

**ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ;  
ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ**

УДК 612.821.6+612.822.6+612.741.1+612.76

**РОЛЬ МОТОРНОЙ КОРЫ В УПРАВЛЕНИИ АКСИАЛЬНЫМИ  
И ПРОКСИМАЛЬНЫМИ МЫШЦАМИ ПРИ ОБУЧЕНИИ**

© 2012 г. О. Г. Павлова, В. Н. Мац, В. Н. Пономарев

Учреждение Российской академии наук Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,  
Москва,

e-mail: pavlova@mail.ru

Поступила в редакцию 28.06.2011 г.

Принята в печать 10.10.2011 г.

Изучено участие моторной коры в управлении мышцами плеча и лопатки при формировании новой двигательной координации головы и передней лапы у собаки. Собак обучали сгибанием лапы с помощью рычага поднимать чашку с пищей и удерживать ее во время еды при наклоне головы к кормушке. На ранней стадии обучения подъем лапы происходил с опережающим отклонением головы вверх, при опускании головы к кормушке поднятая лапа опускалась; так проявлялась естественная координация движений головы и лапы. Необходимая для получения пищи новая координация – удерживание поднятой лапы в позе с опущенной головой – достигалась только в результате обучения и критически зависела от сохранности моторной коры. Выявлено, что в естественной координации в подъеме лапы регулярно участвовали основные флексоры плеча *m. deltoideus* и *m. teres major* и не регулярно *m. teres minor*, *mm. infra-* и *supraspinatus* и *m. trapezius*. В последней группе мышцы часто работали в противофазе с основными флексорами плеча, т.е. были активны при стоянии и прекращали свою активность перед подъемом лапы. Выученный подъем конечности в позе с опущенной головой происходил при участии всех перечисленных мышц, при этом некоторые из них перестраивали свою исходную активность на противоположную. Повреждение основной части представления рабочей лапы в моторной коре у обученных собак приводило к восстановлению естественной координации движений головы и лапы и исходного мышечного паттерна подъема конечности. Таким образом, только при участии моторной коры перестраивался исходный паттерн активности филогенетически старых аксиальных и проксимальных мышц, которые начинали работать по-новому.

*Ключевые слова:* моторная кора, обучение, переделка врожденной координации, электромиограмма, мышцы плеча и лопатки.

**Role of the Motor Cortex in the Control of Axial  
and Proximal Muscles in Learning**

O. G. Pavlova, V. N. Matz, V. N. Ponomarev

*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow,*

*e-mail: pavlova@mail.ru*

Involvement of the motor cortex in the control of the shoulder and the scapula muscles was studied during acquisition of the novel head-forelimb coordination in dogs. The dogs were trained to raise the forelimb fixed to the lever in order to lift a food-containing cup and keep it elevated during eating with the head tilted down to the feeder. At the early stage of learning, the movement of raising the limb occurred with an anticipatory upward head tilt, whereas the head tilt to the feeder was associated with the lowering of the raised limb. Food consumption required a new coordination, i.e., maintaining the raised limb in a posture with the head lowered. This coordination could only be achieved by learning. This new coordination was critically dependent on the intact motor cortex. It was found that in the natural coordination, raise of the limb involved regular activation of the main flexors of shoulder, i.e., deltoid and teres major muscles, and inconstant participation of teres minor, supra- and infraspinatus, trapezius muscles. Muscles of the latter group were often active during standing but ceased their activity before limb raise. The learned limb raise with the head tilted down occurred with activation of all the mentioned muscles, and some of them changed their activity for the opposite pattern. Lesions in the motor cortex (inclusive the main part of the projection area of the “working” limb) led to a restoration of the natural head-fore-

limb coordination and the innate muscle pattern of the limb raise. Thus, in the course of learning, the motor cortex rearranges the innate pattern of coordination of phylogenetically old axial and proximal muscles, which begin to work in a new manner.

*Keywords: motor cortex, learning, rearrangement of the innate coordination, EMG, shoulder and scapular-muscles.*

Роль моторной коры (МІ) и пирамидного тракта в двигательной активности связывают прежде всего с тонкими и точными движениями кисти. Об этом свидетельствуют результаты многочисленных опытов не только на приматах [7, 15, 17, 22], но и на хищных (кошках и собаках) [11, 12]. Участие МІ в управлении филогенетически более старыми и менее дифференцированными проксимальными и аксиальными мышцами изучено мало. К настоящему времени в основном исследовалась активность нейронов МІ при протягивании руки к объекту (reaching) и ходьбе, т.е. в уже сложившихся в онтогенезе двигательных координациях. Установлено, что у обезьян клетки МІ реагируют на изменение угловой скорости локтевого и плечевого суставов [21]; реакции нейронов МІ, чувствительных к изменению положения кисти в пространстве, зависят от положения руки [23, 24]. И. Белозерова с соавт. [8] наблюдали модуляцию активности нейронов, контролирующих движения передних лап у кошек при ходьбе по гладкому полу; при ходьбе по брускам горизонтальной лестницы, требующей особой аккуратности движений, активность этих клеток резко возрастала. М. Грациано с соавт. [13] в опытах на обезьянах показали, что в случае применения продолжительной (500 мс) электрической стимуляции, соответствующей естественному времени развития движения, из МІ могут быть вызваны сложнокоординированные движения руки, охватывающие большие группы мышц. Эти движения направлены к определенным точкам пространства или тела обезьяны. Повторяемость двигательных ответов на стимуляцию МІ у разных животных говорит об их генетической предопределенности. Пока не известно, участвует ли МІ в построении новых паттернов активности проксимальных и аксиальных мышц при обучении.

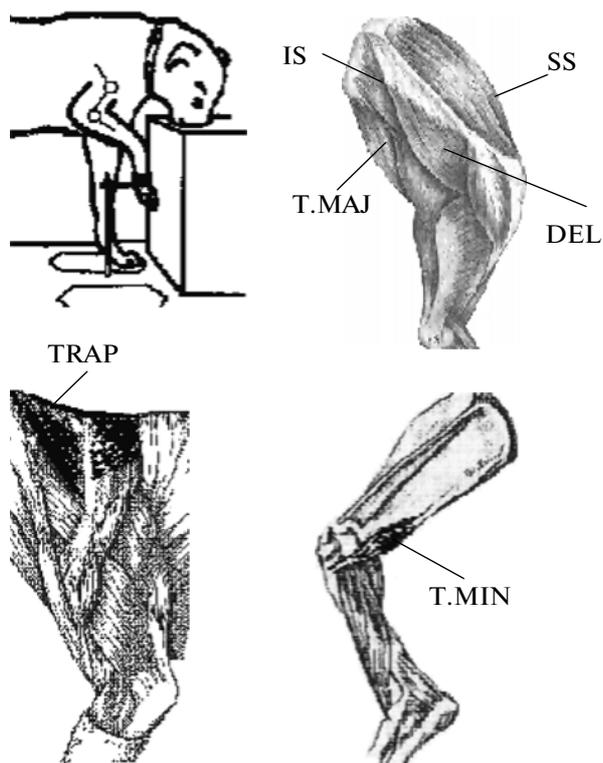
Ранее на поведенческом уровне показано [2, 3] обязательное участие моторной коры и связанных с ней пирамидных волокон в осуществлении движений, не наблюдаемых во врожденном ассортименте двигательной ак-

тивности. Примером таких движений являются переделанные в процессе обучения естественные двигательные координации. В настоящей работе в опытах на собаках исследовалось изменение активности мышц плеча и лопатки при перестройке естественной координации движений головы и лапы на противоположную, контролируемую МІ.

## МЕТОДИКА

Опыты проведены на шести взрослых собаках (С2, С4, С15, С17-С19) в соответствии с положениями Института ВНД и НФ РАН о работе с экспериментальными животными, с соблюдением принципов гуманности, изложенных в директивах Европейского Сообщества (86/609/ЕС) и одобренных комитетом по медицинской этике. Изучали участие мышц локтевого и плечевого суставов и лопатки *m. biceps brachii*, *m. deltoideus*, *m. teres major*, *m. teres minor*, *m. infraspinatus*, *m. supraspinatus*, *m. trapezius* и *m. rhomboideus* [18] (рис. 1) у интактных животных во время подъема передней лапы на ранней стадии выработки инструментальной реакции, на поздней стадии обучения, а также у предварительно обученных собак после локального повреждения МІ.

*Поведенческая реакция.* У животных выбатывали пищевую инструментальную реакцию по методике Е.И. Поповой [6] (рис. 1). Во время опыта собака находилась на станке перед закрытой кормушкой с узким окошком наверху. На дне кормушки по окружности диска, снабженного поворотным устройством, располагались чашки с пищей. При каждом повороте диска очередная чашка появлялась под окошком кормушки. Подъем пищи осуществлялся подтягиванием вверх штока, фиксированного к передней лапе с помощью тугой манжетки. Чтобы получить пищу, собака должна была опустить голову к кормушке и сгибанием рабочей лапы в плечевом и локтевом суставах переместить чашку с пищей в доступную для еды позицию и удерживать ее в этом положении; при разгибании лапы чашка опускалась. У разных животных



**Рис. 1.** Инструментальный подъем передней лапы и мышцы, активность которых была изучена в процессе его выработки. IS — *m. infraspinatus*, SS — *m. supraspinatus*, T.MAJ — *m. teres major*, DEL — *m. deltoideus*, TRAP — *m. trapezius*, T.MIN — *m. ters minor*.

**Fig. 1.** Operant elevating of forelimb and muscles, which activity was studied in the course of learning. IS — *m. infraspinatus*, SS — *m. supraspinatus*, T.MAJ — *m. teres major*, DEL — *m. deltoideus*, TRAP — *m. trapezius*, T.MIN — *m. ters minor*.

величина тонического подъема лапы колебалась от 10 до 15 см. Амплитуда опускания головы к кормушке составляла 10–20 см от ее исходного положения, т.е. когда собака смотрит прямо перед собой. Критерием обучения являлось успешное выполнение пищедобывательной реакции со стабильными временными и амплитудными характеристиками движений головы и лапы. Опыт состоял, как правило, из 15–20 проб с варьирующим интервалом от 30 с до 1.5 мин.

**Оперативные вмешательства.** Операции производили в стерильных условиях под кетаминевым наркозом (премедикация: 0.5%-ный реланиум, 0.5 мг/кг, внутримышечно; вводимый наркоз: 5%-ный калипсол, 5 мг/кг и 2%-ный рометар, 0.1–0.2 мг/кг, внутримышечно; базисный наркоз: смесь 5%-ного калипсола, 1 мл, 2%-ного рометара, 1 мл, 0.9%-

ного хлористого натрия, 3 мл; этот наркоз добавлялся внутривенно по 1.0–0.5 мл в течение операции по мере пробуждения). В течение операции животное обогревали с помощью электрической грелки, периодически измеряли частоту дыхания и сердечных сокращений. В конце операции внутримышечно вводили противоотечные средства и антибиотики пролонгированного действия.

Всем животным вживляли хронические внутримышечные регистрирующие электроды, которые представляли собой пару оголенных на конце стальных многожильных проводов в тефлоновой изоляции с внешним диаметром 0.3 мм (“Cooner Wire, AS632”, USA). Свободные концы проводов подкожно подводили к месту крепления разъема на дорзальной поверхности шеи. Разъем в виде ленты с расположенными в ряд контактами [5] шелковыми швами укрепляли на коже. Сверху на него накладывали защитную двойную липкую матерчатую ленту, которая как ошейник плотно обхватывала шею. Продолжительность регистрации через одни и те же электроды составляла 2–8 недель. Вышедшие из строя электроды заменяли на новые, которые подпаивали к тому же самому разъему.

У собак С4, С15 и С17 после выработки инструментальной реакции путем субпиального отсасывания удаляли основную часть представительства “рабочей” лапы в МІ в соответствии с картой двигательного представительства мышц у собаки в МІ [10].

**Регистрация.** Подъем “рабочей” лапы регистрировали с помощью потенциометра, укрепленного на одном из блоков подъемного устройства кормушки, вертикальные смещения головы — с помощью тензодатчика, расположенного над ней на расстоянии 0.5 м. Тензодатчик был связан с головой тонкой резиновой нитью, которую крепили на уровне переносицы к эластичному кольцу, надетому на морду. Записи механограмм осуществляли на персональном компьютере с шагом 10 или 20 мс; они начинались в момент включения поворотного устройства диска при подаче пищи.

Одновременную регистрацию четырех отведений электромиограммы (ЭМГ) производили с помощью аналого-цифрового компьютерного устройства, обеспечивающего усиление исходного сигнала в полосе 50–5000 Гц, аппаратного выпрямления и интегрирования в течение временного интервала 10 мс. Результаты интегрирования по каждо-

му интервалу оцифровывались с помощью 12-разрядного аналого-цифрового преобразователя. Для калибровки по амплитуде на вход устройства подавали синусоидальный сигнал амплитудой 400 мкВ и частотой 500 Гц. Обработку ЭМГ производили по программе, которая позволяла сглаживать миограммы и механограммы методом скользящей средней по пяти точкам, а также производить усреднение методом наложения кривых относительно начала подъема лапы и относительно момента постановки лапы на опору с вычислением стандартного отклонения (SD).

ЭМГ регистрировали на начальной стадии выработки инструментальной реакции (у собак С17-С19), когда подъем лапы выполнялся с опережающим отклонением головы вверх, на стадии выработанного навыка при подъеме лапы в позе с опущенной головой (у собак С2, С4, С15, С17-С19) и у обученных собак после повреждения М1, приводящего к возврату естественной координации движений головы и лапы (у собак С4, С15 и С17).

**Гистологический контроль.** По окончании опытов животных усыпляли введением летальной дозы нембутала. Мозг извлекали и фиксировали в 10%-ном растворе формалина с последующей гистологической обработкой и заливкой в целлоидин. Целлоидиновые серийные срезы толщиной 40 мкм (каждый 5-й срез) окрашивали по методу Ниссля и производили реконструкцию повреждения.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### **Мышечная организация подъема лапы, выполняемого с сопутствующим подъемом головы, т.е. в виде естественной координации**

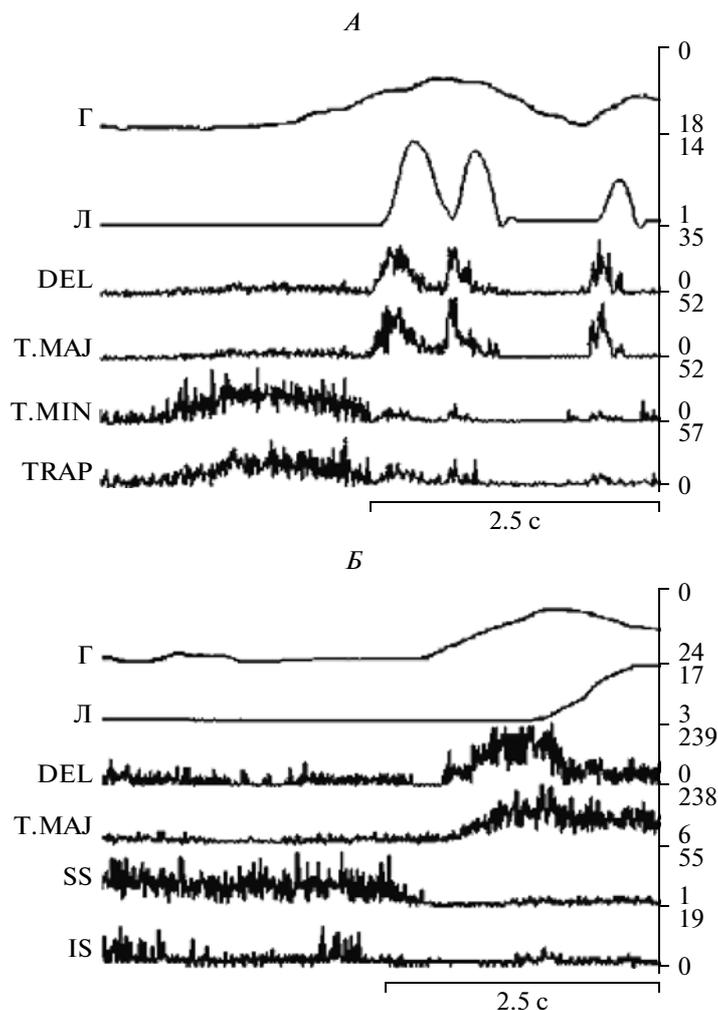
На ранней стадии обучения при попытках достать пищу из кормушки у собак проявлялась характерная стереотипная координация движений головы и рабочей лапы. Когда животное опускало голову к кормушке и подтягиванием вверх лапы с рычагом пытались приблизить к морде чашку с пищей, подъем лапы выполнялся всегда с опережающим (чаще всего на 100–300 мс) отклонением опущенной головы вверх (механограммы на рис. 2,А и Б). В результате голова удалялась от кормушки. Последующий наклон головы к пище вызывал разгибание лапы и опускание чашки. Более подробно кинематика естественной координации описана ранее [4].

Мышечный паттерн подъема лапы у обучающихся собак С17-С19 имел как общие, так и индивидуальные особенности. При подъеме лапы всегда активировались два больших флексора плеча *m. deltoideus* (DEL) и *m. teres major* (T. MAJ) (рис. 2,А и Б). Подтягивание лапой рычага происходило при одновременном сгибании как плечевого, так и локтевого суставов, однако активации сгибателя локтевого сустава *m. biceps brachii* (BIC) не наблюдалось. Это означало, что в исследуемом подъеме конечности решающую роль играет сгибание в плечевом суставе. Сгибание в локтевом суставе происходит пассивно, за счет смещения нижнего конца плечевой кости назад.

Помимо двух упомянутых флексоров плеча в подъеме лапы могли участвовать и другие мышцы, соединяющие лопатку с плечом — *m. teres minor* (T. MIN), *m. infraspinatus* (IS), *m. supraspinatus* (SS), а также со спиной — *m. rhomboideus* (RH) и шей — *m. trapezius* (TRAP). Однако паттерн активности этих мышц был непостоянным как у разных собак, так и у одного и того же животного. Так, у собак С18 и С19 вместе с DEL и T. MAJ активировался TRAP, у С18 T. MIN, у С17 в разных случаях попеременно могли участвовать IS и SS. Характерно, что эти мышцы на ранней стадии обучения часто работали в противофазе с двумя большими флексорами плеча. Например, у С17 T. MIN и TRAP (рис. 2,А), а у С18 IS и SS (рис. 2,Б) были активны при опоре на рабочую конечность и прекращали активироваться перед ее подъемом. У всех трех собак подобным образом вел себя RH. Таким образом, в подъеме лапы с сопутствующим подъемом головы постоянно участвовали два больших флексора плеча DEL и T. MAJ, тогда как паттерн активности большинства изученных мышц был непостоянным.

### **Мышечная организация выученного инструментального подъема лапы, выполняемого с одновременным опусканием головы**

В ходе обучения у собак исходная координация движений головы и лапы постепенно перестраивалась на противоположную, т.е. подъем лапы начинал выполняться в позе с опущенной головой. Выработка этого навыка сопровождалась существенным изменением первоначальной организации инструментального движения конечности. У обученных собак С2, С4, С15, С17-С19 подъем конечно-

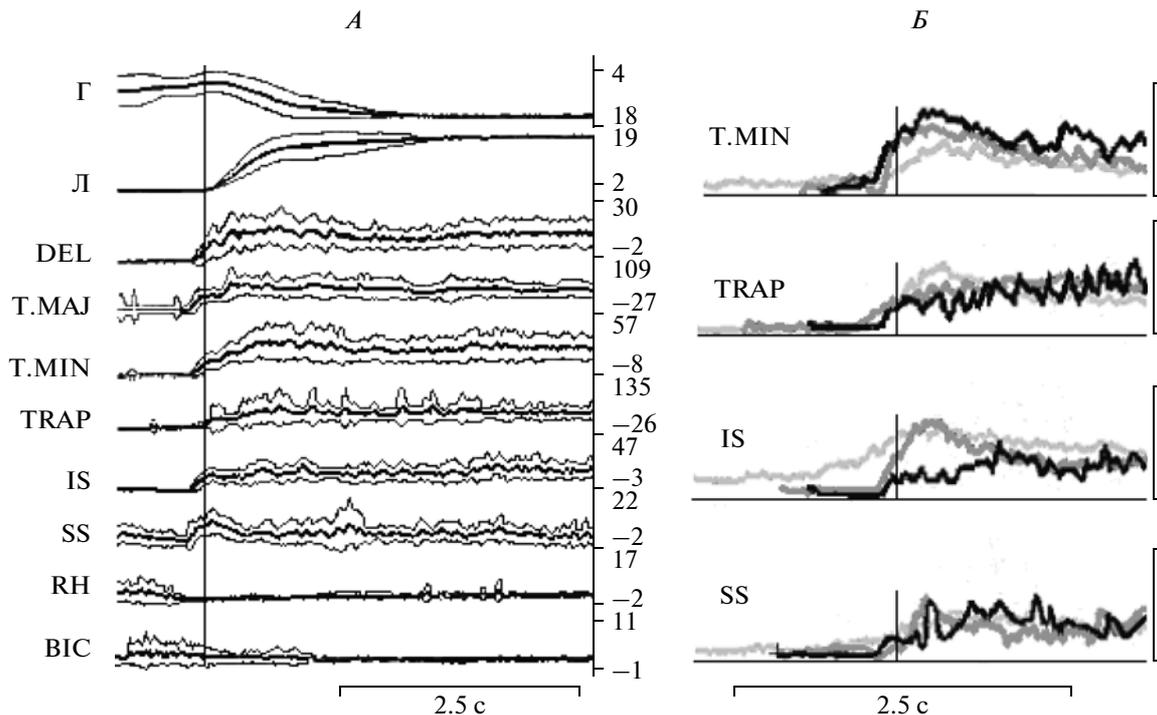


**Рис. 2.** Паттерны активности мышц плеча и лопатки у собак на ранней стадии выработки инструментальной реакции, когда подъем лапы осуществляется с опережающим смещением головы вверх, т.е. как естественная координация. По вертикали — амплитуды движений головы (Г) и лапы (Л) в вертикальной плоскости в сантиметрах (“0” на механограмме головы соответствует ее положению, когда собака стоит, глядя прямо перед собой, отклонение кривой вниз — опускание головы; на механограмме лапы ее исходное положение — положение на опоре, отклонение кривой вверх — подъем лапы), амплитуды ЭМГ, усл. ед. (100 усл. ед. соответствуют калибровочному синусоидальному сигналу 330 мкВ). Обозначения мышц как на рис. 1. Подробнее см. текст.

**Fig. 2.** Patterns of the muscle activity of dog's shoulder and scapula at the early stage of learning the operant reaction, when limb elevating is performed with anticipatory upward displacement of the head, i.e. as the initial coordination. On vertical line — vertical deviations of dog's head (Г) and limb (Л) in centimeters (“0” on the head mechanogram corresponds to the position of its head when the dog looks straight ahead, downward deviations in the plot show lowering of head; initial position of the limb corresponds to limb position on the support, upward deviations show elevation of limb); EMG amplitudes in reference units (100 units corresponds to sinusoidal calibration signal of amplitude 330  $\mu$ V). Muscles designations are the same as in fig. 1.

сти характеризовался новым и более сложным мышечным паттерном. К двум большим флексорам плеча присоединились T. MIN, IS, SS, TRAP. Эти мышцы синхронно включались перед подъемом лапы и так же одновременно прекращали свою активность при постановке лапы на опору. Только RH продол-

жал работать по-прежнему: был активен при опоре на “рабочую” конечность и дезактивировался при ее подъеме. У собак С4, С18 и С19 при подъеме лапы стал часто активироваться VIC. Усредненные записи на рис. 3,А иллюстрируют стереотипность как двигательных, так и мышечных реакций. Рис. 3,Б



**Рис. 3.** Новый паттерн активности мышц плеча и лопатки у собак, обученных выполнять подъем лапы в позе с опущенной головой. *А* — усредненные ( $n = 5$ ) механо- и миограммы у собаки С17. Толстые линии — показатели средних, тонкие — среднеквадратичных отклонений; вертикальные линии, пересекающие кривые, — начало подъема лапы, относительно которого производилось совмещение усредняемых механо- и миограмм. RH — *m. rhomboideus*, BIC — *m. biceps brachii*; остальные обозначения как на рис. 2. *Б* — усредненные миограммы у собак С4, С2 и С18 (соответственно темные, серые и светлые линии); калибровочная метка для *m. teres minor*: у С2 282, С4 411, С18 157 мкВ; для *m. trapezius*: у С2 311, С4 347, С18 37 мкВ; для *m. infraspinatus*: у С2 270, С4 291, С18 26 мкВ; для *m. supraspinatus*: у С2 190, С4 223, С18 50 мкВ.

**Fig. 3.** New pattern of the muscle activity of shoulder and scapula of dogs, learned to perform elevation of its limb in the posture with lowered head. *A* — averaged ( $n = 5$ ) mechanograms and myograms for dog C17. The averaged data — thick lines, SD — thin lines; vertical bisecting line — the moment when started limb elevation, i.e. the moment used for aligning the mechano- and myograms at averaging. RH — *m. rhomboideus*, BIC — *m. biceps brachii*; other designations are the same as in fig. 2. *B* — averaged ( $n = 5$ ) myograms in dogs C4 (dark lines), C2 (grey lines) and C18 (light lines); calibrating signal corresponds to *m. teres minor* in C2 282, C4 411, C18 157  $\mu\text{V}$ ; to *m. trapezius*: in C2 311, C4 347, C18 37  $\mu\text{V}$ ; to *m. infraspinatus*: in C2 270, C4 291, C18 26  $\mu\text{V}$ ; for *m. supraspinatus*: in C2 190, C4 223, C18 50  $\mu\text{V}$ .

показывает новый общий для разных собак паттерн активности T. MIN, IS, SS, TRAP, которые при подъеме лапы в естественной координации работали по-разному. Таким образом, в ходе обучения ряд мышц не только приобрел постоянный характер активности, но и поменял свою исходную активность на противоположную.

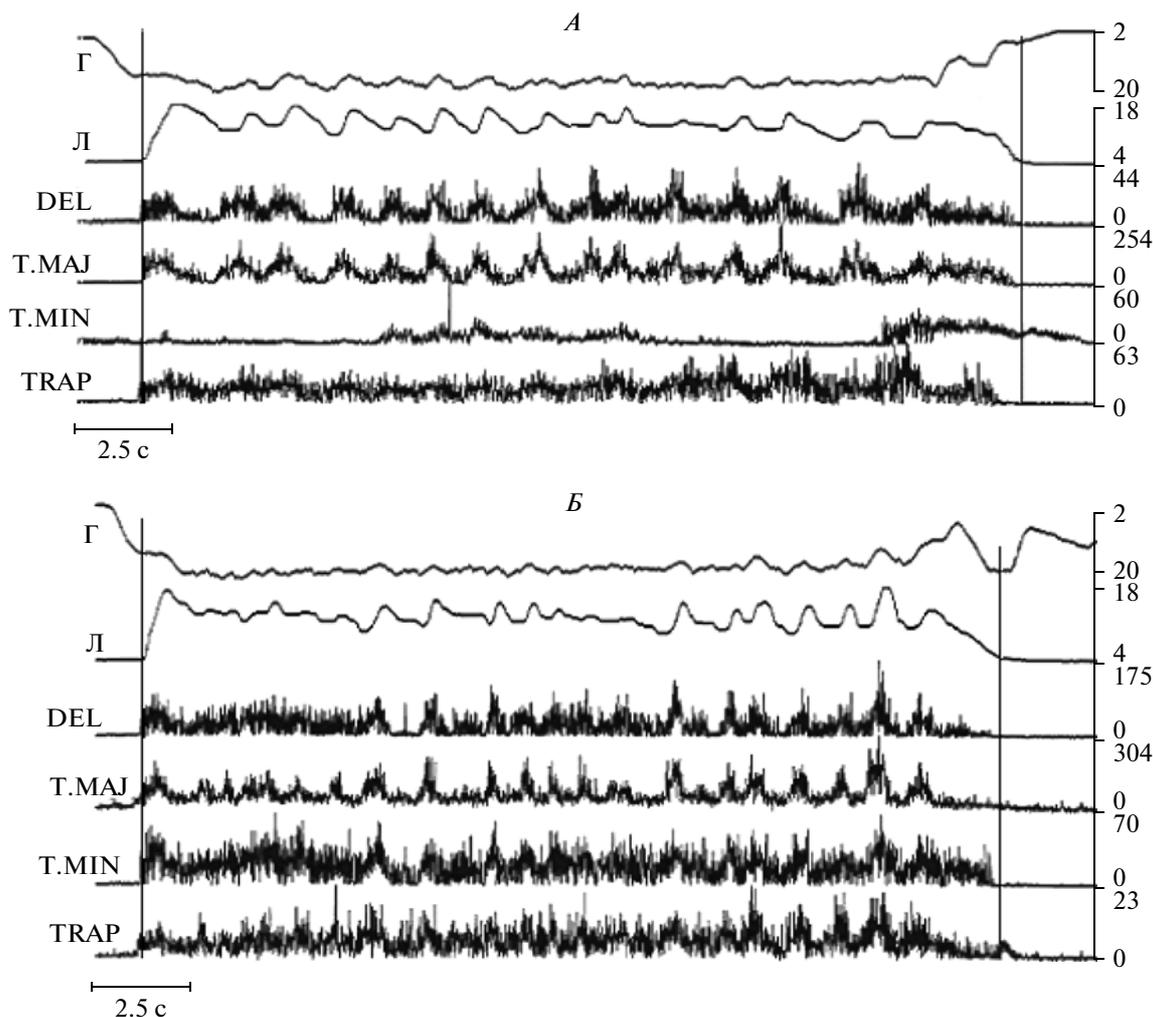
#### Мышечная организация инструментального подъема лапы у обученных животных после повреждения МІ

Частичное повреждение представителя рабочей лапы в МІ у предварительно

обученных собак С4, С15 и С17 привело к утрате выученного навыка и распаду нового мышечного паттерна подъема лапы. При этом восстанавливался исходный способ подъема конечности с сопутствующим подъемом головы.

Благодаря тому, что область лапы в МІ была повреждена частично, через 3–5 мес. после операции начиналось медленное восстановление инструментальной реакции. (При полном удалении МІ, как описано ранее [3], этот двигательный навык не восстанавливается.)

В ходе восстановления длительное время наблюдалась интерференция исходной и но-



**Рис. 4.** Перестройка активности *m. teres minor* в процессе восстановления выученной координации после частичного повреждения МІ. *А* – в начале, *Б* – в конце восстановления. Вертикальные линии обозначают начало подъема лапы и постановку лапы на опору. Остальные обозначения как на рис. 2.  
**Fig. 4.** Rearrangement of activity for *m. teres minor* in the course of restoration of the learned coordination after the partial lesion of МІ. *A* – at the beginning, *B* – at the end of the restoration. Vertical lines intersecting the curves show the moment when started limb elevation, and then the limb was placed on the support. Other designations are the same as in fig. 2.

вой координации движений головы и лапы. Подняв чашку с пищей, собака уже не роняла лапу при опускании головы к кормушке, но при каждом наклоне головы лапа приопускалась, а последующий подъем конечности происходил с опережающим смещением головы вверх. В результате запись движений головы и лапы во время еды имела характерный зубчатый вид, более четко видимый на рис. 4, *А*. Постепенный возврат к подъему и удерживанию лапы в необходимой для получения пищи позе с опущенной головой сопровождался восстановлением выработанного ранее мышечного паттерна подъема ко-

нечности. На рис. 4, *А* и *Б* показано, что, так же как в процессе обучения у интактной собаки, после частичного повреждения представительства “рабочей” лапы в МІ происходит полная перестройка активности Т. МІН.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При выработке у собак новой, отличной от исходной координации движений головы и передней лапы происходит существенная перестройка активности мышц плеча и лопатки. Новый паттерн активности этих мышц критически зависит от сохранности МІ. По-

лученные данные позволяют считать, что описанная ранее способность МІ к управлению активностью отдельных мышц важна не только для выработки тонких и точных движений кисти с участием филогенетически более молодых дистальных мышц, но и для построения новых двигательных координаций, в которых участвует филогенетически старая аксиальная и проксимальная мускулатура.

*Исходная и выученная координации — два разных уровня организации подъема передней конечности.* Переход от исходной двигательной координации (подъема лапы с опережающим смещением головы вверх) к новой, выученной координации (подъему лапы в позе с опущенной головой) отражает смену способов подъема передней конечности. Внешне похожие подъемы лапы в естественной и в выученной координациях различаются между собой: а) по своей организации, т.е. имеют разный мышечный паттерн, б) по структурной основе, т.е. подъем лапы в выученной координации связан с МІ, а в естественной координации не зависит от этой области, в) по своему происхождению: один способ подъема конечности является общим для всех собак, другой достигается только в результате обучения. Эти два способа подъема лапы следует отнести, согласно Н.А. Бернштейну [1], к разным уровням построения движений. В естественной координации подъем лапы неразрывно связан с подъемом головы. В начале обучения, несмотря на то что подъем головы мешает собаке приблизиться к пище, он стереотипно и штампообразно повторяется от пробы к пробе при каждом подъеме конечности. Это содружественное движение головы и лапы может быть отнесено к классу синергий, тогда как новый, выученный способ подъема конечности в позе с опущенной головой — к пирамидному уровню (поле 4, т.е. МІ) [1].

Есть основания считать, что подъемы лапы в естественной и выученной координациях различаются по своей биомеханике. Фактическое движение каждого звена кинематической цепи определяется геометрической суммой трех составляющих: 1) силы мышц; 2) внешних сил (тяжести, сопротивления внешней среды и т.д.); 3) реактивных сил (силы мышц других, удаленных суставных систем самого организма) [1]. Рассмотрим кинематическую цепь, включающую движения головы и лапы у собаки на ранней стадии обучения. Передняя лапа четвероногого млекопитающего не имеет жесткого сочленения со

скелетом тела; лапа соединена с лопаткой, которая удерживается на туловище с помощью мышц. Идущие от верхней части лопатки мышцы связывают ее с головой и шеей. Таким образом, лопатка является промежуточным звеном между головой и лапой. Визуальные наблюдения за смещением гребня лопатки при подъемах и опусканиях головы показывают, что при опускании головы лопатка поворачивается назад, при подъеме головы — вперед. Биомеханику рассматриваемой естественной координации можно представить следующим образом. При подъеме головы, упреждающем подъем лапы, происходит смещение лопатки вперед, что должно приводить к растяжению основных флексоров плеча DEL и T.MAJ, идущих от заднего края лопатки к плечу (рис. 1). Предварительное растяжение этих мышц (при подъеме головы) позволяет им развить большую силу сокращения при подъеме лапы. В выученной координации подъем лапы осуществляется в иных условиях, без вспомогательного подъема головы. С этим связано и изменение организации подъема конечности — его мышечного паттерна. Как подчеркивал Н.А. Бернштейн [1], чем больше в движении участвуют реактивные и внешние силы, тем экономичнее оно построено в отношении расходования активной мышечной работы. Обнаруженное нами различие в организации подъемов лапы в естественной и выученной координациях подтверждает это положение. В естественной координации движение головы создает реактивную силу для движения лапы. И в этом случае для подъема конечности достаточно активации небольшого числа мышц. Из изученных нами это DEL и T.MAJ. При новом способе подъема лапы без упреждающего подъема головы мышечный паттерн заметно усложняется, к DEL и T.MAJ присоединяются T.MIN, IS, SS, TRAP.

*Особенности активации мышц при подъемах лапы в естественной и в выученной координациях.* Функция мышцы определяется особенностями ее прикрепления. Показано, что при любом подъеме лапы, как со вспомогательным подъемом головы, так и в позе с опущенной головой, всегда участвуют два флексора плеча DEL и T.MAJ. Мышца T.MAJ идет от заднего края лопатки к задней поверхности средней части плечевой кости. Ее сокращение может вызывать только сгибание плеча, при котором уменьшается угол между задним краем лопатки и плечевой костью. Основная

порция DEL начинается от поверхности лопатки кзади от гребня и, как и T.MAJ, прикрепляется к середине плечевой кости, но не к задней, а к передней ее части. В результате она может участвовать не только в сгибании плеча, но и поддерживать его разгибание при опоре на рабочую лапу во время стояния. Более четко эта двойственная функция выражена у T.MIN и IS. T. MIN идет от нижней части заднего края лопатки, IS – от поверхности лопатки кзади от гребня; обе эти мышцы как хомут огибают головку плечевой кости и прикрепляются к ее передней поверхности. Сокращение этих мышц может обеспечивать фиксацию положения плеча как в состоянии флексии, так и экстензии. Прекращение активации этих мышц перед подъемом лапы у животных с новой координацией движений головы и лапы можно объяснить тем, что в ходе тренировки собаки обучаются разгружать рабочую лапу заранее перед подъемом. У обученных собак T.MIN и IS подключаются к работе основных флексоров плеча, усиливая их действие при подъеме лапы и, по-видимому, в еще большей степени при удерживании поднятой лапы во время еды с опущенной головой. Одновременно с флексорами в инструментальном подъеме лапы у обученных собак участвуют и экстензоры плечевого сустава: SS и TRAP. Выявленная коактивация флексоров и экстензоров плечевого сустава, очевидно, обеспечивает точность выполнения двигательной задачи [14], а именно, надежную фиксацию положения плечевого сустава в фазе удерживания. Единственной мышцей, которая у обученных собак сохраняла активацию при опоре на рабочую лапу и прекращала ее перед подъемом конечности, была RH. Она идет от основания лопатки вверх и соединяется на спине с такой же мышцей противоположной стороны. Сокращение RH притягивает лопатку к спине и фиксирует ее положение при опоре на соответствующую лапу, а ее дезактивация освобождает лопатку для ее смещений во время подъема лапы. Характер активности BIC показывает, что при подъеме лапы, выполняемом в виде естественной координации, участие этой мышцы несущественно, но у собак, удерживающих поднятую лапу в позе с опущенной головой в ряде случаев ее активация может играть вспомогательную роль.

*Вклад МІ в управление аксиальной и проксимальной мускулатурой.* Переделка естественной координации движений головы и лапы в

ходе обучения сопровождается формированием совершенно новых паттернов активности филогенетически старых аксиальных и проксимальных мышц плеча и лопатки. Решающую роль в организации этих паттернов играет МІ. При повреждении МІ выученное движение лапы утрачивается, а соответствующий этому движению мышечный паттерн распадается и восстанавливается исходный. Особенно показательна роль МІ в обучении проявляется в том, что при смене исходного способа подъема лапы на новую активность ряда мышц (T.MIN, IS, SS, TRAP) перестраивается на противоположную. Возможно, что в этой перестройке проявляется способность МІ к управлению отдельными мышцами. Д. Кейбл с соавт. [9], зарегистрировав связь нейронной активности с преодолением изолированной нагрузки на каждый из больших суставов руки, показали, что МІ участвует в произвольном контроле отдельных проксимальных мышц конечности. Ярким примером прецизионного контроля моторной коры аксиальной мускулатуры могут служить точностные хватательные движения хвоста у голохвостых мартышек, выполняемые на основе моносинаптических связей МІ с сакральными отделами спинного мозга [19].

Гипотеза о том, что моторная кора может иметь большое значение для произвольного контроля не только дистальных, но и филогенетически старых мышц, впервые возникла в связи с работой Х. Кайперса [16], обнаружившего у человека моносинаптические окончания пирамидных волокон на мотонейронах грудного отдела спинного мозга, иннервирующих межреберные дыхательные мышцы. К. Филлипс и Р. Портер [20] высказали предположение, что эти связи коры со спинным мозгом, возможно, позволяют контролировать дыхательную мускулатуру во время речи и пения, создавая для старых (аксиальных) мышц новые паттерны активности. В наших опытах в динамике показано, как в ходе обучения новому способу подъема лапы МІ поразному меняла активность отдельных мышц у разных животных, создавая совершенно новый, но общий для всех мышечный паттерн.

## ВЫВОДЫ

1. Показано различное участие мышц плеча и лопатки при двух способах подъема лапы со сгибанием в плечевом суставе: а) при естественной координации с опережающим сме-

щением головы вверх и б) при выученном подъеме лапы, выполняемом в позе с опущенной головой.

2. В естественной координации, не связанной с МІ, подъем лапы сопровождался регулярной активацией двух больших флексоров плеча *m. deltoideus* и *m. teres major*. В подъеме лапы по-разному участвовали *mm. teres minor, infra- и supraspinatus, trapezius*. Они часто работали в противофазе с *m. deltoideus* и *m. teres major*, т.е. были активны при опоре на рабочую конечность и прекращали активироваться при подъеме лапы.

3. Выученный подъем лапы в позе с опущенной головой, контролируемый моторной корой, достигался существенным изменением мышечного паттерна. Вместе с *m. deltoideus* и *m. teres major* активировались *mm. teres minor, infra- и supraspinatus, trapezius*, при этом последние часто перестраивали свою исходную активность на противоположную.

4. Роль МІ в управлении филогенетически старыми аксиальными и проксимальными мышцами состоит в том, что она организует в процессе обучения новые, отличные от врожденных мышечные паттерны, обеспечивающие выполнение движений в соответствии с изменяющимися условиями внешней среды. Выключение МІ приводит к распаду выученных и восстановлению старых паттернов мышечной активности.

Авторы выражают благодарность М.Е. Варга за участие в подготовке публикации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бернштейн Н.А. О построении движений. М.: Медгиз, 1947. 255 с.
2. Иоффе М.Е. Кортикоспинальные механизмы инструментальных двигательных реакций. М.: Наука, 1975. 201 с.
3. Павлова О.Г., Мац В.Н. Нарушение выработанной координации движений головы и лапы после одностороннего повреждения моторной коры у собак (кинематический анализ). Журн. высш. нерв. деят. 2001. 51 (6): 661–670.
4. Павлова О.Г., Фролов А.Г., Александров А.А. Естественная координация движений головы и лапы у собак и ее переделка в процессе обучения. Журн. высш. нерв. деят. 2001. 51 (1): 40–51.
5. Павлова О.Г., Ючкина О.В. Регистрация электромиограммы в хронических опытах у собак. Журн. высш. нерв. деят. 2007. 57 (2): 237–242.
6. Попова Е.И. Инструментальные двигательные рефлексы в аспекте условнорефлекторной теории: Дис. ...докт. мед. наук. М.: Ин-т ВНД и НФ АН ССР, 1970. 272 с.
7. Asanuma H., Arissian K. Experiments on functional role of peripheral input to motor cortex during voluntary movements in the monkey. J. Neurophysiol. 1984. 52: 212–227.
8. Beloozerova I.N., Farrel B.J., Sirota M.G., Prilutsky B.I. Differences in movement mechanics, electromyographic, and motor cortex activity between accurate and nonaccurate stepping. J. Neurophysiol. 2010. 103(4): 2285–2300.
9. Cabel D.W., Cisek P., Scott S.H. Neural activity in primary motor cortex related to mechanical loads applied to the shoulder and elbow during a postural task. J. Neurophysiol. 2001. 86: 2102–2108.
10. Gorska T. Functional organization of cortical motor areas in the dog and puppies. Acta Neurobiol. Exper. 1974. 34: 171–203.
11. Gorska T., Sybirska E. Effects of pyramidal lesions on forelimb movements in the cat. Acta Neurobiol. Exper. 1980. 40: 843–859.
12. Gorska T., Zalewska-Walkowska M. Effects of pyramidal lesions on manipulatory movements in the dog. An ontogenetic approach. Acta Biol. Exper. 1982. 42: 343–387.
13. Graziano M.S.A., Taylor C.S.R., Moore T. Complex movements evoked by microstimulation of precentral cortex. Neuron. 2002. 34: 841–851.
14. Gribble P.L., Mullin L.I., Cothros N., Mattar A. Role of cocontraction in arm movement accuracy. J. Neurophysiol. 2003. 89: 2396–2405.
15. Hepp-Reymond M.-C., Wiesendanger M. Unilateral pyramidotomy in monkeys: Effect on force and speed of a conditioned precision grip. Brain Res. 1972. 36 (1): 117–131.
16. Kuypers H.G.J.M. The descending pathways to the spinal cord, their anatomy and function. Progr. Brain Res. 1964. 11: 178–202.
17. Lawrence D.G., Kuypers H.G.J.M. The functional organization of the motor system in the monkey. I. The effects of bilateral pyramidal lesions. Brain. 1968. 91(1): 1–14.
18. Miller M.E. Anatomy of the Dog. Philadelphia-London: W.B. Saunders Co. 1964. 941 p.
19. Petras J.M. Corticospinal fibers in New World and Old World simians. Brain Res. 1968. 8: 206–208.
20. Phillips C.G., Porter R. Corticospinal Neurones. Their Role in Movement. London: Acad. Press. 1977. 450 p.
21. Reina G.A., Moran D.W., Schwartz A.B. On the relationship between joint angular velocity and motor cortical discharge during reaching. J. Neurophysiol. 2001. 85: 2576–2589.
22. Schwartzman J.A. A behavioral analysis of complete unilateral section of the pyramidal tract at the medullary level in *Macaca mulatta*. Ann. Neurol. 1978. 4: 234–244.
23. Scott S.H., Kalaska J.F. Reaching movements with similar hand paths but different arm orientation. I. Activity of individual cells in motor cortex. J. Neurophysiol. 1997. 77: 826–852.
24. Sergio L.E., Kalaska J.F. Systematic changes in motor cortex cell activity with arm posture during directional isometric force generation. J. Neurophysiol. 2003. 89: 212–228.