление адаптаций мышц в ходе обучения от проксимальных отделов руки к дистальным. Однако данное предположение требует дополнительных экспериментальных подтверждений.

Несмотря на отсутствие значимых межгрупповых различий в динамике коэффициента коактивации *m. biceps brachii* / *m. pronator teres* в фазу пронации, по данным дисперсионного анализа, корреляционный анализ выявил значимую положительную взаимосвязь между приростом значения этого показателя и приростом индекса суставной скоординированности TotVar ($r = 0,46$; $p < 0,01$). При этом изменение КК(*m. biceps brachii* / *m. pronator teres*) не коррелировало с показателями эффективности навыка – количеством ошибок и длиной пройденного пути. Таким образом, умеренный рост коактивации в паре *m. biceps brachii* / *m. pronator teres* в фазу пронации оказался связан не с улучшением результативности навыка, а с формированием более скоординированного паттерна движений в суставах руки. Это согласуется с представлениями о том, что избирательная коактивация проксимальных мышц обеспечивает стабилизацию локтевого сустава и сокращает число независимо управляемых степеней свободы, тем самым способствуя формированию компактной мышечной синергии, отражаемой ростом индекса TotVar [78]. Иными словами, умеренное повышение жесткости кинематической цепи в паре *m. biceps brachii* /

m. pronator teres в фазу пронации, по всей видимости, является одним из нейромышечных механизмов формирования двигательной синергии при обучении мануальному навыку, который не влияет непосредственно на его результативность, но обеспечивает более организованное и скоординированное управление движением.

4.4.4 Влияние тренировок на второстепенные мышцы-стабилизаторы

Общей особенностью, отмечаемой в фазах пронации и супинации, было снижение уровня миоэлектрической активности стабилизаторов плеча – *m. deltoideus* и *m. pectoralis major*, а также стабилизатора плечевого пояса *m. trapezius*, а улучшение показателей эффективности целевого навыка коррелировало с этими изменениями уровня миоэлектрической активности. В используемом нами двигательном навыке (прохождение лабиринта) эти мышцы не выполняют главную функцию – пронацию и супинацию предплечья с кистью во время прохождения лабиринта, но обеспечивают стабильность плеча и лопатки или, сокращаясь по мере необходимости, опосредованно содействуют основному движению кисти. Снижение уровня их активности в группах «Координация» и «Сочетанная», тренирующих навык прохождения лабиринта, является, на наш взгляд, закономерной адаптацией двигательного управления и согласуется с результатами классических и более поздних работ по моторному обучению. Еще в исследовании Kamon & Gormley [92] было показано, что по мере освоения нового упражнения уменьшается количество одновременно активных мышц и снижается диффузная фоновая активация, что характерно для начальных стадий обучения. Аналогичные закономерности были выявлены при обучении новому бросковому движению в работе Hobart et al. [85]. Авторы также зарегистрировали снижение уровня активности передней дельтовидной мышцы после освоения броскового навыка, что интерпретировалось как уменьшение избыточной мышечной вовлеченности и более эффективное распределение

функций между мышцами плечевого пояса. В более позднем исследовании освоения точностного управления ручкой манипулятора-робота с контролируемым силовым полем [162] было показано, что начальные этапы обучения характеризуются повышенной коактивацией антагонистических мышц плеча (бицепс / трицепс). Данная повышенная коактивация интерпретировалась авторами как стратегия увеличения суставной жесткости и стабилизации конечности в условиях неопределенности внешних сил. По мере тренировки коактивация прогрессивно снижалась. Хотя бицепс и трицепс анатомически являются основными мышцами, обеспечивающими движение в локтевом суставе, в двигательных условиях эксперимента они, кроме того, выполняли роль функциональных стабилизаторов конечности. Таким образом, снижение их коактивации свидетельствует об уменьшении необходимости в неспецифической стабилизации по мере обучения навыку и формировании его более точной внутренней модели. Более специфичное снижение уровня активности мышц плечевого пояса, которые участвуют в движении и стабилизируют плечо и лопатку, в результате обучения новому навыку было показано в работе [24]. В частности, авторы установили, что по мере обучения участники исследования научились компенсировать силовое воздействие джойстика робота, при этом происходило существенное снижение совместной активации мышц-антагонистов плечевого пояса (*m.m. deltoideus, pectoralis major, latissimus dorsi*), в то время как общая или направленная мышечная активность перестраивалась. Авторы интерпретировали этот результат как переход управления нервной системы от стратегии грубой стабилизации сустава за счет жесткости к энергоэффективному и точному прогностическому контролю движения. Аналогичные механизмы, вероятно, лежат и в основе результатов нашего исследования, в котором повышение точности прохождения лабиринта, зависящее от эффективности пронации-супинации предплечья, сопровождалось снижением уровня ЭМГ-активности проксимальных мышц плеча и лопатки. Эти мышцы, не являясь непосредственными генераторами основных движений при первом обследовании, по-видимому, вносили вклад в проксимальную стабилизацию плечевого пояса и всей кинематической цепи. Снижение уровня

их активности после тренировок указывает на оптимизацию моторной координации, проявляющуюся в уменьшении избыточной проксимальной стабилизации плечевого пояса как при пронации, так и при супинации предплечья. Данный механизм согласуется с концепцией Н.А. Бернштейна о «размораживании» степеней свободы [4] и хорошо объясняет наблюдаемое в нашем исследовании снижение уровня активности мышц плеча и лопаточно-плечевого комплекса.

Сравнительный анализ влияния тренировочных программ на эффективность тренируемого навыка и уровень биоэлектрической активности мышц во время прохождения лабиринта показал, что, во-первых, эффективность (выраженная в сокращении количества ошибок и увеличении длины пройденного пути в лабиринте) повысилась только в группах «Координация» и «Сочетанная», в которых тренировалось повторение целевого навыка, а во-вторых, изменения уровня миоэлектрической активности после тренировок также были выявлены только в этих группах. Можно отметить, что различия в уровнях активности некоторых мышц после тренировки отмечались не только в группе «Контроль», но и в группе «Расслабление». В частности, после тренировки уровень биоэлектрической активности *m. pronator teres* и *m. trapezius* при пронации, а также *m. trapezius* и *m. deltoideus* во время супинации в группе «Координация» стал ниже, чем в группе «Расслабление». Различия в уровнях биоэлектрической активности *m. pronator teres* при пронации и супинации отмечались также в группах «Сочетанная» и «Расслабление».

Эти данные позволяют сделать вывод, что тренировочный эффект был специфичным, то есть изменения эффективности навыка, а также связанные с ними миоэлектрические адаптации развивались только у лиц, которые тренировались в прохождении лабиринта. Добавление в программу тренировки способности к дискретному расслаблению, направленной на совершенствование силовой проприоцепции, дополнительного эффекта не оказало. Другими словами, улучшение способности дифференцировать усилия во время пронации и супинации не содействовало освоению навыка прохождения лабиринта. Эти данные согласуются с другими работами, которые также выявили

специфичность тренируемых навыков [151, 145]. В частности, в исследовании [151] сравнивались группы, которые тренировались в разных двигательных задачах. После обучения участников исследования тестировали в условиях, совпадающих с тренировкой, и в новых условиях (т.е. оценивали перенос тренировки соматосенсорных способностей на эффективность выполнения новых двигательных заданий). Лучшее выполнение тестируемого движения наблюдалось именно в той группе, которая тренировала целевой навык. При изменении параметров тестируемой задачи их преимущество резко исчезало, что указывало на специфичность моторного обучения. Более широкий обзор по явлению переноса тренировки соматосенсорных способностей на эффективность выполнения новых двигательных заданий также подтвердил, что эффективность совершенствования проприоцептивных способностей зависит от типа тренировки, при этом разные типы тренировок улучшают показатели, специфичные для того конкретного аспекта движения, который был тренирован [145]. Перенос между разными проприоцептивными навыками существует, но происходит не всегда, а лишь в том случае, если тренировочные и тестовые задачи являются близкими по характеристикам. Этот вывод подтверждает факт специфичности двигательного обучения и объясняет отсутствие дополнительного прироста эффективности прохождения лабиринта после сочетанной тренировки и отсутствие в группе с изолированной тренировкой способности расслаблять пронаторы и супинаторы предплечья после их изометрического напряжения (в группе «Сочетанная»). Особого внимания заслуживает тот факт, что ЭМГ-перестройки в группах «Координация» и «Сочетанная» были качественно сходными, несмотря на кардинальные различия в динамике биомеханической плавности. Это означает, что на уровне мышечной активности сочетанная тренировка не уступает координационной, однако это не приводит к формированию гладкого, непрерывного паттерна (что видно по показателям SPARC и TotVar). Возможно, тренировка расслабления «навязывает» дискретный стиль управления, который сохраняется даже при снижении уровня избыточной активности мышц.

Полученные результаты и выводы имеют важное значение для практического применения в сфере спортивной подготовки и двигательной реабилитации в неврологии. Для спортивной тренировки принципиально важным является ключевой вывод о специфичности координационного тренинга. Наши эксперименты показали, что развитие силовой проприоцепции в изолированных, отличных от целевого навыка движениях (изометрическая пронация / супинация), несмотря на улучшение этого параметра [7], само по себе не оказало положительного влияния на эффективность управления мышцами и не повлияло на общий результат в высокоточном координационном навыке (прохождение лабиринта). Это указывает на то, что для совершенствования сложно-координационных действий с небольшой силовой составляющей приоритет должен отдаваться целесообразной координационной практике, а не сопутствующему неспецифическому силовому или проприоцептивному тренингу.

Таким образом, основным теоретическим вкладом работы является демонстрация того, что одинаковое улучшение эффективности двигательного навыка может достигаться за счет различных двигательных стратегий, различающихся по биомеханической плавности, при сходных электромиографических перестройках. Тренировка дискретного расслабления, будучи неэффективной как самостоятельный метод улучшения мануального навыка, при добавлении к координационной тренировке изменяет характер формируемого двигательного паттерна, не влияя на итоговый результат.

Для двигательной нейрореабилитации представленные данные являются ценным референтным (эталонным) материалом. Профили мышечной активности, зарегистрированные у практически здоровых, тренированных в данном упражнении лиц, могут рассматриваться как оптимальная, или «идеальная», нейромышечная модель для указанного мануального навыка, который может выступать двигательным мануальным тестом. Сравнение с этой моделью позволяет объективно оценивать качество восстановления двигательного контроля верхних конечностей у пациентов, выявляя избыточную

активность мышц-стабилизаторов или дисбаланс в коактивации антагонистов, что может служить диагностическим инструментом для нейрореабилитолога.

Заключение

В данном исследовании мы сравнили эффекты трех тренировочных программ развития мануальных двигательных способностей, включающих: 1) специфическую координационную тренировку по прохождению лабиринта, 2) совершенствование проприоцептивной способности к дискретному расслаблению пронаторов и супинаторов предплечья и 3) их сочетанное применение.

Результаты показали, что эффективность тренировки носит специфический характер: статистически значимое улучшение навыка (сокращение количества ошибок и увеличение длины пройденного пути лабиринта) наблюдалось только в группах, тренировавших непосредственно этот навык.

Совершенствование двигательного навыка сопровождалось выраженными миоэлектрическими перестройками. Наиболее существенно снижался уровень ЭМГ-активности мышц-стабилизаторов верхней конечности (*m.m. trapezius, deltoideus, pectoralis major*), напрямую не участвующих в генерации движений, что указывает на уменьшение избыточного напряжения плечевого пояса. Также отмечалось снижение уровня активности мышц-антагонистов (*m. biceps brachii* при пронации и *m. pronator teres* при супинации) и агониста при пронации. В совокупности эти изменения свидетельствуют о качественной перестройке двигательного контроля: от начальной стратегии жесткой стабилизации сустава за счет коактивации к более энергоэффективному и точному прогностическому управлению дистальными звеньями конечности.

Полученные данные свидетельствуют о выраженном совершенствовании точности силовой проприоцепции после тренировки дискретного расслабления. Однако, как показало настоящее исследование, изолированное применение этого метода не приводит к улучшению выполнения координационно сложного мануального навыка (прохождение лабиринта). Вместе с тем сочетанное

применение упражнения на расслабление с тренировкой самого навыка позволяет добиться комплексного улучшения проприоцептивных способностей (как силовых, так и пространственных), что может быть полезно в видах спорта, где требуется точный контроль мышечных усилий – например, в единоборствах, теннисе, бадминтоне, фехтовании, волейболе и баскетболе.

Важно подчеркнуть, что тренировка дискретного расслабления не заменяет специфическую координационную тренировку, а может служить дополнительным инструментом для развития силовой проприоцепции. Применение упражнений на дискретное расслабление целевых мышц (в том числе с обратной связью по ЭМГ) рекомендуется включать в тренировочный процесс наряду с тренировкой самого двигательного навыка, особенно в тех случаях, когда требуется комплексное развитие проприоцептивного контроля. Однако если целевой задачей является формирование максимально плавного, непрерывного и автоматизированного паттерна движения, предпочтение следует отдавать изолированной координационной тренировке, поскольку добавление расслабления может нивелировать улучшение биомеханической плавности.

Разработанные и апробированные принципы тренировки создают основу для дальнейших исследований в области оптимизации нейромышечного контроля.

Выводы

1. Наибольшим позитивным влиянием на интегральные показатели эффективности формируемого навыка обладали специфическая координационная тренировка и сочетанная тренировка, включающие двигательное обучение целевого навыка (длина проходимого пути в лабиринте увеличивалась в среднем на 53-69 %; $p < 0,05$, а точность траектории – на 62-55 %; $p < 0,01$). Напротив, изолированное применение упражнений на развитие способности к дискретному расслаблению мышц предплечья не способствовало формированию целевого мануального навыка. Отсутствие положительного переноса обусловлено специфичностью сенсомоторных адаптаций и низким вкладом силовой проприоцептивной чувствительности в эффективность целевого навыка.

2. Адаптация проприоцептивной чувствительности разной модальности под влиянием используемых тренировочных программ является специфичной: пространственная проприоцептивная чувствительность в большей мере увеличивалась под влиянием тонко-координационной и сочетанной тренировки (точность воспроизведения углов пронации / супинации кистевого джойстика повышалась в среднем на 20,1-26,4 %; $p < 0,05$), а развитие мышечного расслабления не оказывало влияния на пространственную проприоцептивную чувствительность. Эффективность навыка (скорость прохождения лабиринта) после курса тренировок коррелировала ($r = 0,36-0,42$; $p < 0,05$) с пространственной проприоцептивной способностью, но не с силовой проприоцепцией, что свидетельствует о роли повышения пространственной проприоцептивной чувствительности в совершенствовании тонко-координационного навыка.

3. Силовая проприоцептивная способность в наибольшей мере совершенствуется под влиянием тренировки дискретной релаксации мышц (точность воспроизведения всех усилий повысилась в среднем на 56 %; $p < 0,01$),

умеренные позитивные сдвиги выявлены под влиянием сочетанного использования упражнений на силовое расслабление и на тонко-координационную моторику (точность воспроизведения всех усилий повысилась в среднем на 31 %; $p < 0,06$). Изолированная тонко-координационная тренировка не влияла на контроль мышечных усилий.

4. Значения показателей биомеханической плавности (SPARC) и скоординированности движений в суставах верхней конечности (TotVar) возрастали только после курса тонко-координационной тренировки, что подтверждает ее ключевую роль в формировании гладкого, непрерывного двигательного паттерна. В группе изолированной тренировки дискретного расслабления, напротив, наблюдалось снижение суставной скоординированности (TotVar), что может свидетельствовать об интерференции между двумя типами двигательного обучения. Выявленные отрицательные корреляции SPARC и TotVar со временем прохождения лабиринта ($r = -0,49 - -0,50$; $p < 0,01$) обосновывают использование этих индексов как маркеров эффективности и сформированности мануального навыка. Повышенная плавность навыка (SPARC) была взаимосвязана с ошибками воспроизведения суставных углов ($r = -0,34 - -0,37$; $p < 0,05$), что позволяет рассматривать проприоцептивный контроль пространственной точности как один из механизмов, обеспечивающих непрерывность и сглаженность траектории при выполнении мануального навыка.

5. Адаптационные изменения уровня миоэлектрической активности под влиянием тренировок носили специфический характер и наблюдались исключительно в группе, тренировавшей целевой мануальный навык – прохождение лабиринта. Включение в тренировку упражнений на развитие дискретного мышечного расслабления не оказало дополнительного положительного влияния на ЭМГ-показатели. Совершенствование тренируемого навыка сопровождалось снижением уровня ЭМГ-активности мышц-стабилизаторов, обеспечивающих положение и стабилизацию плеча, лопатки и всего плечевого пояса (*m. trapezius* – на 12-22 %; $p < 0,05-0,01$;

m. deltoideus – на 25-30 %; $p < 0,05-0,01$; m. pectoralis major – на 17-21 %; $p < 0,05$), уменьшением избыточных активностей антагонистов при пронации (m. biceps brachii – на 21-28 %; $p < 0,1-0,05$) и супинации (m. pronator teres – на 26-38 %; $p < 0,05$), а также агониста при пронации (m. pronator teres – на 31-39 %; $p < 0,01$). Регулируемое снижение уровня мышечных активностей отражает переход от менее эффективного (по данным корреляционного анализа) контроля с избыточной жесткостью суставов к дифференцированному и прогностическому управлению, обеспечивающему точность и экономичность дистальных движений верхней конечности.

Практические рекомендации

1. Для развития тонко-координационных мануальных навыков в спорте и реабилитации приоритет следует отдавать прямой специфической практике целевого движения, а не опосредованным сенсомоторным тренировкам.

2. Методику дискретного мышечного расслабления (с биологической обратной связью по ЭМГ) целесообразно использовать как дополнительный, а не как основной инструмент подготовки для развития силовой проприоцепции мышц-агонистов в видах спорта, требующих точной дозировки усилия (борьба и другие единоборства, теннис, бадминтон, фехтование).

3. Если целью тренировочного процесса является формирование максимально плавного, автоматизированного двигательного паттерна, тренировку расслабления не следует совмещать с координационной тренировкой в рамках одной тренировочной сессии – целесообразно разносить их во времени (например, по дням или в виде отдельных блоков), чтобы избежать интерференции двух видов двигательного обучения.

4. В клинической практике нейрореабилитации пациентов рекомендуем использовать выявленные в исследовании профили биоэлектрической активности мышц и биомеханические показатели плавности и скоординированности мануальных движений (SPARC и TotVar) практически здоровых лиц в качестве референтных значений для оценки качества восстановления мануальных движений у пациентов с неврологическими нарушениями (после инсульта, болезни Паркинсона).

Список сокращений и условных обозначений

ACC – передняя поясная кора

ANOVA – Analysis of Variance (дисперсионный анализ)

CONSORT – Consolidated Standards of Reporting Trials (консолидированные стандарты отчетности об испытаниях)

DLPFK – дорсолатеральная префронтальная кора

DC-компонент – Direct Current (постоянный ток)

F_{ву} – воспроизведенный уровень усилия с закрытыми глазами в процентах

F_ц – целевой уровень усилия в процентах

LSD-критерий – Least Significant Difference (наименьшая значимая разность)

M1 – первичная моторная кора головного мозга

Me – медиана

No-go / Go No-go – экспериментальная парадигма для оценки тормозного контроля (функции внимания и импульсивности)

P – уровень статистической значимости

PCA – Principal Component Analysis (метод главных компонент)

post-hoc – апостериорные (попарные) сравнения, которые проводятся после получения значимого результата ANOVA

RMS – Root Mean Square (среднеквадратическое отклонение, СКО)

Scopus – библиометрическая база данных (реферативная база научных публикаций)

SMA – дополнительная двигательная область

SPARC (Spectral Arc Length) – показатель длины дуги спектра скорости

TotVar (The Amount of Total Variance) – процент дисперсии колебаний суставных углов, объясняемый первыми двумя главными компонентами

АО – абсолютная ошибка

АОпрон. – абсолютная ошибка пронации

АОсуп. – абсолютная ошибка супинации

АПК – аппаратно-программный комплекс

ВАК – высшая аттестационная комиссия

Д.И. – доверительный интервал

КК – коэффициент коактивации

М – среднее арифметическое

МН – мотонейроны

МПС – максимальная произвольная сила

ООО – общество с ограниченной ответственностью

РАМН – Российская академия медицинских наук

РАН – Российская академия наук

РНИМУ – Российский научно-исследовательский медицинский университет

РФ – Российская Федерация

СТЯ – субталамическое ядро

ФГБНУ РЦНН – федеральное государственной бюджетное научное учреждение «Российский центр неврологии и нейронаук»

ФГБОУ ВО «РУС «ГЦОЛИФК» – федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский университет спорта «ГЦОЛИФК»

ФГБОУ ВО СГМУ – федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Северный государственный медицинский университет»

фМРТ – функциональная магнитно-резонансная томография

ЦНС – центральная нервная система

ЭМГ – электромиография

Благодарности. Особая благодарность адресована кандидату биологических наук П.Д. Боброву за консультационную поддержку и помощь в математической обработке данных, в частности, в расчете показателей SPARC и TotVar.

Автор искренне признателен члену-корреспонденту РАН, доктору медицинских наук, профессору Н.А. Супоневой и кандидату медицинских наук Р.Х. Люкманову за неоценимый вклад в организацию исследования, содействие в приобретении необходимого оборудования и идейное вдохновение, определившее направление настоящей работы.

В завершение автор считает своим долгом поблагодарить Т.А. Слепцову за редактирование рукописи – устранение орфографических, пунктуационных, грамматических и логических недочетов и оформление диссертации в соответствии с требованиями национальных стандартов.

Список литературы

1. Анохин, П. К. Очерки по физиологии функциональных систем / П. К. Анохин. – М. : «Медицина», 1975. – 448 с.
2. Анохин, П. К. Системные механизмы высшей нервной деятельности: избранные труды / П. К. Анохин. – М. : Наука, 1979. – 453 с.
3. Бадаква, А. М. Интеграция вестибулярного, зрительного и проприоцептивного входов в коре головного мозга при управлении движениями / А. М. Бадаква, Н. В. Миллер, Л. Н. Зобова // Физиология человека. – 2023. – Т. 49. – № 2. – С. 99-107. DOI : 10.31857/S0131164622600422.
4. Бернштейн, Н. А. О построении движений / Н. А. Бернштейн. – Москва : Наука, 1947. – 281 с.
5. Гайтон, А. К. Медицинская физиология / А. К. Гайтон, Дж. Э. Холл / Пер. с англ.; Под ред. В. И. Кобрин. – М. : Логосфера, 2008. – 1296 с. – ISBN 978-5-98657-013-6.
6. Городничев, Р. М. Физиология координационных способностей спортсменов / Р. М. Городничев, В. Н. Шляхтов. – Москва : Спорт, 2022. – 152 с. – ISBN 978-5-907601-02-4.
7. Иконникова, Е. С. Влияние тренировки дискретного расслабления мышц руки и тонко-координационной тренировки на проприоцептивный контроль / Е. С. Иконникова, А. А. Мельников, Р. Х. Люкманов, А. С. Ключков, Н. А. Супонева // Физиология человека. – 2024. – Т. 50. – № 3. – С. 41-55. – DOI : 10.31857/S0131164624030047.
8. Иссурин, В. Б. Координационные способности спортсменов / В. Б. Иссурин, В. И. Лях; пер. с англ. И. В. Шаробайко. – М. : «Спорт», 2019. – 208 с. – ISBN 978-5-90722-04-6.
9. Мельников, А. А. Влияние силовой тренировки нижних конечностей на поструральную устойчивость физически активных девушек / А. А. Мельников, П. А. Смирнова, А. М. Федоров, М. В. Малахов // Физиология человека. – 2022. – Т. 48. – № 6. – С. 76-88. – DOI : 10.31857/Ы0131164622700059.

10. Мельников, А. А. Структурно-функциональные особенности системы управления движениями : учебн. пособие / А. А. Мельников, Л. В. Бойков, Л. И. Мельникова / Ярославль : Изд-во ЯГПУ им. К. Д. Ушинского, 2023. – 174 с.
11. Мельников, А. А. Физиологические механизмы управления движениями : учебно-методическое пособие для магистрантов Института научно-педагогического образования, обучающихся по направлению подготовки 49.04.01. Физическая культура / А. А. Мельников. – 2020. – 117 с.
12. Мошонкина, Т. Р. Интегративные механизмы моторного контроля интактного и поврежденного спинного мозга : дис. ... д-ра биол. наук : 03.03.01 : ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН. – Санкт-Петербург, 2017. – 190 с.
13. Мусиенко, П. Е. Спинально-стволовые механизмы интегративного контроля позы и локомоции : дис. ... д-ра мед. наук : 03.03.01 : ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН. – Санкт-Петербург, 2014. – 340 с.
14. Психофизиологические аспекты релаксации как средства коррекции боли / Т. В. Попова, Ю. И. Корюкалов, Г. И. МаксUTOва и др. // Человек. Спорт. Медицина. – 2025. – Т. 25. – № 1. – С. 183-192. – DOI : 10.14529/hsm250123.
15. Туревский, И. М. Формирование психомоторных способностей : учебное пособие для бакалавриата и магистратуры / И. М. Туревский. – Москва : Издательство Юрайт, 2024. – 353 с.
16. Шмидт, Р. Физиология человека : В 3-х томах. Пер. с англ., 3-е изд. / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – М. : Издательство «Мир», 2005. – Т. 1 – 323 с., Т. 2 – 314 с.
17. Шпаков, А. В. Сравнительный анализ эффективности различных режимов локомоторных тренировок в длительных космических полетах по данным биомеханических и электромиографических характеристик ходьбы / А. В. Шпаков, А. В. Воронов, Е. В. Фомина, Н. Ю. Лысова, М. В. Чернова, И. Б. Козловская // Физиология человека. – 2013. – Т. 39. – № 2. – С. 60-69.

18. Шульговский, В. В. Основы нейрофизиологии : Учебное пособие для студентов вузов / В. В. Шульговский. – М. : Аспект Пресс, 2000. – 277 с. – ISBN 5-7567-0134-6.
19. Aggelousis, N. Modifications of neuromuscular activity and improvement in performance of a novel motor skill / N. Aggelousis, G. Mavromatis, V. Gourgoulis, E. Pollatou, V. Malliou & E. Kioumartzoglou // *Percept Mot Skills*. – 2001. – V. 93. – № 1. – P. 239-248. – DOI : 10.2466/pms.2001.93.1.239.
20. Akman, T. C. The effect of wrist position sense and tactile recognition on manual skills in patients with upper extremity neuropathy / T. C. Akman, M. I. Gunes, A. Kitis, C. Erdogan // *J Hand Ther*. – 2025 – V. 38. – № 3. – P. 605-611. – DOI : 10.1016/j.jht.2024.12.005. – PMID : 39919925.
21. Aman, J. E. The effectiveness of proprioceptive training for improving motor function: a systematic review / J. E. Aman, N. Elangovan, I. L. Yeh, J. Konczak // *Front. Hum. Neurosci*. – 2015. – V. 8. – Art. 1075. – DOI : 10.3389/fnhum.2014.01075.
22. Arber, S. Motor Circuits in Action: Specification, Connectivity, and Function // *Neuron*. – 2012. – V. 74. – № 6. – C. 975-989. – DOI : 10.1016/j.neuron.2012.05.011.
23. Aron, A. R. Cortical and subcortical contributions to stop signal response inhibition: role of the subthalamic nucleus / A. R. Aron, R. A. Poldrack // *J. Neurosci*. – 2026. – V. 9. – P. 2424-2433. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.4682-05.2006.
24. Babadi, S. Neural Substrates of Muscle Co-contraction during Dynamic Motor Adaptation / S. Babadi, S. Vahdat, T. E. Milner // *J Neurosci*. – 2021. – V. 41. – № 26. – P. 5667-5676. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.2924-19.202.
25. Balasubramanian, S. A robust and sensitive metric for quantifying movement smoothness / S. Balasubramanian, A. Melendez-Calderon, E. Burdet // *IEEE Trans Biomed Eng*. – 2012. – V. 59. – № 8. – P. 2126-2136. – DOI : 10.1109/TBME.2011.21795452.

26. Balasubramanian, S. On the analysis of movement smoothness / S. Balasubramanian, A. Melendez-Calderon, A. Roby-Brami, E. Burdet // *J Neuroeng Rehabil.* – 2015. – V. 12. – P. 112. – DOI :10.1186/s12984-015-0090-9.
27. Bernstein, N. A. The coordination and regulation of movements / N. A. Bernstein. – Oxford, UK : Pergamon Press. – 1967. – 196 p.
28. Biryukova, E. Organization of goal-directed action at a high level of motor skill : The case of stone knapping in India / E. Biryukova, B. Bril // *Motor control.* – 2008. – V. 12. – № 3. – P. 181-209. – DOI : 10.1123/mcj.12.3.181.
29. Bizzi, E. A hard scientific quest: understanding voluntary movements / E. Bizzi, R. Ajemian // *Daedalus.* – 2015. – V. 144. – № 1. – P. 83-95. – DOI : 10.1162/DAED_a_00324.
30. Borroni, P. Excitability changes in resting forearm muscles during voluntary foot movements depend on hand position : a neural substrate for hand-foot isodirectional coupling / P. Borroni, G. Cerri, F. Baldissera // *Brain Res.* – 2004. – V. 1022. – P. 117-125. – DOI : 10.1016/j.brainres.2004.07.003.
31. Boutron, I. CONSORT NPT Group. CONSORT Statement for Randomized Trials of Nonpharmacologic Treatments : A 2017 Update and a CONSORT Extension for Nonpharmacologic Trial Abstracts / I. Boutron, D. G. Altman, D. Moher, K. F. Schulz, P. Ravaud // *Annals of Internal Medicine.* – 2017. – V. 167. – № 1. – P. 40-47. – DOI : 10.7326/M17-0046. – PMID: 28630973.
32. Brueckner, D. Associations Between Practice-Related Changes in Motor Performance and Muscle Activity in Healthy Individuals : A Systematic Review / D. Brueckner, R. Kiss, T. Muehlbauer // *Sports Med Open.* – 2018. – V. 4. – № 1. – P. 9. – DOI : 10.1186/s40798-018-0123-6.
33. Burdet, E. The central nervous system stabilizes unstable dynamics by learning optimal impedance / E. Burdet, R. Osu, D. W. Franklin, T. E. Milner, M. Kawato // *Nature.* – 2001. – V. 414. – № 6862. – P. 446-449. – DOI : 10.1038/35106566. – PMID : 11719805.
34. Burke, R. E. The correlation of physiological properties with histochemical characteristics in single motor units / R. E. Burke // *Annals of the New*

York Academy of Sciences. – 2006. – V. 228. – № 1. – P. 145-158. – DOI : 10.1111/j.1749-6632.1974.tb20507.x.

35. C3D-ORG – The biomechanics standard file format [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.c3d.org/c3ddocs.html>.

36. Cameron, M. Motor control and strength as predictors of hamstring injury in elite players of Australian football / M. Cameron, R. Adams, C. Maher // *Phys Therapy Sport*. – 2003. – V. 4. – № 4. – P. 159-166. – DOI : 10.1016/S1466-853X(03)00053-1.

37. Casadio, M. Functional reorganization of upper-body movement after spinal cord injury / M. Casadio, A. Pressman, A. Fishbach, Z. Danziger, S. Acosta, D. Chen et al. // *Experimental Brain Research*. – 2010. – V. 207. – № 3-4. – P. 233-247. – DOI : 10.1007/s00221-010-2427-8.

38. Chen, H. H. Learning the pedalo locomotion task / H. H. Chen, Y. T. Liu, G. Mayer-Kress, K. M. Newell // *J Mot Behav*. – 2005. – V. 37. – № 3. – P. 247-256. – DOI : 10.3200/JMBR.37.3.247-256.

39. Chen, R. Impaired inhibition in writer's cramp during voluntary muscle activation / R. Chen, E. M. Wassermann, M. Caños, M. Hallett // *Neurology*. – 1997. – V. 49. – № 4. – P. 1054-1059. – DOI : 10.1212/wnl.49.4.1054.

40. Chen, W. Manipulative skill competency and health-related physical fitness in elementary school students / W. Chen, S. Mason, A. Hammond-Bennett, S. Zalmout // *J Sport Health Sci*. – 2016. – V. 5. – № 4. – P. 491-499. – DOI : 10.1016/j.jshs.2015.03.007.

41. Choi, J. Force and electromyography responses during isometric force release of different rates and step-down magnitudes / J. Choi, W. L. Yeoh, P. Y. Loh, S. Muraki // *Hum. Mov. Sci*. – 2019. – V. 67. – Art. 102516. – DOI : 10.1016/j.humov.2019.102516.

42. Christensen, M. S. Premotor cortex modulates somatosensory cortex during voluntary movements without proprioceptive feedback / M. S. Christensen, J. Lundbye-Jensen, S. S. Geertsen, T. H. Petersen, O. B. Paulson, J. B. Nielsen // *Nat Neurosci*. – 2007. – V. 10. – № 4. – P. 417-419. – DOI : 10.1038/nn1873.

43. Contemori, S. Shoulder position sense in volleyball players with infraspinatus atrophy secondary to suprascapular nerve neuropathy / S. Contemori, A. Biscarini // *Scand. J. Med. Sci. Sports.* – 2018. – V. 28. – № 1. – P. 267-275. – DOI : 10.1111/sms.12888.

44. Cothros, N. Proactive interference as a result of persisting neural representations of previously learned motor skills in primary motor cortex / N. Cothros, S. Köhler, E. W. Dickie, S. M. Mirsattari, P. L. Gribble // *Journal of cognitive neuroscience.* – 2006. – V. 18. – № 12. – P. 2167-2176. – DOI : 10.1162/jocn.2006.18.12.2167.

45. Cothros, N. Visual cues signaling object grasp reduce interference in motor learning / N. Cothros, J. Wong, P. L. Gribble // *Journal of Neurophysiology.* – 2009. – V. 102. – № 4. – P. 2112-2120. – DOI : 10.1152/jn.00493.2009.

46. Csataljay, G. Performance indicators that distinguish winning and losing teams in basketball / G. Csataljay, P. O'Donohue, M. Huges, H. Dancs // *Int. J. Perform. Anal.* – 2009. – V. 9. – P. 60-66. – DOI : 10.1080/24748668.2009.1186846.

47. Cuppone, A. V. Robot-Assisted Proprioceptive Training with Added Vibro-Tactile Feedback Enhances Somatosensory and Motor Performance / A. V. Cuppone, V. Squeri, M. Semprini, L. Masia, J. Konczak // *PLoS One.* – 2016. – V. 11. – № 10. – P. e0164511. – DOI : 10.1371/journal.pone.0164511.

48. Davis, J. R. Human proprioceptive adaptations during states of height-induced fear and anxiety / J. R. Davis, B. C. Horslen, K. Nishikawa, K. Fukushima, R. Chua, J. T. Inglis, M. G. Carpenter // *J. Neurophysiol.* – 2011. – V. 106. – № 6. – P. 3082-3090. – DOI : 10.1152/jn.01030.2010.

49. Dayan, E. Neuroplasticity subserving motor skill learning / E. Dayan, L. G. Cohen // *Neuron.* – 2011. – V. 72. – № 3. – P. 443-454. – DOI : 10.1016/j.neuron.2011.10.008.

50. Delsys Trigno and Vicon Nexus Integration [Электронный ресурс]. – Doc ID : DOC-361-2-3. – 16 p. – Режим доступа: <https://delsys.com/downloads/TUTORIAL/delsys-vicon-nexus.pdf>.

51. DeVol, C. R. Effects of spinal stimulation and short-burst treadmill training on gait biomechanics in children with cerebral palsy / C. R. DeVol, S. R. Shrivastav, V. M Landrum, K. F. Bjornson, D. Roge, C. T. Moritz, K. M. Steele // *Gait & Posture*. – 2025. – V. 118. – P. 25-32 – DOI : 10.1016/j.gaitpost.2025.01.016.
52. Dhawale, A. K. The basal ganglia control the detailed kinematics of learned motor skills / A. K. Dhawale, S. B. E. Wolff, R. Ko, B. P. Ölveczky // *Nat Neurosci*. – 2021. – V. 24. – № 9. – P. 1256-1269. – DOI : 10.1038/s41593-021-00889-3.
53. Docherty, C. L. Effects of strength training on strength development and joint position sense in functionally unstable ankles / C. L. Docherty, J. H. Moore, B. L. Arnold // *J. Athl. Train.* – 1998. – V. 33. – № 4. – P. 310-314. – PMID : 16558526; PMCID : PMC1320579.
54. Dowse, R. A. Ankle proprioception, range of motion and drop landing ability differentiates competitive and non-competitive surfers / R. A. Dowse, J. L. Secomb, M. Bruton, S. Nimphius // *J Sci Med Sport*. – 2021. – V. 24. – № 6. – P. 609-613. – DOI : 10.1016/j.jsams.2020.12.011.
55. Doya, K. Complementary roles of basal ganglia and cerebellum in learning and motor control // *Current Opinion in Neurobiology*. – 2000. – V. 10. – № 6. – P. 732-739. – DOI : 10.1016/s0959-4388(00)00153-7.
56. Doyon, J. Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills / J. Doyon, H. Benali // *Current Opinion in Neurobiology*. – 2005. – V. 15. – № 2. – P. 161-167. – DOI : 10.1109/IJCNN.2005.1556102.
57. Drop, F. M. Identification of the Feedforward Component in Manual Control With Predictable Target Signals / F. M. Drop, D. M. Pool, H. J. Damveld, M. M. van Paassen, M. Mulder // *IEEE Transactions on Cybernetics*. – 2013. – V. 43. – № 6. – P. 1936-1949. – DOI : 10.1109/tsmcb.2012.2235829.
58. Drop, F. M. Identification of the transition from compensatory to feedforward behavior in manual control / F. M. Drop, D. M. Pool, H. J. Damveld, M. M. van Paassen, H. H. Bühlhoff, M. Mulder // In 2012 IEEE International Conference on Systems, Man, and Cybernetics (SMC). IEEE. – 2012. – P. 2008-2013. – DOI : 10.1109/icsmc.2012.6378033.

59. Dubrowski, A. Unilateral basal ganglia damage causes contralesional force control deficits : a case study / A. Dubrowski, E. A. Roy, S. E. Black, H. Carnahan // *Neuropsychologia*. – 2005. – V. 43. – P. 1379-1384. – DOI : 10.1016/j.neuropsychologia.2005.04.003.

60. Dum, R. P. The origin of corticospinal projections from the premotor areas in the frontal lobe / R. P. Dum, P. L. Strick // *J Neurosci*. – 1991. – V. 11. – № 3. – P. 667-689. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.11-03-00667.1991.

61. Duong, J. K. Development and retention of fine psychomotor skills : implications for the aging dentist / J. K. Duong, K. Gardner, L. M. Rucker // *J. Can. Dent. Assoc.* – 2010. – V. 76. – P. a25. – PMID : 20633335.

62. Edwards, L. L. Putting the «Sensory» Into Sensorimotor Control : The Role of Sensorimotor Integration in Goal-Directed Hand Movements After Stroke / L. L. Edwards, E. M. King, C. M. Buetefisch, M. R. Borich // *Front Integr Neurosci*. – 2019. – V. 13. – P. 16. – DOI : 10.3389/fnint.2019.00016.

63. Elangovan, N. A robot-aided visuo-motor training that improves proprioception and spatial accuracy of untrained movement / N. Elangovan, L. Cappello, L. Masia et al. // *Sci Rep*. – 2017. – V. 7. – № 1. – P. 17054. – DOI : 10.1038/s41598-017-16704-8.

64. Elangovan, N. Somatosensory Training Improves Proprioception and Untrained Motor Function in Parkinson's Disease / N. Elangovan, P. J. Tuite, J. Konczak // *Front. Neurol*. – 2018. – V. 9. – Art. 1053. – DOI : 10.3389/fneur.2018.01053. –

PMID : 30619029; PMCID : PMC6295550.

65. Engdahl, S. M. Reliability of upper limb movement quality metrics during everyday tasks / S. M. Engdahl, D. H. Gates // *Gait & Posture*. – 2019. – V. 71. – P. 253-260. – DOI : 10.1016/j.gaitpost.2019.04.023.

66. Engelhorn, R. Agonist and Antagonist Muscle EMG Activity Pattern Changes with Skill Acquisition // *Research Quarterly for Exercise and Sport*. – 1983. – V. 54. – № 4. – P. 315-323. – DOI : 10.1080/02701367.1983.10605315.

67. Faber, I. R. Can perceptuo-motor skills outcomes predict future competition participation/drop-out and competition performance in youth table tennis players? A 9-year follow-up study / I. R. Faber, T. Koopmann, N. Schipper van Veldhoven, J. Twisk, J. Pion // PLoS One. – 2023. – V. 18. – № 2. – P. e0281731. – DOI : 10.1371/journal.pone.0281731.
68. Fellows, S. J. Precision grip deficits in cerebellar disorders in man / S. J. Fellows, J. Ernst, M. Schwarz, R. Topper, J. Noth // Clin Neurophysiol. – 2001. – V. 112. – P. 1793-1802. – DOI : 10.1016/s1388-2457(01)00623-x.
69. Feng, J. Role of proprioception in slow and rapid movements / J. Feng, T. M. Hung, R. Huang, S. Hou, J. Ren // Percept. Mot. Skills. – 2019. – V. 127. – № 2. – P. 281-298. – DOI : 10.1177/0031512519895632.
70. Fitts, P. M., Posner, M. I. Human performance / P. M. Fitts, M. I. Posner. – Belmont, CA : Brooks/Cole, 1967. – 162 p.
71. Flash, T. Cortical circuits and modules in movement generation: experiments and theories / T. Flash, E. Bizzi // Current Opinion in Neurobiology. – 2016. – V. 41. – P. 174-178. – DOI : 10.1016/j.conb.2016.09.013.
72. Fujii, S. Rise rate and timing variability of surface electromyographic activity during rhythmic drumming movements in the world's fastest drummer / S. Fujii, T. Moritani // J. Electromyogr. Kinesiol. – 2012. – V. 22. – № 1. – P. 60-66. – DOI : 10.1016/j.jelekin.2011.10.004.
73. Fujii, S. Tapping performance and underlying wrist muscle activity of non-drummers, drummers, and the world's fastest drummer / S. Fujii, K. Kudo, T. Ohtsuki, S. Oda // Neurosci. Lett. – 2009. – V. 459. – № 2. – P. 769-773. – DOI : 10.1016/j.neulet.2009.04.055.
74. Goble, D. J. Brain activity during ankle proprioceptive stimulation predicts balance performance in young and older adults / D. J. Goble, J. P. Coxon, A. Van Impe, M. Geurts, M. Dumas, N. Wenderoth, S. P. Swinnen // Journal of Neuroscience. – 2010. – V. 31. – № 45. – P. 16344-16352. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.4159-11.2011.

75. Goble, D. J. Proprioceptive acuity assessment via joint position matching: from basic science to general practice / D. J. Goble // *Phys Ther.* – 2010. – V. 90. – № 8. – P. 1176-1184. – DOI : 10.2522/ptj.20090399.
76. Gordon, A. M. Visual size cues in the programming of manipulative forces during precision grip / A. M. Gordon, H. Forssberg, R. S. Johansson, G. Westling // *Exp. Brain Res.* – 1991. – V. 83. – № 3. – P. 477-482. – DOI : 10.1007/BF00229824.
77. Grasso, M. Muscle relaxation in Parkinson's disease : a reaction time study / M. Grasso, L. Mazzini, M. Schieppati // *Mov. Disord.* – 1996. – V. 11. – № 4. – P. 411-420. – DOI : 10.1002/mds.870110410.
78. Gribble, P.L. Role of cocontraction in arm movement accuracy / P. L. Gribble, L. I. Mullin, N. Cothros, A. Mattar // *J Neurophysiol.* – 2003. – V. 89. – № 5. – P. 2396-2405. – DOI : 10.1152/jn.01020.2002.
79. Guo, X. Adherence to different types of sports shapes motor competence development in preschool children / X. Guo, C. Li, J. Zhao, et al. // *Sci Rep.* – 2025. – V. 15. – № 1. – Art. 26130. – DOI : 10.1038/s41598-025-07109-z.
80. Hagert, E. Proprioception of the wrist joint : a review of current concepts and possible implications on the rehabilitation of the wrist / E. Hagert // *J. Hand. Ther.* – 2010. – V. 23. – № 1. – P. 2-17. – DOI : 10.1016/j.jht.2009.09.008.
81. Han, J. Level of competitive success achieved by elite athletes and multi-joint proprioceptive ability / J. Han, G. Waddington, J. Anson, R. Adams // *J Sci Med Sport.* – 2015. – V. 18. – № 1. – P. 77-81. – DOI : 10.1016/j.jsams.2013.11.013.
82. Han, J. Sport attainment and proprioception / J. Han, J. Anson, G. Waddington, R. Adams // *Int J Sports Sci Coach.* – 2014. – V. 9. – № 1. – P. 159-170. – DOI : 10.1260/1747-9541.9.1.159.
83. Heppe, H. Team Handball Experts Outperform Recreational Athletes in Hand and Foot Response Inhibition : A Behavioral Study / H. Heppe and K. Zentgraf // *Front. Psychol.* – 2019. – V. 10. – P. 971. – DOI : 10.3389/fpsyg.2019.00971.
84. Hermens, H. J. Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures / H. J. Hermens, B. Freriks, C. Disselhorst-Klug, G. Rau

// J Electromyogr Kinesiol. – 2000. – V. 10. – № 5. – P. 361-374. – DOI : 10.1016/s1050-6411(00)00027-4.

85. Hobart, D. J. Modifications occurring during acquisition of a novel throwing task / D. J. Hobart, D. L. Kelley & L. S. Bradley // American journal of physical medicine. – 1975. – V. 54. – № 1. – P. 1-24. – PMID : 1111305.

86. Horváth, A. The measurement of proprioceptive accuracy : A systematic literature review / A. Horváth, E. Ferentzi, K. Schwartz, N. Jacobs, P. Meyns, F. Köteles // J. Sport Health Sci. – 2023. – V. 12. – № 2. – P. 219-225. – DOI : 10.1016/j.jshs.2022.04.001.

87. Hoshiyama, M. Temporal changes of pyramidal tract activities after decision of movement : a study using transcranial magnetic stimulation of the motor cortex in humans / M. Hoshiyama, R. Kakigi, S. Koyama, Y. Takeshima, S. Watanabe, M. Shimojo // Electroencephalogr Clin. Neurophysiol. – 1997. – V. 105. – № 4. – P. 255-261. – DOI : 10.1016/s0924-980x(97)00019-2.

88. Itaguchi, Y. Influence of Speed and Accuracy Constraints on Motor Learning for a Trajectory-Based Movement / Y. Itaguchi, K. Fukuzawa // J Mot Behav. – 2018. – V. 50. – № 6. – P. 653-663. – DOI : 10.1080/00222895.2017.1400946. – PMID : 29190186.

89. Izawa, J. Cerebellar contributions to reach adaptation and learning sensory consequences of action / J. Izawa, S. E. Criscimagna-Hemminger, R. Shadmehr // J Neurosci. – 2012. – V. 32. – № 12. – P. 4230-4239. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.6353-11.2012.

90. Johansson, R. S. Coding and use of tactile signals from the fingertips in object manipulation tasks / R. S. Johansson, J. R. Flanagan // Nature Reviews Neuroscience. – 2009. – V. 10. – № 5. – P. 345-359. – DOI : 10.1038/nrn2621.

91. Johnston, J. A. Neural control of hand muscles during prehension / J. A. Johnston, S. A. Winges, M. Santello // Adv Exp Med Biol. – 2009. – V. 629. – P. 577-596. – DOI : 10.1007/978-0-387-77064-2_31.

92. Kamon, E. Muscular activity pattern for skilled performance and during learning of a horizontal bar exercise / E. Kamon, J. Gormley // *Ergonomics*. – 1968. – V. 11. – № 4. – P. 345-347. – DOI : 10.1080/ 00140136808930982.
93. Kato, K. Brain Activity Underlying Muscle Relaxation / K. Kato, T. Vogt, K. Kanosue // *Front Physiol*. – 2019. – V. 10. – Art. 1457. – DOI : 10.3389/fphys.2019.01457.
94. Kato, K. Interaction between simultaneous contraction and relaxation in different limbs / K. Kato, T. Muraoka, T. Higuchi, N. Mizuguchi, K. Kanosue // *Exp. Brain Res*. – 2014. – V. 232. – № 1. – P. 181-189. – DOI : 10.1007/s00221-013-3730-y.
95. Kawai, R. Motor cortex is required for learning but not for executing a motor skill / R. Kawai, T. Markman, R. Poddar et al. // *Neuron*. – 2015. – V. 86. – № 3. – P. 800-812. – DOI : 10.1016/j.neuron.2015.03.024.
96. Kawato, M. Detection of adaptive inverse models in the human motor system / M. Kawato // *Human Movement Science*. – 2000. – V. 19. – № 4. – P. 495-523. – DOI : 10.1016/s0167-9457(00)00022-1.
97. Kiely, J. Smoothness : an Unexplored Window into Coordinated Running Proficiency / J. Kiely, C. Pickering, D. J. Collins // *Sports Medicine – Open*. – 2019. – V. 5. – № 1. – Art. 43. – DOI : 10.1186/s40798-019-0215-y.
98. Kistemaker, D. A. The central nervous system does not minimize energy cost in arm movements / D. A. Kistemaker, J. D. Wong, P. L. Gribble // *Journal of Neurophysiology*. – 2010. – V. 104. – № 6. – P. 2985-2994. – DOI : 10.1152/jn.00483.2010.
99. Kitchen, N. M. Adaptation of reach action to a novel force-field is not predicted by acuity of dynamic proprioception in either older or younger adults / N. M. Kitchen, R. C. Miall // *Exp Brain Res*. – 2021. – V. 239. – № 2. – P. 557-574. – DOI : 10.1007/ s00221-020-05997-3. – PMID : 33315127; PMCID : PMC7936968.
100. Komar, J. Perceptual-motor skill transfer: Multidimensionality and specificity of both general and specific transfers / J. Komar, C. Y. Y. Ong, C. Z. Y. Choo, J. Y. Chow // *Acta Psychologica (Amst)*. – 2021. – V. 217. – Art. 103321. – DOI : 10.1016/j.actpsy.2021.103321. – PMID : 33957573.

101. Konrad, A. The time course of muscle-tendon properties and function responses of a five-minute static stretching exercise / A. Konrad, M. M. Reiner, S. Thaller, M. Tilp // *Eur. J. Sport Sci.* – 2019. – V. 19. – № 9. – P. 1195-1203. – DOI : 10.1080/17461391.2019.1580319.
102. Kopta, J. A. The development of motor skills in orthopaedic education / J. A. Kopta // *Clin Orthop Relat Res.* – 1971. – V. 75 – P. 80-85. – DOI : 10.1097/00003086-197103000-00011.
103. Krakauer, J. W. Motor learning and consolidation: the case of visuomotor rotations // *Advances in Experimental Medicine and Biology.* – 2009. – V. 629. – P. 405-421. – DOI : 10.1007/978-0-387-77064-2_21.
104. Latash, M. L. The control and perception of antagonist muscle action / M.L. Latash // *Exp Brain Res.* – 2023. – V. 241. – P. 1-12. – DOI : 10.1007/s00221-022-06498-1.
105. Lemon, R. Recent advances in our understanding of the primate corticospinal system / R. Lemon // *F1000Res.* – 2019. – 8:F1000 Faculty Rev-274. – DOI : 10.12688/f1000research.17445.1.
106. Lemon, R. N. REVIEW : Mechanisms of Cortical Control of Hand Function / R. N. Lemon // *The Neuroscientist.* – 1997. – V. 3. – № 6. – P. 389-398 – DOI : 10.1177/107385849700300612.
107. Lemos, L. Sport-Specific Skills Differentiate Performance Levels Better Than Anthropometric or Physiological Factors in Beach Handball / L. Lemos, A. Nevill, M. J. Duncan, V. C. De Oliveira, J. Pino-Ortega, A. Santos, ... F. Nakamura // *Research Quarterly for Exercise and Sport.* – 2022. – V. 93. – № 4. – P. 682-687. – DOI : 10.1080/02701367.2021.1902460.
108. Li, K. Sensorimotor control for dexterous grasping – inspiration from human hand, Chapter in *Tactile Sensing, Skill Learning, and Robotic Dexterous Manipulation* / K. Li. – Elsevier, 2022. – P. 109-131 – DOI : 10.1016/b978-0-32-390445-2.00014-3.
109. Madhavan, S. Movement accuracy changes muscle-activation strategies in female subjects during a novel single-leg weight-bearing task / S. Madhavan &

R.K. Shields // PM & R: the journal of injury, function, and rehabilitation. – 2009. – V. 1. – № 4. – P. 319-328. – DOI : 10.1016/j.pmrj.2009.01.002.

110. Majed, L. Changes in movement organization and control strategies when learning a biomechanically constrained gait pattern, racewalking: a PCA study / L. Majed, A. M. Heugas, I. A. Siegler // Exp Brain Res. – 2017. – V. 235. – № 3. – P. 931-940. – DOI : 10.1007/s00221-016-4853-8.

111. Manzano, G. M. A brief historical note on the classification of nerve fibers / G. M. Manzano, L. M. P. Giuliano, J. A. M. Nóbrega // Arquivos de Neuro-Psiquiatria. – 2008. – V. 66. – № 1. – P. 117-119. – DOI : 10.1590/s0004-282x2008000100033.

112. Meyer, S. How do somatosensory deficits in the arm and hand relate to upper limb impairment, activity, and participation problems after stroke? A systematic review / S. Meyer, A. H. Karttunen, V. Thijs, H. Feys, G. Verheyden // Phys. Ther. – 2014. – V. 94. – P. 1220-1231. – DOI : 10.2522/ptj.20130271.

113. Miall, R. C. Forward Models for Physiological Motor Control / R. C. Miall, D. M. Wolpert // Neural Networks. – 1996. – V. 9. – № 8. – P. 1265-1279. – DOI : 10.1016/s0893-6080(96)00035-4.

114. Mink, J. W. The basal ganglia: focused selection and inhibition of competing motor programs / J. W. Mink // Prog Neurobiol. – 1996. – V. 50. – P. 381-425. – DOI : 10.1016/s0301-0082(96)00042-1.

115. Moiseev, S. Modular organization of intermuscular and interjoint interaction during ball catching / S. Moiseev, R. Gorodnichev, Y. Gerasimenko // Exp Brain Res. – 2026. – V. 244. – № 2. – Art. 27. – DOI : 10.1007/s00221-025-07228-z.

116. Morecraft, R. J. Terminal distribution of the corticospinal projection from the hand/arm region of the primary motor cortex to the cervical enlargement in rhesus monkey / R. J. Morecraft, J. Ge, K. S. Stilwell-Morecraft, D. W. McNeal, M. A. Pizzimenti, W. G. Darling // J Comp Neurol. – 2013. – V. 521. – № 18. – P. 4205-4235. – DOI : 10.1002/cne.23410.

117. Murach, K. A. Skeletal Muscle Hypertrophy with Concurrent Exercise Training : Contrary Evidence for an Interference Effect / K. A. Murach, J. R. Bagley //

Sports Med. – 2016. – V. 46. – № 8. – P. 1029-1039. – DOI : 10.1007/s40279-016-0496-y.

118. Nelson, A. B. Reassessing Models of Basal Ganglia Function and Dysfunction / A. B. Nelson, A. C. Kreitzer // Annual Review of Neuroscience. – 2014. – V. 37. – № 1. – P. 117-135. – DOI : 10.1146/annurev-neuro-071013-013916.

119. Neuroscience. Ed: D. Purves, G. J. Augustine, D. Fitzpatrick, W. C. Hall, Anthony-Samuel La Mantia, R. D. Mooney, M. L. Platt, L. E. White. – Sunderland, Massachusetts: Oxford University Press. Sixth Edition, 2018. – 790 p.

120. Niespodziński, B. Relationship between Joint Position Sense, Force Sense, and Muscle Strength and the Impact of Gymnastic Training on Proprioception / B. Niespodziński, A. Kochanowicz, J. Mieszkowski, E. Piskorska, M. Żychowska // Biomed. Res. Int. – 2018. – V. 2018. – № 1. – Art. 5353242. – DOI : 10.1155/2018/5353242.

121. Nowak, D. A. Predictive and reactive control of grasping forces: on the role of the basal ganglia and sensory feedback / D. A. Nowak, J. Hermsdörfer // Exp Brain Res. – 2006. – V. 173. – № 4. – P. 650-660. – DOI :10.1007/s00221-006-0409-7.

122. Ohtaka, C. Control Strategies for Accurate Force Generation and Relaxation / C. Ohtaka, M. Fujiwara // Percept. Mot. Skills. – 2016. – V. 123. – № 2. – P. 489-507. – DOI : 10.1177/0031512516664778.

123. Ostry, D. J. Somatosensory plasticity and motor learning / D. J. Ostry, M. Darainy, A. A. Mattar, J. Wong, P. L. Gribble // J. Neurosci. – 2010. – V. 30. – № 15. – P. 5384-5393. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.4571-09.2010.

124. Osu, R. Short- and long-term changes in joint co-contraction associated with motor learning as revealed from surface EMG / R. Osu, D. W. Franklin, H. Kato, H. Gomi, K. Domen, T. Yoshioka & M. Kawato // J Neurophysiol. – 2002. – V. 88. – № 2. – P. 991-1004. – DOI : 10.1152/jn.2002.88.2.991.

125. O'Sullivan, L. W. Upper-limb surface electro-myography at maximum supination and pronation torques: the effect of elbow and forearm angle / L. W. O'Sullivan, T. J. Gallwey // J Electromyogr Kinesiol. – 2002. – V. 12. – № 4. – P. 275-285. – DOI : 10.1016/s1050-6411(02)00014-7.

126. Pandey, S. Toward training surgeons with motion-based feedback: Initial validation of smoothness as a measure of motor learning / S. Pandey, M. D. Byrne, W. H. Jantscher, M. K. O'Malley, P. Agarwal // *Proceedings of the Human Factors and Ergonomics Society Annual Meeting*. – 2017. – V. 61. – № 1. – P. 1531-1535. – DOI : 10.1177/1541931213601747.
127. Pinto, B. L. Voluntary Muscle Relaxation Can Mitigate Fatigue and Improve Countermovement Jump Performance / B. L. Pinto, S. M. McGill // *J. Strength. Cond. Res.* – 2020. – V. 34. – № 6. – P. 1525-1529. – DOI : 10.1519/JSC.0000000000003326.
128. Poldrack, R. A. The neural correlates of motor skill automaticity / R. A. Poldrack, F. W. Sabb, K. Foerde, et al. // *J Neurosci.* – 2005. – V. 25. – № 22. – P. 5356-5364. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.3880-04.2005.
129. Principles of Neural Science. Ed: E. R. Kandel, J. H. Schwartz, T. M. Jessell, S. A. Siegelbaum, A. J. Hudspeth. – McGraw Hill Professional. Fifth Edition, 2012. – 1760 p.
130. Prochazka, A. Sensory systems in the control of movement / A. Prochazka, P. Ellaway // *Comprehensive Physiology*. – 2012. – V. 2. – № 4. – P. 2615-2627. – DOI : 10.1002/cphy.c100086.
131. Prodoehl, J. Basal ganglia mechanisms underlying precision grip force control / J. Prodoehl, D. M Corcos, D. E. Vaillancourt // *Neurosci Biobehav Rev.* – 2009. – V. 33. – № 6. – P. 900-908. – DOI : 10.1016/j.neubiorev.2009.03.004.
132. Proske, U. The proprioceptive senses : Their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force / U. Proske, S. C. Gandevia // *Physiol Rev.* – 2012. – V. 92. – № 4. – P. 1651-1697. – DOI : 10.1152/physrev. 00048.2011.
133. Rathelot, J. A. Subdivisions of primary motor cortex based on cortico-motoneuronal cells / J. A. Rathelot, P. L. Strick // *Proc Natl Acad Sci U S A.* – 2009. – V. 106. – P. 918-923. – DOI : 10.1073/pnas.0808362106.
134. Rohde, M. Goal-related feedback guides motor exploration and redundancy resolution in human motor skill acquisition / M. Rohde, K. Narioka, J. J. Steil, L. K. Klein, M. O. Ernst // *PLoS Comput Biol.* – 2019. – V. 15. – № 3. –

Art. e1006676. – DOI : 10.1371/journal.pcbi.1006676. – PMID : 30835770; PMCID : PMC6420027.

135. R ijjezon, U. Proprioception in musculoskeletal rehabilitation. Part 1 : Basic science and principles of assessment and clinical interventions / U. R ijjezon, N. C. Clark, J. Treleaven // *Manual therapy*. – 2015. – V. 20. – № 3 – P. 368-377. – DOI : 10.1016/j.math.2015.01.008.

136. Romo, R. Neuronal correlates of decision-making in secondary somatosensory cortex / R. Romo, A. Hern andez, A. Zainos, L. Lemus, C. D. Brody // *Nat Neurosci*. – 2002. – V. 5. – № 11. – P. 1217-1225. – DOI : 10.1038/nn950.

137. Rossi, C. Mechanisms of proprioceptive realignment in human motor learning / C. Rossi, A. J. Bastian, A. S. Therrien // *Current Opinion in Physiology*. – 2021. – V. 20. – P. 186-197. – DOI : 10.1016/j.cophys.2021.01.011.

138. Rossignol, S. Dynamic sensorimotor interactions in locomotion. / S. Rossignol, R. Dubuc and J.-P. Gossard, // *Physiol. Rev.* – 2006. – V. 86 – P. 89-243. – DOI : 10.1152/physrev.00028.2005.

139. Sakurai, S. Muscle activity and accuracy of performance of the smash stroke in badminton with reference to skill and practice / S. Sakurai, T. Ohtsuki // *J. Sports Sci.* – 2000. – V. 18. – № 11. – P. 901-914. – DOI : 10.1080/026404100750017832.

140. Salles, J. I. Strength training and shoulder proprioception / J. I. Salles, B. Velasques, V. Cossich // *J. Athl. Train.* – 2015. – V. 50. – № 3. – P. 277-280. – DOI : 10.4085/1062-6050-49.3.84.

141. Saltiel, P. Synergy temporal sequences and topography in the spinal cord : evidence for a traveling wave in frog locomotion / P. Saltiel, A. d'Avella, K. Wyler-Duda, E. Bizzi // *Brain Struct Funct.* – 2015. – V. 221. – № 8. – P. 3869-3890. – DOI : 10.1007/s00429-015-1133-5.

142. Scott, S. H. Optimal feedback control and the neural basis of volitional motor control / S. H. Scott // *Nat Rev Neurosci*. – 2004. – V. 5. – № 7. – P. 532-546. – DOI : 10.1038/nrn1427.

143. Seidler, R. D. Neural correlates of motor learning, transfer of learning, and learning to learn / R. D. Seidler // *Exerc Sport Sci Rev.* – 2010. – V. 38. – № 1. – P. 3-

9. – DOI : 10.1097/JES.0b013e3181c5cce7. – PMID : 20016293; PMCID : PMC2796204.

144. Seifert, L. Skill transfer specificity shapes perception and action under varying environmental constraints / L. Seifert, L. Wattebled, D. Orth, M. L'Hermette, J. Boulanger, K. Davids // *Hum Mov Sci.* – 2016. – V. 48. – P. 132-141. – DOI : 10.1016/j.humov.2016.05.004.

145. Seo, H. G. A Systematic Review of the Learning Dynamics of Proprioception Training: Specificity, Acquisition, Retention, and Transfer / H. G. Seo, S. J. Yun, A. J. Farrens, C. A. Johnson, D. J. Reinkensmeyer // *Neurorehabil Neural Repair.* – 2023. – V. 37. – № 10. – P. 744-757. – DOI : 10.1177/ 15459683231207354. – PMID : 37864458; PMCID : PMC10847967.

146. Serrien, D. J. Role of the cerebellum in tuning anticipatory and reactive grip force responses / D. J. Serrien, M. Wiesendanger // *J Cogn Neurosci.* – 1999. – V. 11. – № 6. – P. 672-681. – DOI : 10.1162/089892999563634.

147. Sevrez, V. On the role of proprioception in making free throws in basketball / V. Sevrez, C. Bourdin // *Res Q Exerc Sport.* – 2015. – V. 86. – № 3. – P. 274-280. – DOI : 10.1080/02701367.2015.1012578.

148. Shadmehr, R. A Revised Computational Neuroanatomy for Motor Control / R. Shadmehr, J. W. Krakauer // *Journal of Cognitive Neuroscience.* – 2020. – V. 32. – № 10. – P. 1823-1836. – DOI : 10.1162/jocn_a_01602.

149. Shadmehr, R. Error Correction, Sensory Prediction, and Adaptation in Motor Control / R. Shadmehr, M. A. Smith, J. W. Krakauer // *Annual Review of Neuroscience.* – 2010. – V. 33. – P. 89-108. – DOI : 10.1146/annurev-neuro-060909-153135.

150. Shang, X. D. Correlation analysis of national elite Chinese male table tennis players' shoulder proprioception and muscle strength / X. D. Shang, E. M. Zhang, Z. L. Chen, L. Zhang, J. H. Qian // *World. J. Clin. Cases.* – 2022. – V. 10. – № 24. – P. 8514-8524. – DOI : 10.12998/wjcc.v10.i24.8514.

151. Shea, C. H. Specificity and variability of practice / C. H. Shea, R. M. Kohl // *Res Q Exerc Sport*. – 1990. – V. 61. – № 2. – P. 169-177. – DOI : 10.1080/02701367.1990. 10608671.
152. Simonyan, K. Recent advances in understanding the role of the basal ganglia // *F1000Research*. – 2019. – V. 8. – P. 122. – DOI : 10.12688/f1000research.165241.
153. Singh, R. E. A Systematic Review on Muscle Synergies: From Building Blocks of Motor Behavior to a Neurorehabilitation Tool / R. E. Singh, K. Iqbal, G. White, T. E. Hutchinson // *Appl Bionics Biomech*. – 2018. – V. 2. – Art. 3615368. – DOI : 10.1155/2018/3615368.
154. Sobinov, A. R. The neural mechanisms of manual dexterity / A. R. Sobinov, S. J. Bensmaia // *Nat Rev Neurosci*. – 2021. – V. 22. – № 12. – P. 741-757. – DOI : 10.1038/s41583-021-00528-7.
155. Spencer, J. P. A multimuscle state analysis of adult motor learning / J. P. Spencer, E. Thelen // *Exp Brain Res*. – 1999. – V. 128. – № 4. – P. 505-516. – DOI : 10.1007/s002210050873.
156. Suzuki, M. Reciprocal changes in input-output curves of motor evoked potentials while learning motor skills / M. Suzuki, H. Kirimoto, H. Onishi, S. Yamada, H. Tamaki, A. Maruyama, J. Yamamoto // *Brain Research*. – 2012. – V. 1473. – P. 114-123. – ISSN 0006-8993. – DOI : 10.1016/j.brainres.2012.07.043.
157. Suzuki, T. Excitability changes in primary motor cortex just prior to voluntary muscle relaxation / T. Suzuki, K. Sugawara, M. Takagi, T. Higashi // *J. Neurophysiol*. – 2015. – V. 113. – № 1. – P. 110-115. – DOI : 10.1152/jn.00489.2014.
158. Suzuki, T. Time Course of Corticospinal Excitability and Intracortical Inhibition Just before Muscle Relaxation / T. Suzuki, K. Sugawara, K. Ogahara, T. Higashi // *Front. Hum. Neurosci*. – 2016. – V. 10. – Art. 1. – DOI : 10.3389/fnhum.2016.00001.
159. Tanaka, H. The effects of imaginary voluntary muscle contraction and relaxation on cerebellar brain inhibition / H. Tanaka, A. Matsugi and Y. Okada // *Neurosci.Res*. – 2018. – V. 133. – P. 15-20. – DOI : 10.1016/j.neures. 2017.11.004.

160. Terada, K. Movement-related cortical potentials associated with voluntary relaxation / K. Terada, A. Ikeda, T. Nagamine, H. Shibasaki // *Electroencephalogr Clin. Neurophysiol.* – 1995. – V. 95. – № 5. – P. 333-345. – DOI : 10.1016/0013-4694(95)00098-j.

161. Terada, K. Movement-related cortical potentials associated with voluntary relaxation of foot muscles / K. Terada, A. Ikeda, S. Yazawa, T. Nagamine, H. Shibasaki // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – № 3 – P. 397-403. – DOI : 10.1016/s1388-2457(98)00017-0.

162. Thoroughman, K. A. Electromyographic correlates of learning an internal model of reaching movements / K. A. Thoroughman, R. Shadmehr // *J Neurosci.* – 1999. – V. 19. – № 19. – P. 8573-8588. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.19-19-08573.1999.

163. Toma, K. Activities of the primary and supplementary motor areas increase in preparation and execution of voluntary muscle relaxation : An event-related fMRI study / K. Toma, M. Honda, H. Hanakawa, T. Okada, H. Fukuyama, A. Ikeda, S. Nishizawa, J. Konishi, H. Shibasaki // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – № 9. – P. 3527-3534. – DOI : 10.1523/JNEUROSCI.19-09-03527.1999.

164. Tseng, Y. T. Upper limb proprioception and fine motor function in young pianists / Y. T. Tseng, F. C. Chen, C. L Tsai, J. Konczak // *Hum Mov Sci.* – 2021. – V. 75. – Art. 102748. – DOI : 10.1016/j.humov.2020.102748. – PMID : 33360200.

165. Valero-Cuevas, F.J. On neuromechanical approaches for the study of biological and robotic grasp and manipulation / F. J. Valero-Cuevas, M. Santello // *J NeuroEngineering Rehabil.* – 2017. – V. 14. – № 1. – P. 101. – DOI : 10.1186/s12984-017-0305-3.

166. Wannier, T. M. J. Contrasting properties of monkey somatosensory and motor cortex neurons activated during the control of force in precision grip / T. M. J. Wannier, M. A. Maier, M. C. Hepp-Reymond // *J. Neurophysiol.* – 1991. – V. 65. – № 3. – P. 572-589. – DOI : 10.1152/jn.1991.65.3.572.

167. Watson, A. H. What can studying musicians tell us about motor control of the hand? / A. H. Watson // *J. Anat.* – 2006. – V. 208. – № 4. – P. 527-542. – DOI : 10.1111/j.1469-7580.2006.00545.x
168. Whitwam, J. G. Classification of peripheral nerve fibres / J. G. Whitwam // *Anaesthesia.* – 1976. – V. 31. – № 4. – P. 494-503. – DOI : 10.1111/j.1365-2044.1976.tb12354.x
169. Williams, A. M. Effective practice and instruction: A skill acquisition framework for excellence / A. M. Williams, N. J. Hodges // *J Sports Sci.* – 2023. – V. 41. – № 9. – P. 833-849. – DOI : 10.1080/02640414.2023.2240630. – PMID : 37603709.
170. Winter, L. The Effectiveness of Proprioceptive Training for Improving Motor Performance and Motor Dysfunction : A Systematic Review / L. Winter, Q. Huang, J. V. L. Sertic, J. Konczak // *Front Rehabil Sci.* – 2022. – V. 8. – № 3. – Art. 830166. – DOI : 10.3389/fre.2022.830166. – PMID : 36188962; PMCID : PMC9397687.
171. Wolpert, D. M. Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe / D. M. Wolpert, S. J. Goodbody, M. Husain // *Nat. Neurosci.* – 1998. – V. 1. – № 6. – P. 529-533. – DOI : 10.1038/2245.
172. Wolpert, D. M. Multiple paired forward and inverse models for motor control / D. M. Wolpert, M. Kawato // *Neural Networks.* – 1998. – V. 11. – № 7-8. – P. 1317-1329. – DOI : 10.1016/s0893-6080(98)00066-5.
173. Wong, J. Can proprioceptive training improve motor learning? / J. Wong, D. A. Kistemaker, A. Chin, P. L. Gribble // *J Neurophysiol.* – 2012. – V. 108. – № 12. – P. 3313-3321. – DOI : 10.1152/jn.00122.2012.
174. Wong, J. Limb stiffness is modulated with spatial accuracy requirements during movement in the absence of destabilizing forces / J. Wong, E. T. Wilson, N. Malfait, P. L. Gribble // *Journal of Neurophysiology.* – 2009. – V. 101. – № 3. – P. 1542-1549. – DOI : 10.1152/jn.91188.2008.
175. Wong, J. The influence of visual perturbations on the neural control of limb stiffness / J. Wong, E. T. Wilson, N. Malfait, P. L. Gribble // *J Neurophysiol.* –

2009. – V. 101. – № 1. – P. 246-57. – DOI : 10.1152/jn.90371.2008. – PMID : 18667545; PMCID : PMC2637017.

176. Yarrow, K. Inside the brain of an elite athlete: the neural processes that support high achievement in sports / K. Yarrow, P. Brown, J. W. Krakauer // *Nature Reviews Neuroscience*. – 2009. – V. 10. – № 8. – P. 585-596. – DOI : 10.1038/nrn2672.

177. Yılmaz, O. Effects of proprioceptive training on sports performance: a systematic review / O. Yılmaz, Y. Soylu, N. Erkmén, T. Kaplan, L. Batalik // *BMC Sports Sci Med Rehabil*. – 2024. – V. 16. – № 1. – Art. 149. – DOI : 10.1186/s13102-024-00936-z. – PMID : 38965588; PMCID : PMC11225257.

178. Zatsiorsky, V. M. Multifinger prehension: an overview / V. M. Zatsiorsky, M. L. Latash // *J Mot Behav*. – 2008. – V. 40. – № 5. – P. 446-476. – DOI : 10.3200/JMBR.40.5.446-476.

179. Zimny, M. L. Neuroreceptors in the tissues of the knee joint / M. L. Zimny, C. S. Wink // *J Electromyogr Kinesiol*. – 1991. – V. 1. – № 3. – P. 148-157. – DOI : 10.1016/1050-6411(91)90031-Y.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Ивлева, Е. С. Влияние тренировки способности к расслаблению мышц на эффективность формирования нового двигательного навыка / Е. С. Ивлева, Р. Х. Люкманов, А. М. Котов-Смоленский, А. А. Мельников // Новые подходы к изучению проблем физиологии экстремальных состояний : материалы X Всероссийской с международным участием школы-конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности, посвященной памяти Инесы Бенедиктовны Козловской и приуроченной к году науки и технологий, Москва, 28 июня – 01 июля 2021 года. – Москва : Институт медико-биологических проблем РАН, 2021. – С. 38. – EDN MCXRNO.
2. Иконникова, Е. С. Эффекты тренировки дискретного расслабления и тонко-координационной тренировки мышц предплечья на скоординированность и плавность мануального навыка / Е. С. Иконникова, А. А. Мельников, Р. Х. Люкманов // Физическая культура, спорт, олимпизм: проблемы и перспективы : Сборник статей II открытой научно-практической конференции, посвященной 10-летию XXII Олимпийских зимних игр и XI Паралимпийских зимних игр 2014 года в г. Сочи, 100-летию Великолукского уездного комитета по физической культуре, Великие Луки, 21 марта 2024 года. – Великие Луки : Великолукская государственная академия физической культуры и спорта, 2024. – С. 66-72. – EDN UJALEH.
3. Иконникова, Е. С. Биомеханическая характеристика нового манипулятивного действия кистью руки / Е. С. Иконникова, А. А. Мельников // Motor control 2022: Сборник тезисов IX Российской с международным участием конференции по управлению движением, посвященной 95-летию со дня рождения И.Б. Козловской (Казань, 2-4 июня, 2022 г.) / под общ. ред. Т. В. Балтиной, Е. С. Томиловской. – Казань : Изд-во «Бриг», 2022. – С. 134 (<https://elibrary.ru/item.asp?id=49390074>).
4. Иконникова, Е. С. Влияние двигательного обучения в сочетании с тренировкой дискретного расслабления на биоэлектрическую активность мышц во время тонко-координационного мануального навыка / Е. С. Иконникова,

А. А. Мельников, П. Д. Бобров, Р. Х. Люкманов, Н. А. Супонева // Физиология человека. – 2026. – Т. 52. – № 3 (Статья ВАК. Scopus).

5. Иконникова, Е. С. Влияние тренировки дискретного расслабления мышц руки и тонко-координационной тренировки на проприоцептивный контроль / Е. С. Иконникова, А. А. Мельников, Р. Х. Люкманов, А. С. Клочков, Н. А. Супонева // Физиология человека. – 2024. – Т. 50. – № 3. – С. 41-55. – DOI : 10.31857/S0131164624030047. – EDN BUTEZK (Статья ВАК, Scopus).

6. Иконникова, Е. С. Влияние тренировки дискретного расслабления мышц предплечья на эффективность формирования мануального навыка / Е. С. Иконникова, П. Д. Бобров, А. А. Мельников, В. Г. Васенина // Современные вопросы биомедицины. – 2024. – Т. 8. – № 2(28). – DOI : 10.24412/2588-0500-2024_08_02_9. – EDN SDKDMK (Статья ВАК).

7. Иконникова, Е.С. Влияние координационной и дифференцированной силовой тренировки пронаторов и супинаторов предплечья на их проприоцептивную чувствительность / Е. С. Иконникова, Р. Х. Люкманов, А. А. Мельников // Сборник тезисов XXIV съезда физиологического общества им. И.П. Павлова, Санкт-Петербург, 11-15 сентября 2023 года. – Санкт-Петербург : ООО «Издательство ВВМ», 2023. – С. 459-460 (<https://elibrary.ru/gkdelb>).

8. Иконникова, Е.С. Влияние произвольного мышечного расслабления на эффективность обучения новым двигательным навыкам / Е. С. Иконникова, Р. Х. Люкманов, А. А. Мельников // Сборник тезисов 13-го Международного междисциплинарного конгресса «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, 2022 год.

9. Мельников, А. А. Проприоцептивная способность как важный компонент подготовленности спортсменов / А. А. Мельников, Е. С. Иконникова // Проблемы современной морфологии человека : материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 95-летию кафедры анатомии ГЦОЛИФК и 90-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РФ, члена-корреспондента РАМН, профессора Б.А. Никитюка, 28-29 сентября 2023 г. (РУС «ГЦОЛИФК») / Под общ. ред.

Т. Г. Гричановой, К. Н. Наумовой. – М., 2024. – С. 29-33 (https://gtsolifk.ru/nauka/nauchnie_meropriyatiya/2023_g/sborniki_trudov/file/anatomiya_ilovepdf_merged.pdf).

10. Мельников, А. А. Проприоцептивный контроль мышц верхней конечности у спортсменов-самбистов / А. А. Мельников, Е. С. Иконникова, Р. Х. Люкманов, Н. А. Супонева // Журнал медико-биологических исследований. – 2024. – Т. 12. – № 3. – С. 329-337. – DOI : 10.37482/2687-1491-Z203. – EDN JKZLEV (Статья ВАК).

11. Мельников, А. А. Точность воспроизведения усилий во время сокращения и расслабления мышц предплечья у спортсменов-борцов / А. А. Мельников, Е. С. Иконникова // Физическая культура и спорт. Олимпийское образование : Материалы международной научно-практической конференции, Краснодар, 12-13 октября 2023 года. – Краснодар : Издательство «Экоинвест», 2023. – С. 261-264. – EDN LAMOYK.

12. Мельников, А. А. Эффект тренировки силового расслабления на формирование тонко-координационного манипулятивного навыка / А. А. Мельников, Е. С. Иконникова, Р. Х. Люкманов // Безопасный спорт-2024 : Материалы XI Международного конгресса, Санкт-Петербург, 30-31 мая 2024 года. – Санкт-Петербург : Северо-Западный государственный медицинский университет им. И. И. Мечникова, 2024. – С. 397-402. – EDN CAXXGJ.

13. Ivleva, E. S. Influence of arbitrary muscle relaxation on the effectiveness of motor skill training / E. S. Ivleva, R. H. Lukmanov, A. A. Melnikov // Proceedings of XV Annual International Conference for Students and Young Researchers «Modern University Sport Science» : Publication of scientific abstracts, Moscow, 31 марта – 02 апреля 2021 года. – Moscow : Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный университет физической культуры, спорта, молодежи и туризма (ГЦОЛИФК)», 2021. – Р. 91-93 (<https://elibrary.ru/item.asp?id=46386150>).

Приложение 1. Акт внедрения результатов диссертации в РУС «ГЦОЛИФК»

АКТ ВНЕДРЕНИЯ

результатов диссертационного исследования аспиранта РУС «ГЦОЛИФК» Иконниковой Екатерины Сергеевны по теме: «Влияние координационной тренировки и курса дискретного расслабления мышц предплечья на сенсомоторные характеристики и эффективность формирования мануального навыка»

Настоящий акт составлен о том, что в период с 18.05.2026 года по 22.06.2026 года были внедрены результаты диссертационного исследования по теме диссертации «Влияние координационной тренировки и курса дискретного расслабления мышц предплечья на сенсомоторные характеристики и эффективность формирования мануального навыка» по научной специальности 1.5.5. «Физиология человека и животных» биологические науки, выполненного на кафедре физиологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Российский университет спорта «ГЦОЛИФК».

№ п/п	Ф.И.О. автора внедрения	Наименование предложения и его краткая характеристика	Эффект от внедрения
1	Аспирант Иконникова Е. С. Научный руководитель Мельников А.А.	Результаты и выводы диссертации об эффективности специфической координационной тренировки, программы тренировки дискретного расслабления мышц предплечья и их совместного применения на: 1. эффективность формируемого мануального навыка, 2. пространственную и силовую проприоцептивные способности верхней конечности 3. на биоэлектрическую активность мышц руки при выполнении формируемого мануального навыка.	1. Совершенствование процесса преподавания курса лекций и практических занятий в: • дисциплины «Физиология человека» и «Спортивная физиология» по направлению подготовки 49.03.04 "Спорт"; • дисциплине «Физиологические механизмы управления движением» в магистратуре по направлению подготовки 49.04.01 "Физическая культура", профилю "Медико-биологические проблемы адаптации организма человека к физическим нагрузкам", • дисциплины «Актуальные проблемы медико-биологических исследований в спорте» и «Физиология человека и животных» в аспирантуре по научной специальности 1.5.5 Физиология человека и животных в содержание.

Научный руководитель

 Мельников А.А.
« 15 » 05 2026г.

Соискатель ученой степени

 Иконникова Е.С.
« 15 » 05 2026г.

Заведующий кафедрой Физиологии

 Мельников А.А.
М.П. « 15 » 05 2026 г.

Начальник

 Гаврилова И.Т.
« 15 » 05 2026 г.
Дополнительный № 56





Приложение 2. Акт внедрения результатов диссертации в ФГБОУ ВО СГМУ

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«СЕВЕРНЫЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
МЕДИЦИНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Министерства здравоохранения Российской Федерации
(ФГБОУ ВО СГМУ (г. Архангельск) Минздрава России)
пр. Троицкий, 51, г. Архангельск, 163000
Тел.: (8182) 285791
Факс: (8182) 286595
E-mail: info@sgmu.ru
ОКПО 01962988, ОГРН 1022900529431
ИНН/КПП 2901047671/290101001

«18» 05 2026 г. № 35.19/2054

на № _____ от «___» _____ 20__ г.

«УТВЕРЖДАЮ»
Проректор по учебной работе
доктор медицинских наук, доцент

И.А. Турабов



Акт внедрения

Материалы диссертационной работы на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.5. «Физиология человека и животных» Иконниковой Екатерины Сергеевны на тему «Влияние координационной тренировки и курса дискретного расслабления мышц предплечья на сенсомоторные характеристики и эффективность формирования мануального навыка» используются в учебном процессе на кафедре нормальной физиологии в рамках проведения занятий с обучающимися по специальности 49.03.02 «Физическая культура для лиц с отклонениями в состоянии здоровья (адаптивная физическая культура)» на II курсе.

Зав. кафедрой нормальной физиологии,
д.м.н., доцент

Г.Н. Кострова

Учебный доцент кафедры нормальной
физиологии, к.м.н., доцент

Т.В. Цыганок

Приложение 3. Акт внедрения результатов диссертации в ФГБНУ РЦНН

«УТВЕРЖДАЮ»

Директор Института
нейрореабилитации и

восстановительных

технологий ФГБНУ РЦНН,

член-корр. РАН

Н.А. СУПОНЕВА



АКТ

о внедрении результатов кандидатской диссертационной работы Иконниковой Екатерины Сергеевны

Материалы диссертационной работы на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.5. «Физиология человека и животных» на тему «Влияние координационной тренировки и курса дискретного расслабления мышц предплечья на сенсомоторные характеристики и эффективность формирования мануального навыка», применяются при проведении научных исследований в лаборатории анализа движений Института нейрореабилитации и восстановительных технологий в ФГБНУ РЦНН.

Настоящим актом подтверждается, что результаты диссертационного исследования Иконниковой Е.С., а именно: данные, полученные при анализе электромиографической (ЭМГ) активности верхних конечностей у здоровых добровольцев (включая амплитудно-частотные характеристики и временные параметры мышечного сокращения); методические подходы к интерпретации ЭМГ-паттернов для идентификации синергий в руке; разработанные тесты для оценки силовой и пространственной проприорецепции (кинестетической чувствительности и чувства положения конечности), адаптированные для пациентов с нарушениями чувствительности различного генеза, внедрены и используются в работе лаборатории анализа движения в следующих целях:

- 1) **расширение диагностической базы лаборатории.** Полученные нормативные ЭМГ-данные здоровых лиц применяются в качестве референсных значений при сравнении

с показателями постинсультных пациентов, что позволяет объективизировать наличие и степень выраженности патологических мышечных синергий в верхней конечности;

- 2) **диагностика постинсультных пациентов.** На основе предложенных ЭМГ-критериев проводится дифференциальная диагностика спастичности, синкинезий и истинных патологических синергий, что повышает точность оценки двигательного дефицита и способствует выбору оптимальной тактики реабилитации;
- 3) **выявление патологических синергий в руке.** Использование разработанных протоколов регистрации ЭМГ при выполнении целенаправленных движений (сгибание/разгибание, пронация/супинация, отведение/приведение) позволяет количественно оценить патологическую коактивацию мышц-агонистов и антагонистов;
- 4) **тесты для определения нарушений чувствительности.** Внедренные тесты на силовую проприорецепцию (воспроизведение заданного усилия изометрического сокращения) и пространственную проприорецепцию (воспроизведение положения сустава без контроля зрения) используются для оценки состояния афферентных систем у пациентов с сенсорными расстройствами (в т.ч. после инсульта, травм периферических нервов, соматосенсорных дисфункций).

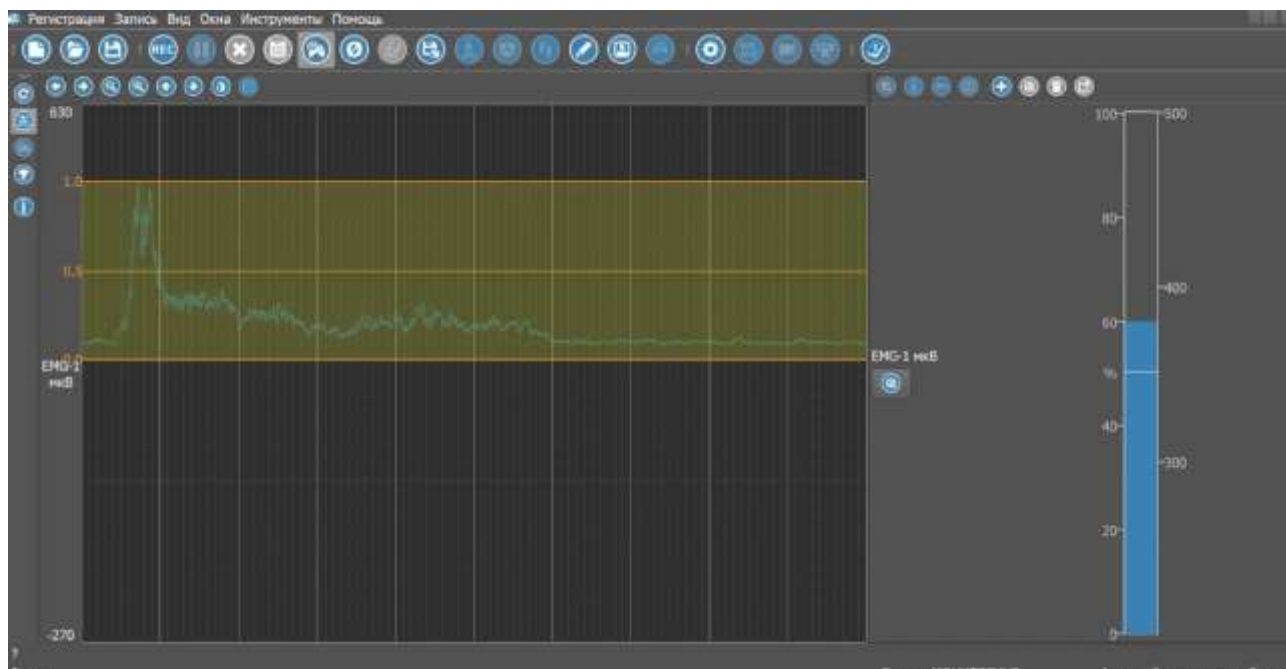
Разработанные методы и нормативные данные органично дополняют существующий диагностический арсенал лаборатории, позволяя перейти от качественного описания нарушений к количественному нейрофизиологическому и биомеханическому анализу. Это повышает воспроизводимость результатов, чувствительность диагностики к ранним изменениям и объективность оценки эффективности проводимой терапии и реабилитации.

Директор Института нейрореабилитации
и восстановительных технологий
ФГБНУ РЦНН, член-корр. РАН, д.м.н.,
профессор

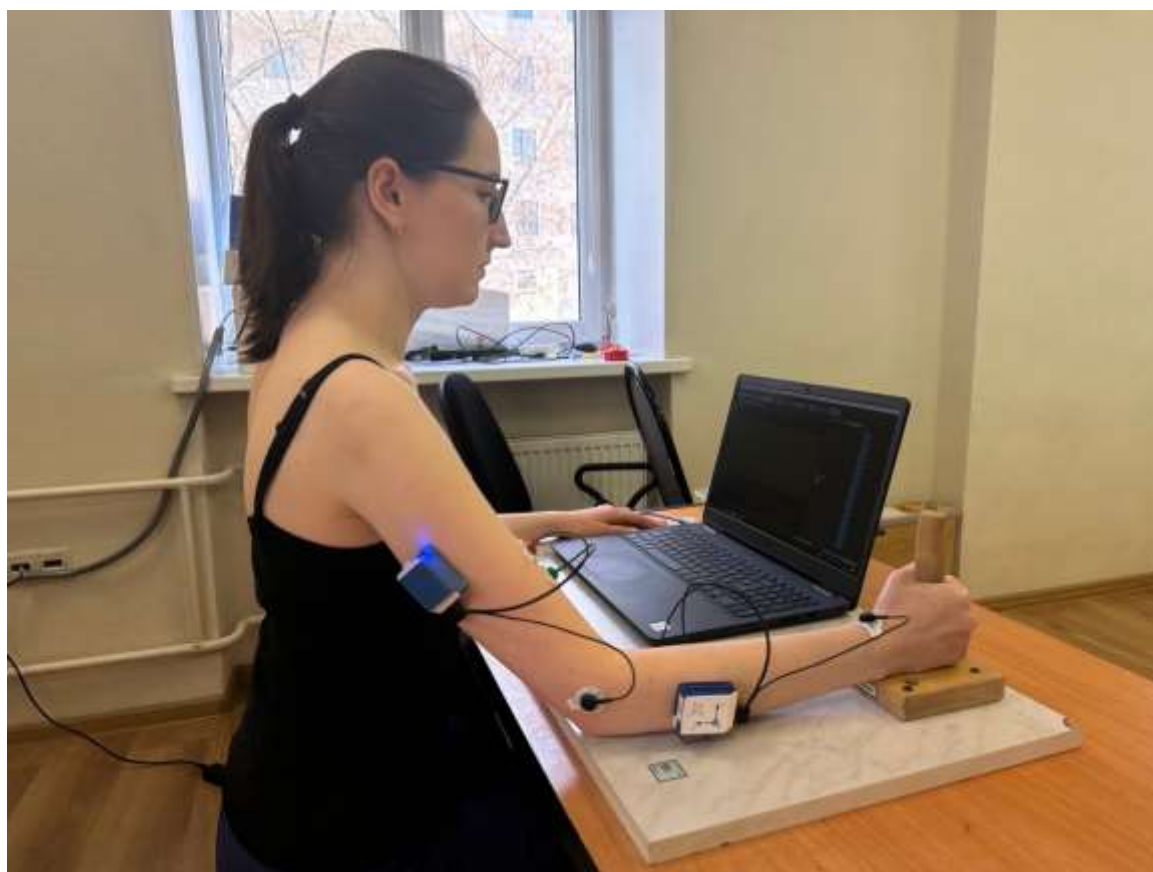


Н.А. Супонева

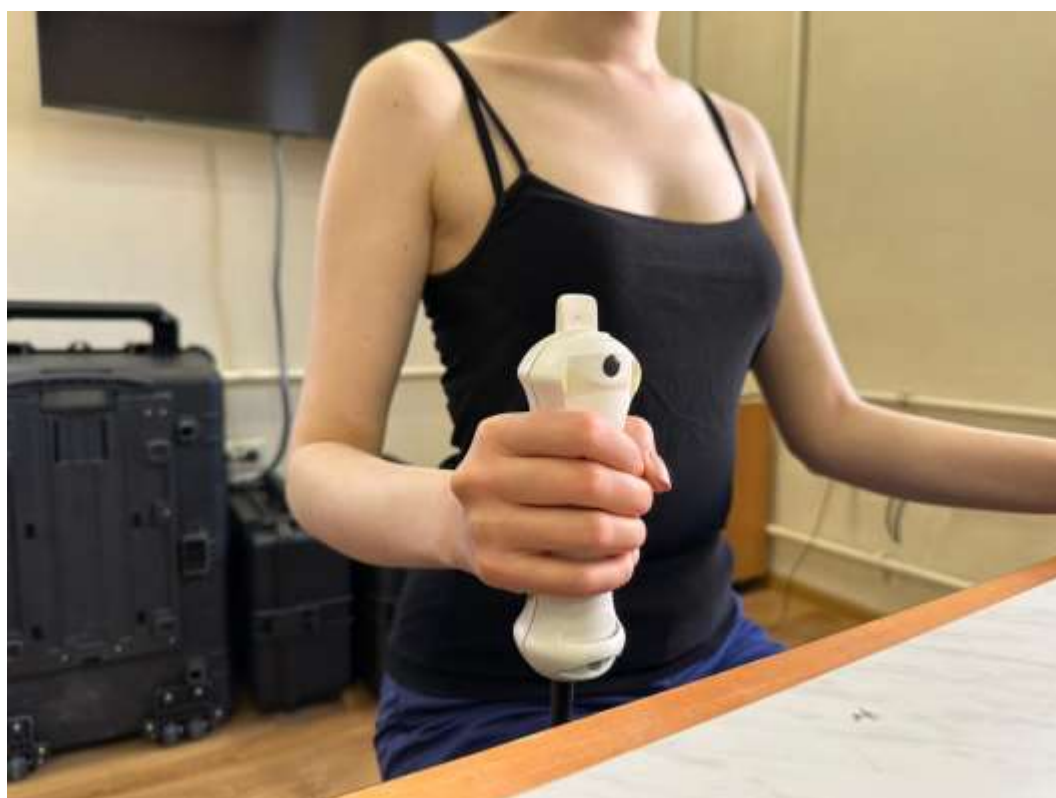
Приложение 4. Фото экрана с АПК «Траст-М» с тестом на дискретное расслабление по ЭМГ



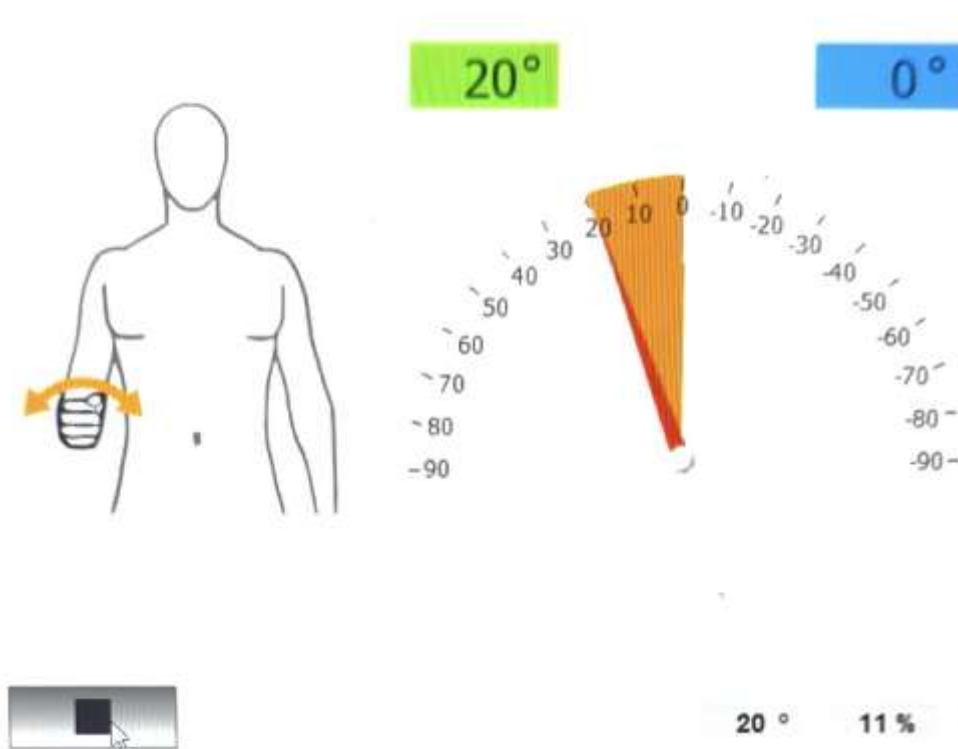
Приложение 5. Тест на силовую проприоцепцию, а также тренировка дискретного расслабления с помощью неподвижного джойстика



Приложение 6. Джойстик Pablo для оценки пространственной проприоцепции



Приложение 7. Запись с экрана при прохождении теста на пространственную проприоцепцию с помощью джойстика Pablo



Приложение 8. Объяснение теста на пространственную проприоцепцию участнику исследования



Приложение 9. Прохождение лабиринта

