

УДК 612.8

## ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕРЕКРЕСТНЫХ ВЛИЯНИЙ ВО ВРЕМЯ УПРЕЖДАЮЩИХ ИЗМЕНЕНИЙ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

© 2019 г. О. В. Казенников<sup>1</sup>, \*, Т. Б. Киреева<sup>1</sup>, В. Ю. Шлыков<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ФГБУН Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва, Россия

\*E-mail: kazen@iitp.ru

Поступила в редакцию 28.02.2019 г.

После доработки 28.03.2019 г.

Принята к публикации 04.04.2019 г.

Исследовали влияние упреждающих и рефлекторных изменений силы сжатия правой руки при ловле падающего груза на силу сжатия, развиваемую большим и указательным пальцами левой руки. Двигательная задача для правой руки во всех вариантах эксперимента была одинаковой: нужно было большим и указательным пальцами удержать чашу, в которую падал груз. Для левой руки задачи были разными. В первом варианте эксперимента пальцами левой руки испытуемый касался датчика силы, создавая небольшую силу сжатия. Во втором варианте сила сжатия должна была быть достаточной, чтобы удерживать предмет массой 200 г. В третьем варианте эксперимента испытуемый должен был медленно синхронно увеличивать силу сжатия пальцами левой и правой руки. При удержании чаши, в которую ударяется падающий груз, наблюдалось непроизвольное увеличение силы сжатия пальцами правой руки, которое зависело от наличия зрительной информации о его падении, но не зависело от вариантов выполнения двигательной задачи. При закрытых глазах во всех условиях эксперимента сила сжатия увеличивалась как реакция на удар. При открытых глазах во всех условиях эксперимента упреждающее увеличение силы сжатия в правой руке возникало за 200–300 мс до удара. В левой руке сила сжатия изменялась по-разному в разных условиях. В первом и втором варианте эксперимента сила сжатия в левой руке не изменялась, несмотря на изменения силы сжатия в правой руке, определяемые падением груза. При скоординированном медленном увеличении силы сжатия в обеих руках в левой руке, на которую не было воздействия, наблюдалось увеличение силы сжатия перед ударом падающего груза и во время реакции на удар, так же как и в правой руке. Таким образом, общая двигательная задача для обеих рук приводила к тому, что изменения силы сжатия проявлялись как в правой, так и в левой руке не только при реакции на внешнее воздействие, но и во время подготовки к нему. Можно предположить, что при планировании движения организация перекрестного взаимодействия происходит на супраспинальном уровне, вероятно, на уровне взаимодействия моторной коры левого и правого полушария.

**Ключевые слова:** перекрестные влияния, сила сжатия, упреждающая позная настройка, ловля груза, первичная моторная кора.

**DOI:** 10.1134/S0131164619060067

Координация движений конечностей с левой и правой стороны тела может осуществляться на разных уровнях. Еще Шеррингтон описал перекрестный рефлекс, когда односторонняя стимуляция периферических нервов вызывала ответы на контралатеральной стороне из-за взаимодействия нейронов на разных сторонах спинного мозга [1]. По-видимому, двусторонняя координация нейронной активности является важной частью работы системы поддержания позы и локомоции. Произвольные движения рук и пальцев в основном выполняются из контралатеральной коры головного мозга. Вместе с тем наблюдается изменение активности в ипсилатеральной коре головного мозга [2]. Таким образом, билатеральное взаимодействие нейронов также может про-

исходить на уровне коры головного мозга. При этом неизвестно, в какой степени изменение активности на ипсилатеральной стороне коры связано с планированием и выполнением движения, а в какой является сенсорным отражением движения. В данной работе изучали силу сжатия, развиваемую большим и указательным пальцами левой и правой рук, во время удержания предмета при одностороннем внешнем воздействии. Известно, что при ожидании внешнего воздействия на удерживаемый предмет сила сжатия увеличивается до воздействия для предотвращения выскальзывания предмета [3]. Если сохранение равновесия предмета обеспечивается двумя руками, увеличение активности мышц перед воздействием наблюдается в обеих руках [4]. Известно, что

реакция на одностороннее внешнее воздействие при выполнении бимануального движения проявляется по-разному в зависимости от степени координации движений рук [5, 6]. В частности, если обе руки управляют положением одного предмета, то внешнее воздействие на одну руку приводит к быстрой реакции в контралатеральной руке, на которую воздействия не было. Если разные руки контролируют не связанные между собой предметы, то быстрая коррекция наблюдается только в руке, испытывающей воздействие. Быстрая реакция в руке, не подверженной внешнему воздействию, может быть связана как с облегчением перекрестных афферентных обратных связей на локальном уровне, так и с взаимодействием моторных центров на высоком уровне.

В данной работе исследовали изменение силы сжатия пальцами левой и правой руки при удержании двух разных предметов, при одностороннем внешнем воздействии на предмет, удерживаемый в правой руке. Внешнее воздействие представляло собой удар груза, падающего в чашу, удерживаемую правой рукой [7]. Если испытуемый видел падение груза, то пальцы правой руки, удерживающие чашу, увеличивали силу сжатия как перед ударом падающего предмета, так и во время реакции на удар [3, 7]. В данной работе влияние ожидаемого одностороннего воздействия изучали в условиях, когда координация усилия левой и правой руки были скоординированы в разной степени. Изменение силы сжатия, производимого пальцами левой руки, исследовали в условиях, когда изменение силы сжатия пальцами левой и правой руки не были связаны друг с другом, и в условиях, когда пальцы правой и левой руки медленно синхронно увеличивали силу сжатия. Предполагалось, что выполнение общей для обеих рук двигательной задачи может повлиять на появление изменений силы сжатия, вырабатываемой пальцами левой руки, не только при реакции на воздействие падающего груза, но и во время подготовки к удару. Обсуждаются механизмы перекрестных влияний при взаимодействии рук во время одностороннего внешнего воздействия.

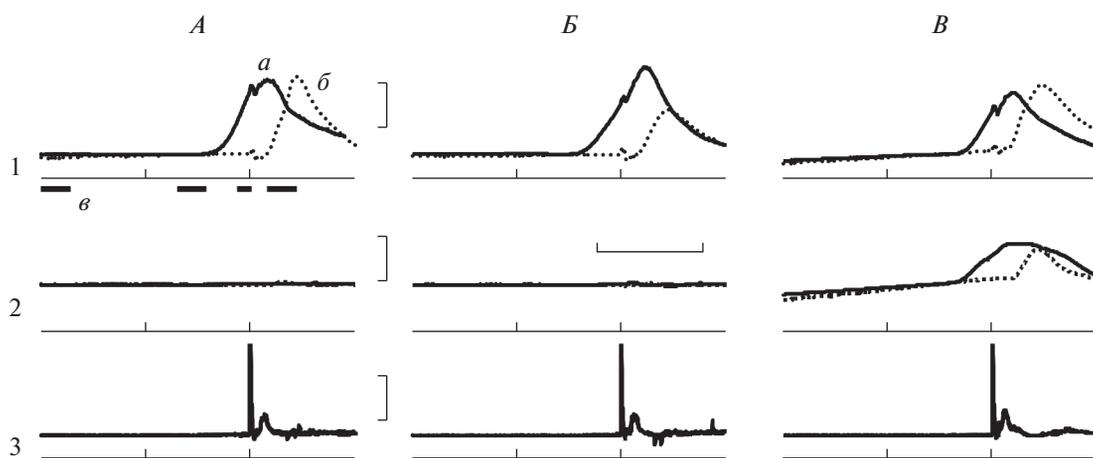
## МЕТОДИКА

В исследовании принимали участие 10 практически здоровых испытуемых. Во время эксперимента испытуемый сидел в кресле. Его правое предплечье располагалось горизонтально на удобной подставке, плечо располагалось вертикально, а угол в локтевом суставе составлял примерно 90 град. Большим и указательным пальцами правой руки он удерживал жесткую металлическую скобу, соединенную гибким тросиком с коромыслом длиной 60 см, которое могло свободно вращаться вокруг оси, расположенной в

центре (схему эксперимента см. в [7]). В скобу были встроены тензометрические датчики, позволяющие измерять силу сжатия, производимую пальцами правой руки, и вертикальную силу, действующую на скобу. Расстояние между пальцами составляло 40 мм. С помощью противовеса коромысло было уравновешено так, что для его удержания в горизонтальном положении требовалось минимальное усилие (порядка 1 Н). На коромысле установили чашку, дно которой было покрыто пластилином. Над ней на высоте 70 см электромагнитом удерживался груз цилиндрической формы (диаметр — 1.8 см, высота — 5 см), который после размыкания цепи электромагнита падал в чашку.

Пальцами левой руки, которая располагалась на удобной подставке, испытуемый держал датчик силы, измеряющий силу сжатия пальцев левой руки. Исследование проводили в трех разных вариантах для левой руки: вариант 1 — пальцы левой руки касались лежащего на столе датчика с минимальной силой; вариант 2 — испытуемый пальцами левой руки удерживал датчик с присоединенным к нему грузом весом 2 Н. В обоих условиях в правой руке испытуемый удерживал датчик, соединенный с чашей, в которую падал груз. В варианте 3 — испытуемый синхронно в течение 5–8 с увеличивал силу сжатия в обеих руках от минимальной (около 0.5 Н) до 6–8 Н. Для тренировки испытуемые отслеживали на экране компьютера изменение силы сжатия несколько раз. После этого они без труда могли выполнять необходимое увеличение силы сжатия без отслеживания на мониторе как с открытыми, так и с закрытыми глазами. При этом в разные моменты медленного увеличения силы сжатия в чашу, удерживаемую правой рукой, падал груз, что сопровождалось произвольным изменением силы сжатия правой руки. Во всех вариантах эксперименты проводили с открытыми и закрытыми глазами.

В качестве параметров, описывающих выполнение двигательной задачи, выбрали средние значения силы сжатия в четырех разных интервалах до и после удара падающего груза. За нулевое значение времени был выбран момент удара падающего груза. На рис. 1, А показаны интервалы, на которых усредняли силу сжатия, до и после удара падающего груза. Первый интервал выбрали для измерения стационарного уровня силы сжатия до начала падения груза, силу сжатия усредняли на интервале –500...–400 мс до удара (ФОН1). Второй интервал соответствовал интервалу времени до начала возможного упреждающего увеличения силы сжатия в пробах, когда испытуемый видел падение груза. Значение силы сжатия перед упреждающим увеличением высчитывали на интервале –300...–200 (ФОН2). Среднее значение силы на интервале перед ударом па-



**Рис. 1.** Изменения силы сжатия правой (1) и левой (2) руки во время внешнего воздействия (удара падающего груза) на чашу, удерживаемую правой рукой (3).

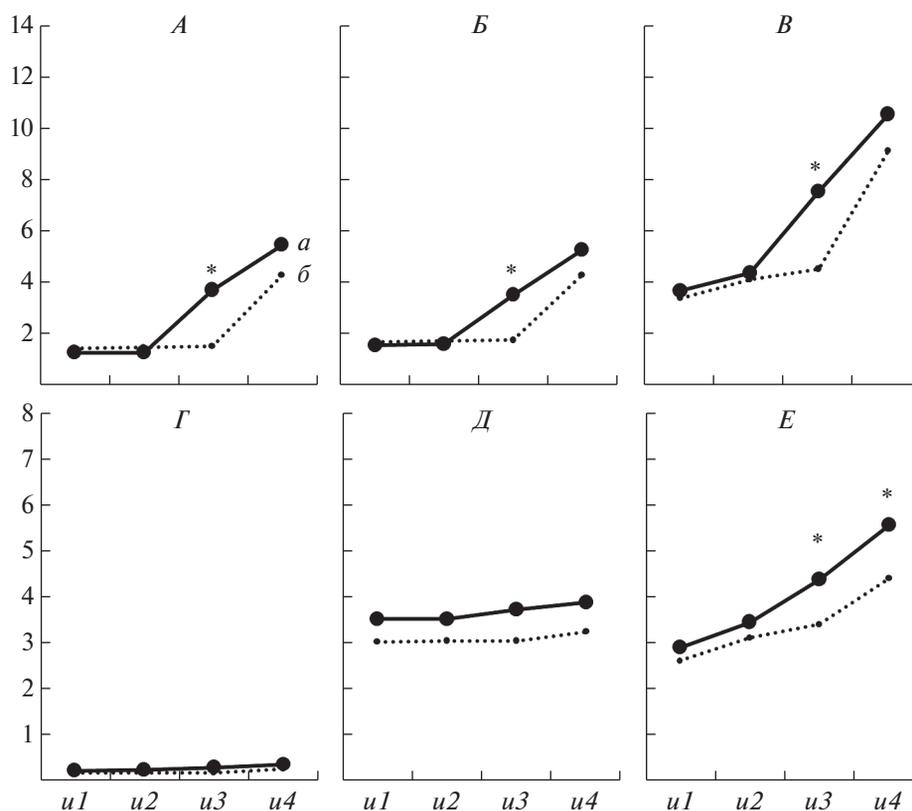
Во всех трех вариантах эксперимента испытуемый должен был правой рукой удерживать чашу при ударе груза. Сила, развиваемая левой рукой была разной в разных задачах: *A* – левая рука слегка касается датчика силы, *B* – левая рука удерживает груз массой 200 г, *B* – левая и правая рука синхронно медленно увеличивают силу сжатия. Представлены данные усредненные по пробам у одного испытуемого. *a* – результаты, полученные в условиях, когда испытуемый видел падение груза, *b* – в условиях, когда глаза были закрыты, и испытуемый не видел падения груза. *в* – на рис. 1, *A* обозначают интервалы измерения силы сжатия ФОН1, ФОН2, УПРЕЖД и УДАР. Калибровка силы сжатия 4 *H* для силы сжатия правой руки и нагрузки на правую руку, 2 *H* – для силы сжатия левой руки. Метка времени – 500 мс.

дающего груза в пробах со зрительным контролем соответствовал величине упреждающего увеличения силы сжатия. Эту величину упреждающего увеличения силы вычисляли на интервале  $-20...-5$  мс (УПРЕЖД). Реакцию на удар (УДАР) определяли как максимальное значение на интервале 100–300 мс после удара. При закрытых глазах сравнение ФОН1, ФОН2 и УПРЕЖД показывало стабильность поддержания силы сжатия в вариантах 1 и 2. В варианте 3 по значениям этих параметров можно было оценить скорость синхронного увеличения силы сжатия. При открытых глазах УПРЕЖД показывало подготовку к удару падающего груза. В варианте 3 упреждающее увеличение силы и реакция на удар падающего груза накладывались на произвольное увеличение силы сжатия. Сравнение силы сжатия на третьем и четвертом интервалах при наличии и отсутствии зрительного контроля позволяло оценить влияние произвольного увеличения силы сжатия на эти параметры. Поэтому дополнительный анализ проводили для разности между параметрами при зрительном контроле двигательной задачи и без него.

Для анализа изменений силы сжатия для каждой руки и для каждого условия зрительного контроля проводили двухфакторный дисперсионный анализ с первым фактором – сила сжатия в разные моменты двигательной задачи или разность между параметрами со зрительным контролем и без него (ФОН1, ФОН2, УПРЕЖД, УДАР), второй фактор – разные варианты выполнения двигательной задачи (вариант 1, вариант 2, вариант 3).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На рис. 1 показаны изменения силы сжатия левой и правой руки во время удержания стержня с чашей во время падения в нее груза у типичного испытуемого. Для правой руки картина зависела от наличия зрительной обратной связи, но для каждого условия зрительного контроля была сходной во всех условиях выполнения эксперимента. Если при удержании стержня с чашей испытуемый видел падение груза, то увеличение силы сжатия в правой руке начиналось за 100–200 мс до удара. При закрытых глазах увеличение силы сжатия происходило через 60–80 мс после удара. Для левой руки изменение силы сжатия зависело от условий выполнения эксперимента. В варианте 1, когда пальцы левой руки только касались датчика силы, изменения силы сжатия при падении груза не было ни при открытых, ни при закрытых глазах (рис. 1, *A*). Изменения силы сжатия были недостоверны в варианте 2, когда левая рука удерживала груз (рис. 1, *B*). При синхронной линейной модуляции силы сжатия обеими руками при закрытых глазах в левой руке наблюдалось рефлекторное увеличение силы сжатия после удара так же, как и в правой руке. При открытых глазах в левой руке наблюдалось увеличение силы сжатия до удара падающего груза, так же как и в правой руке. Таким образом, выполнение общей двигательной задачи обеими руками привело к тому, что и рефлекторное, и упреждающее изменение силы сжатия, которое обычно наблюдалось только в правой руке, проявлялось также и в левой руке.



**Рис. 2.** Усредненные по группе изменения силы сжатия правой (А–В) и левой (Г–Е) руки в разные моменты падения груза в чашу, удерживаемую правой рукой.

По оси ординат отложена усредненная по всем испытуемым сила сжатия (Н) для интервалов до начала падения груза (*u1* для ФОН1), перед началом увеличения силы сжатия при подготовке к удару (*u2* для ФОН2), в момент удара (*u3* для УПРЕЖД) и во время реакции на удар (*u4* для УДАР) (см. Методику). *a* – результаты, полученные в условиях, когда испытуемый видел падение груза, *б* – в условиях, когда глаза были закрыты, и испытуемый не видел падения груза. \* – достоверные различия между выполнением задачи со зрительным контролем и без него.

На рис. 2 показаны усредненные по группе параметры силы сжатия для левой и правой руки в разных вариантах эксперимента. Для анализа изменений силы сжатия для каждой руки и для каждого условия зрительного контроля был проведен двухфакторный дисперсионный анализ с первым фактором – сила сжатия в разные моменты двигательной задачи (ФОН1, ФОН2, УПРЕЖД, УДАР), второй фактор – разные варианты выполнения двигательной задачи (вариант 1, вариант 2, вариант 3).

Дисперсионный анализ для правой руки при закрытых глазах показал достоверные различия в разных вариантах эксперимента и между силой сжатия в разные моменты двигательной задачи. Также получили данные о том, что факторы анализа достоверно связаны ( $F(6, 48) = 7.71, p < 0.00001$ ). Таким образом, сила сжатия изменялась по-разному в разных условиях. *Post-hoc* анализ выявил, что ФОН1, ФОН2, УПРЕЖД в вариантах 1 и 2 не различались (рис. 2, А, Б) и были меньше, чем УДАР. В варианте 3 средний уровень силы сжатия был больше, чем в вариантах 1

и 2 (рис. 2, В). Это было связано с тем, что в варианте 3 испытуемые следовали инструкции медленно увеличивать силу сжатия. В этом условии эксперимента ФОН1 был меньше, чем ФОН2, который был меньше УПРЕЖД ( $p < 0.05$ , Тьюки тест). Сила сжатия после удара в варианте 3 была больше, чем ФОН1, ФОН2, УПРЕЖД. Кроме того УДАР в варианте 3 был больше, чем в вариантах 1 и 2 ( $p < 0.05$ , Тьюки тест).

При открытых глазах сила сжатия в правой руке увеличивалась не только после удара падающего груза, но и до него. Дисперсионный анализ показал, что изменения силы сжатия правой руки при открытых глазах были разными в разных условиях ( $F(6, 54) = 4.11, p < 0.002$ ). Как и в пробах с закрытыми глазами, средний уровень силы в варианте 3 был больше, чем в вариантах 1 и 2 ( $F(2, 18) = 10.53, p < 0.001$ ). При этом во всех условиях эксперимента упреждающее увеличение силы сжатия перед ударом (УПРЕЖД) и после него (УДАР) была больше чем ФОН1 и ФОН2 (рис. 2, А, Б, В). Сила сжатия правой руки перед ударом падающего груза (УПРЕЖД) и после него

(УДАР) была больше в варианте 3, чем в вариантах 1 и 2 из-за инструкции испытуемому увеличивать силу сжатия в варианте 3. Из-за того, что средняя сила сжатия в варианте 3 была больше, чем в других вариантах эксперимента был проведен дисперсионный анализ разности силы сжатия при выполнении двигательной задачи со зрительным контролем и без него. Первым фактором анализа была разность силы сжатия в разные интервалы. Вторым фактор – условия выполнения задачи. Различия в изменении разности в течение пробы в разных вариантах эксперимента были недостоверны ( $F(6, 48) = 0.99, p > 0.44$ ). Во всех вариантах эксперимента разность силы сжатия была достоверно больше только перед ударом, а в другие моменты двигательной задачи различия не были достоверными (рис. 2,  $A-B, p < 0.05$ , Тьюки тест). Таким образом, в разных условиях эксперимента увеличение силы сжатия в правой руке при подготовке к удару было сходным (табл. 1). Инструкция – медленно увеличивать силу сжатия – не приводила к изменениям в упреждающем увеличении силы сжатия.

Для левой руки сила сжатия в течение пробы не изменялись в вариантах 1 и 2 как с закрытыми глазами, так и без него. В варианте 3 изменения силы сжатия зависели от того, видел испытуемый падение груза или нет. При выполнении двигательной задачи с закрытыми глазами дисперсионный анализ показал, что сила сжатия левой руки изменялась по-разному в разных условиях эксперимента ( $F(6, 54) = 22.11, p < 0.0001$ ). Согласно инструкции, данной испытуемому, сила сжатия была небольшой в варианте 1, по сравнению с вариантами 2 и 3 (рис. 2,  $\Gamma$ ). При этом изменение силы в течение пробы в вариантах 1 и 2 не было достоверным ( $p > 0.05$ , Тьюки тест, рис. 2,  $D, E$ ) ни до удара, ни после него. В варианте 3 сила сжатия до удара постепенно увеличивалась ( $p < 0.05$ , Тьюки тест). ФОН1 был меньше, чем ФОН2, который в свою очередь был меньше УПРЕЖД (рис. 2,  $E, p < 0.05$ , Тьюки тест), сила сжатия после удара также была больше, чем ФОН1, ФОН2, УПРЕЖД ( $p < 0.05$ , Тьюки тест).

При открытых глазах для левой руки сила сжатия также изменялась по-разному в разных условиях эксперимента ( $F(6, 48) = 13.69, p < 0.0001$ ). Сила сжатия в варианте 1 была меньше, чем в вариантах 2 и 3. Различия в средних значениях силы в вариантах 2 и 3 были недостоверны ( $p > 0.05$ , Тьюки тест). В вариантах 1 и 2 изменение силы сжатия в разные моменты выполнения задачи не были достоверными. УПРЕЖД в варианте 2 эксперимента увеличилась на  $0.21 + 0.07$  Н, что не было достоверным по сравнению с ФОН2 ( $p > 0.05$ , Тьюки тест, рис. 2,  $D$ ). В варианте 3 сила сжатия увеличивалась в течение двигательной задачи. ФОН2 был больше ФОН1, а УПРЕЖД увеличилась достоверно по сравнению с ФОН2 ( $p < 0.05$ ,

**Таблица 1.** Разность силы сжатия в разные моменты двигательной задачи ( $H$ ) при ее выполнении в разных условиях со зрительным контролем и без него

Параметры задачи	Правая рука	Левая рука
Вариант 1		
ФОН1	$-0.28 \pm 0.16$	$0.01 \pm 0.06$
ФОН2	$-0.33 \pm 0.19$	$-0.01 \pm 0.06$
УПРЕЖД	$1.69 \pm 0.37^*$	$0.03 \pm 0.07$
УДАР	$0.50 \pm 0.59$	$0.01 \pm 0.08$
Вариант 2		
ФОН1	$0.24 \pm 0.27$	$0.45 \pm 0.21$
ФОН2	$-0.29 \pm 0.27$	$0.45 \pm 0.21$
УПРЕЖД	$1.32 \pm 0.35^*$	$0.63 \pm 0.21$
УДАР	$0.27 \pm 0.77$	$0.58 \pm 0.21$
Вариант 3		
ФОН1	$0.28 \pm 0.33$	$0.28 \pm 0.26$
ФОН2	$0.25 \pm 0.40$	$0.35 \pm 0.36$
УПРЕЖД	$2.99 \pm 0.87^*$	$0.99 \pm 0.41^*$
УДАР	$1.40 \pm 0.62$	$1.17 \pm 0.51^*$

Примечание: \* – достоверные различия ( $p < 0.05$ ).

Тьюки тест). Реакция на удар падающего груза в варианте 3 была больше, чем УПРЕЖД, ФОН2 и ФОН1.

Из-за того, что средняя сила сжатия в варианте 1 была меньше, чем в других вариантах эксперимента был проведен дисперсионный анализ разности силы сжатия левой руки в разных интервалах двигательной задачи со зрительным контролем и без него (первый фактор – силы сжатия в разные интервалы, второй фактор – условия выполнения задачи). Дисперсионный анализ показал, что разность силы сжатия левой руки в разных вариантах отличаются ( $F(6, 48) = 4.81, p < 0.001$ ). Разность в силе сжатия со зрительным контролем и без него в разные моменты выполнения движения не отличались в вариантах 1 и 2 (табл. 1). В варианте 3 эта разность перед ударом падающего груза и во время реакции на удар была больше, чем ФОН1 и ФОН2 ( $p > 0.05$ , Тьюки тест). Таким образом, при выполнении несвязанных двигательных движений внешнее воздействие на правую руку не влияло на силу сжатия левой руки. Выполнение общей двигательной задачи обеими руками привело к тому, что и рефлекторное, и упреждающее изменение силы сжатия, которое обычно наблюдалось только в правой руке, проявлялось также и в левой руке.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При удержании чаши, в которую падает груз, произвольное увеличение силы сжатия пальца-

ми правой руки зависела от наличия зрительной информации о его падении, но не зависела от вариантов выполнения двигательной задачи. При закрытых глазах во всех условиях эксперимента сила сжатия увеличивалась как реакция на удар. При открытых глазах во всех условиях эксперимента машинальное увеличение силы сжатия в правой руке возникало за 200–300 мс до удара. Дополнительная инструкция медленно синхронно увеличивать силу сжатия пальцами левой и правой руки не влияла на автоматическое увеличение силы сжатия в правой руке ни при открытых, ни при закрытых глазах. В левой руке сила сжатия изменялась по-разному в разных условиях. При создании пальцами левой руки силы сжатия, несвязанной с силой сжатия создаваемой пальцами правой руки, изменения силы сжатия в правой руке, определяемые падением груза, не влияли на силу сжатия левой руки. При скоординированном медленном увеличении силы сжатия в обеих руках в левой руке, на которую не было воздействия, наблюдалось увеличение силы сжатия перед ударом падающего груза и во время реакции на удар.

Известно, что при удержании предмета двумя руками реакция на внешнее воздействие проявляется не только в руке, на которую оказывается воздействие, но и в контралатеральной руке, на которую воздействия не было [8, 9]. Латентное время реакции увеличения силы сжатия при внешнем возмущении указывает на то, что эта реакция может быть связана не только с активацией локальных нейронных механизмов, но и с активацией спино-стволовых или спино-кортикальных связей. Соответственно, реакция в руке, не подверженной внешнему воздействию, может проявляться из-за возбуждения афферентными обратными связями перекрестных влияний на разных уровнях нервной системы, в том числе на уровне межкорковых взаимодействий [5]. В нашей работе увеличение силы сжатия в руке, на которую не было воздействия, проявлялось также во время подготовки к удару, когда афферентные сигналы о воздействии еще отсутствовали. Поэтому результаты работы позволяют предположить, что облегчение перекрестных влияний связано с взаимодействием на уровне двигательных центров, определяющих выполнение движения. Такой же вывод был сделан в исследовании управления объектом, общим для обеих рук [5]. Ранее было показано, что упреждающие изменения определяются активностью в первичной моторной коре [10, 11]. Также известно, что подготовка к ожидаемому внешнему воздействию вырабатывается с возрастом по мере развития двигательных навыков у детей. [12]. Полученные в данной работе результаты можно рассматривать как указание на то, что перекрестные взаимодействия левой и правой рукой происходят на уровне

транскаллозальных влияний левой и правой моторной коры при планировании движения [13].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменение силы сжатия предмета большим и указательным пальцами левой и правой руки при одностороннем внешнем воздействии на предмет, удерживаемый в правой руке, зависит от того, насколько связаны двигательные задачи для рук. Если двигательные задачи для правой и левой рук не были скоординированы, то внешнее воздействие на предмет в правой руке не приводило к изменению силы сжатия в левой руке. При этом сила сжатия пальцами правой руки изменялась в зависимости от того, было внешнее воздействие ожидаемым или нет. В проведенном исследовании односторонним внешним воздействием был удар падающего груза о чашу, удерживаемую правой рукой. Если у испытуемого глаза были закрыты, это воздействие было неожиданным. Если испытуемый видел падение груза, то наблюдалась подготовка к удару падающего груза. При ожидаемом внешнем воздействии сила сжатия в правой руке начинала увеличиваться за 200 мс до воздействия, а при неожиданном воздействии только через 60–80 мс после него. Изменений силы сжатия в левой руке не наблюдалось ни в двигательной задаче, когда пальцы левой руки только касались датчика силы, ни при удержании предмета массой 200 г.

Во время медленного синхронного увеличения силы сжатия пальцами левой и правой руки внешнее воздействие на правую руку приводило к изменению силы сжатия не только в правой, но и в левой руке. Если внешнее воздействие было неожиданным, увеличение силы сжатия в правой и левой руке было в ответ на удар падающего груза. Если испытуемый видел падение груза, наблюдалось увеличение силы сжатия как в левой, так и в правой руке не только в ответ на удар, но и перед ним. Таким образом, перекрестные влияния проявлялись не только при реакции на внешнее воздействие, но и во время подготовки к нему. Можно предположить, что при планировании движения организация перекрестных влияний происходит на супраспинальном уровне, вероятно, на уровне взаимодействия моторной коры левого и правого полушария.

**Этические нормы.** Все исследования проведены в соответствии с принципами биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлениях, и одобрены локальным биоэтическим комитетом Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН (Москва).

**Информированное согласие.** Каждый участник исследования представил добровольное пись-

менное информированное согласие, подписанное им после разъяснения ему потенциальных рисков и преимуществ, а также характера предстоящего исследования.

**Финансирование работы.** Исследование частично поддержано грантом РФФИ (№ 18-015-00266).

**Конфликт интересов.** Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Sherrington C.S.* Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing // *J. Physiol.* 1910. V. 40. № 1–2. P. 28.
2. *Diedrichsen J., Wiestler T., Krakauer J.W.* Two distinct ipsilateral cortical representations for individuated finger movements // *Cereb. Cortex.* 2013. № 6. V. 23. P. 1362.
3. *Johansson R.S., Westling G.* Programmed and triggered actions to rapid load changes during precision grip // *Exp. Brain Res.* 1988. V. 71. № 1. P. 72.
4. *White O., Dowling N., Bracewell R.M. et al.* Hand interactions in rapid grip force adjustments are independent of object dynamics // *J. Neurophysiol.* 2008. V. 100. № 5. P. 2738.
5. *Mutha P.K., Sainburg R.L.* Shared bimanual tasks elicit bimanual reflexes during movement. // *J. Neurophysiol.* 2009. V. 102. № 6. P. 3142.
6. *Omrani M., Diedrichsen J., Scott S.H.* Rapid feedback corrections during a bimanual postural task // *J. Neurophysiol.* 2013. V. 109. № 1. P. 147.
7. *Казенников О.В., Лушниц М.И.* Влияние предварительной информации о массе на упреждающую мышечную активность при ловле падающего груза // *Физиология человека.* 2010. Т. 36. № 2. С. 87.
8. *Marsden C.D., Merton P.A., Morton H.B.* Human postural responses // *Brain.* 1981. V. 104. № 3. P. 513.
9. *Ohki Y., Johansson R.S.* Sensorimotor interactions between pairs of fingers in bimanual and unimanual manipulative tasks // *Exp Brain Res.* 1999. V. 127. № 1. P. 43.
10. *Казенников О.В., Лушниц М.И.* Об участии первичной моторной коры в программировании двигательной активности при ловле груза // *Физиология человека.* 2011. Т. 37. № 5. С. 42.
11. *Pruszynski J.A., Omrani M., Scott S.H.* Goal-dependent modulation of fast feedback responses in primary motor cortex // *J. Neurosci.* 2014. V. 34. № 13. P. 4608.
12. *Eliasson A.C., Forssberg H., Ikuta K. et al.* Development of human precision grip. V. anticipatory and triggered grip actions during sudden loading // *Exp. Brain Res.* 1995. V. 106. № 3. P. 425.
13. *Berlot E., Prichard G., O'Reilly J. et al.* Ipsilateral finger representations in the sensorimotor cortex are driven by active movement processes, not passive sensory input // *J. Neurophysiol.* 2019. V. 121. № 2. P. 467.

## A Study of Left-Right Interaction during Anticipatory Motor Adjustment

O. V. Kazennikov<sup>a,\*</sup>, T. B. Kireeva<sup>a</sup>, V. Yu. Shlykov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Institute for Information Transmission Problems Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

\*E-mail: kazen@iitp.ru

We studied the interaction of anticipatory and reflexive changes in the grip force of the right hand on the grip force developed by the thumb and index finger of the left hand. The test task for the right hand was to hold the cup where the object fell (with the thumb and index finger). For the left hand, three different tasks were chosen. In the first task, the left fingers just touched a sensor with negligible grip force. In the second task, the subjects had to hold a weight of 200 g, which was connected to a force sensor. In the third task, the subject was instructed to increase slowly the grip force by fingers of both hands. In response to the falling object, the involuntary grip force increase of right hand fingers depended on the available visual information of falling object and was independent of the motor task for left hand. With eyes closed the grip force increased in all tasks as a reaction to falling. With eyes open an automatic increase in the grip force in the right hand occurred 200–300 ms before falling. In the left hand, the grip force changed in different ways. In case of the first and second tasks, the grip force of the left hand did not change, despite the changes in the grip force of the right hand in response to the falling object. In case of the coordinated slow increase in the grip force in both hands, the increase in the grip force was observed in the unaffected left hand before falling and during the reaction to falling, similarly to the right hand. Thus, the common motor task for both hands led to similar changes in the grip force recorded in both right and left hands, not only when reacting to an external impact, but also during anticipation. We suppose that movement planning involves the organization of left-right interaction at the supraspinal level, probably at the level of the motor cortex interaction between the left and the right hemisphere.

**Keywords:** left-right interaction, grip force, anticipatory postural adjustment, motor cortex.