

On the Factors Affecting the Fastest Rate of Motor Sequence Production

Andrei V. Kurgansky

Institute of Developmental Physiology, Russian Academy of Education, Moscow, Russia

Abstract. It is argued in the paper that the fastest possible rate of motor sequence production can be attributed to two factors: (i) the presence of those peripheral or central processes whose duration cannot be made less than a certain limit ('time-consuming' factor) and (ii) purposeful control of the execution rate through adjusting the durations of separate movements and the rate of their sequential execution in order to keep the probability of successful execution of the entire sequence within a given range ('compensatory' factor). The compensatory factor is usually not taken into account when analyzing the temporal structure of sequences executed at the fastest possible tempo. However, this factor must be considered. It is shown in the present work that the effect of a reduction in the execution rate of a motor sequence performed as quickly as possible with the increase of sequence length, usually attributed to cognitive processing, can be explained by the compensatory factor.

Correspondence: Andrei V. Kurgansky, akurg@yandex.ru, Institute of Developmental Physiology, 8/2 Pogodinskaya str., 119121 Moscow Russia

Keywords: motor sequences, movement duration, maximal voluntary rate, Fitts's law, motor control, motor learning

Copyright © 2016. Andrei V. Kurgansky. This is an open-access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) (CC BY), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided that the original author is credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice.

Acknowledgements. The author is grateful to anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions.

Received 5 February 2016.

Introduction

The natural and social environment constantly forces our motor system to solve a conditional movement optimization problem: to maximize (or minimize) some parameters of a motor activity while preserving a set of other parameters. In particular, we often need to minimize movement duration while preserving overall performance accuracy — this is exactly what we do in the course of building skills in sports, handicrafts, music and other hobbies. The question arises as to what factors limit the duration of isolated movements and are resistant to increasing the tempo of motor sequence execution above a certain limit.

The present paper aims to show that the maximum movement rate attainable during a motor sequence production depends on two factors. First, the duration of the entire sequence of movements is limited from below by execution-related processes of central or peripheral origin, the duration of which cannot

be reduced below a certain limit. We will refer to these processes as the 'time-consuming' factor affecting the sequence production rate.

Shortening the duration of isolated movements and increasing the production rate of a sequence assembled from these movements may reduce the possibility of successfully completing the sequence. In that case, one may think of the 'compensatory factor' as a major determinant of the optimal sequence production rate: this simply means that sequence units are purposely slowed down in order to keep the probability of committing an error within an acceptable range.

This paper is organized as follows. Section 1 provides a short survey of known time-consuming and compensatory factors that limit a movement's duration from below and are related to the processes taking place in the motor periphery. In Section 2, we discuss the issue of whether existing models of motor control and trajectory formation could help in uncovering some central factors affecting lower limits of movement duration. Section 3 deals

with the reciprocal relationship between movement duration and the movement's spatial accuracy, a factor known as speed-accuracy tradeoff. This reciprocal relationship is considered to be an instance of a compensatory limit imposed on movement time. Section 4 briefly mentions the relationship that exists between the maximum voluntary tempo of sequence production and the time required for some processes in the central part of the motor system. In Section 5, with a sequence of identical discrete movements taken as an example, it is shown that the time-consuming factor is not the sole determinant of the fastest sequence rate. It is argued that the compensatory factor, i. e. a deliberate reduction in performance rate, should also be taken into account.

1. What Limits the Simple Movement Duration at the Periphery of the Motor System?

Intensive research conducted in the 1970s and 1980s led to the discovery of major physiological limitations imposed by limb biomechanics and muscle contraction dynamics on the minimal time required for simple one-dimensional movements, such as arm flexion-extension in the elbow joint (Freund & Büdingen, 1978; Gielen, Van den Oosten, & Pull ter Gunne, 1985; Wallace, 1981). These limitations are directly related to the irreducible duration of the muscular force generation. Indirectly, these limitations are caused by the noisiness of the force generation mechanism and the limited force magnitude it produces.

Let us take a brief look at how motion results from the force developed by a muscle pair. From the outset, it is worth noting that simple movements can be either discrete or rhythmic (details of this distinction are discussed in Hogan & Sternad, 2012 and Hogan & Sternad, 2007). A discrete movement begins as a departure from a stable posture and ends with returning back to a stable posture. Usually, one-dimensional (single coordinate) movements like flexing or extending the arm at the elbow or wrist joint are considered to be examples of simple discrete movements. Rhythmic movements are formed by repeating some motion pattern in a cycle. It is important that adjacent movements are not separated by a stationary posture; otherwise the result would be a sequence of discrete movements, not a simple rhythmic movement. The category of rhythmic movements includes free or almost free limb oscillations. Playing violin vibrato, performing a simple repetitive finger tapping, and shading in a contour drawing are typical examples of movements that belong to the domain of simple rhythmic movements. Simple movements, both discrete and rhythmic, are characterized by a simple spatial trajectory (such as linear or elliptical) and involve a small number of mechanical degrees of freedom.

Numerous studies have shown that in the condition when no spatial accuracy is required, two population-averaged values — the duration of the fastest discrete movement and the duration of a cycle of a rhythmic movement — do not differ by more than a few tens of milliseconds. The duration of the fastest isotonic discrete

movement is estimated to be 152 ms (Freund & Büdingen, 1978). When simple repetitive tapping is performed, predominantly using motility in the wrist joint, the mean cycle duration is 166 ms; when taps are made using index finger movements, this value is 176 ms (Jackson, 1953). The tapping interval durations close to those mentioned above were found by other authors: 150 ms (Kurgansky & Podlepa, 1998) and 169 ms (McAuley, Jones, Holub, Jonston, & Miller, 2006). The duration of a single cycle of a one-dimensional oscillation performed at the fastest possible tempo is estimated to be 167 ms (Heuer & Schulna, 2002). A single cycle of moving a pencil tip to and fro along a straight line as well as a single cycle of drawing of a circle lasts 190 ms (Dounskaia, Van Gemmert, & Stelmach, 2000).

Note that mechanical laws do not impose any direct restrictions on the attainable frequency of oscillatory motions. In a linear approximation that remains valid for small movement amplitudes, the frequency of limb oscillation is determined solely by the frequency of applied force which, in turn, depends on the rate of motor commands. Inertial properties of moving a limb (mass and moment of inertia) make a moving limb act as a low pass filter, causing the amplitude of oscillatory movement to decrease with increasing frequency of oscillation (Freund, 1986). Thus, biomechanics still may limit the movement rate, although indirectly: high frequency oscillatory movements of a smaller amplitude can be performed at a higher frequency than those of a larger amplitude. Note that in the above case we witness the compensatory factor in action: the maximum frequency of an oscillatory movement is limited not by some underlying time consuming process but directly adjusted in order to preserve the required amplitude.

The principal peripheral time-consuming factor that determines the lowest physiological limit for movement time is the process of muscular force development. The major contributor here is the duration of twitch, a force pulse developed by the motor unit whose fibers have been affected by a single spike of the associated motor neuron. Twitch duration depends on calcium kinetics in the muscle fibers. Twitch duration cannot be altered by any neural commands because it is not under nervous system control.

Indeed, the duration of the fastest discrete movement as well as the frequency of the most rapid oscillatory movement is closely related to twitch duration. The oyster toadfish (*Opsanus tau*) is capable of producing a sound with high frequency (up to 200 Hz) oscillatory contractions of the muscles attached to its swim bladder. These muscles are capable of supporting a high frequency of contraction because of a very short muscle twitch that lasts just a few milliseconds (Rome & Lindstedt, 1998). The high frequency of wing oscillations during hummingbird flight is supported by a short muscle twitch of 12.5 ms (pectoralis and supracoracoideus) and a short motor command (motor neuron issues just a single spike) causing the twitch (Tobalske, Biewener, Warrick, Hedrick, & Powers, 2010). In muscles of the human arm and hand, a typical twitch lasts considerably longer. For example, in muscles of the human palm, twitch duration ranges from 100 to 470 ms (Milner-Brown, Stein, & Yemm, 1973; Thomas, Bigland-Ritchie, Westling, & Johansson, 1990; McNulty, Falland, & Macefield, 2000). Accordingly, the discrete and

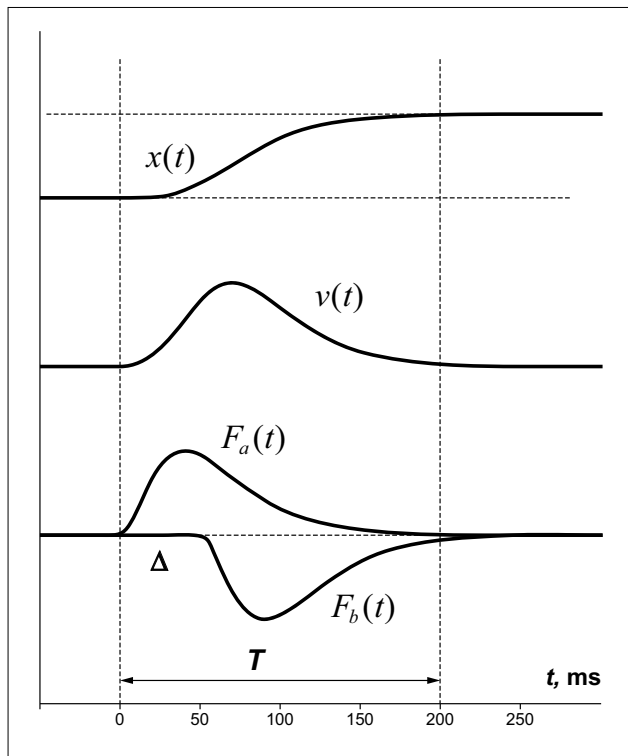


Figure 1. Temporal structure of a fast one-dimensional movement of a given spatial extent. Shown are: accelerating force pulse $F_a(t)$ and decelerating force pulse $F_b(t)$ that is delayed relative to the former by Δ (bottom plot); instant velocity profile $v(t)$ corresponding to the pair of force pulses (middle plot); and trajectory $x(t)$ of the motion (upper plot).

rhythmic manual movements that we observe in humans are considerably slower than the above examples of movements in other species.

The fastest discrete and rhythmic movements are characterized by a simplest kinematic pattern. The fastest discrete movements have a bell-shaped velocity profile (Morasso, 1981); that is, their velocity profile contains a single submovement, a primary movement (see Figure 1). Likewise, the fastest rhythmic movements do not show any fine kinematic structure (usually resulting in multiple submovements) but instead approach sinusoidal oscillation (Guiard, 1993). The latter is also supported by electromyographic data: within a single cycle of such a fast oscillation, agonist and antagonist muscles are activated only once, producing a single pair of reciprocal force pulses (Heuer & Schulna, 2002). A similar picture can be found for a fast discrete movement. The only difference between oscillatory and discrete cases is that in the latter a triphasic activation pattern is observed (Gielen et al., 1985).

The duration of an isolated discrete movement is determined by the overall duration of the accelerating $F_a(t)$ and decelerating $F_b(t)$ force pulses that are developed in synergistic muscles (Nelson, 1983; Schmidt, Zelaznik, Hawkins, Frank, & Quinn Jr., 1979). The discrete movement begins with the very onset of an accelerating force pulse and ends when the decelerating force pulse terminates. Of importance here are not only the durations of $F_a(t)$ and $F_b(t)$ pulses, but also the delay Δ of the beginning of the second ($F_b(t)$) pulse relative to the first ($F_a(t)$) pulse. The minimum duration of accelerating $F_a(t)$ and braking $F_b(t)$ pulses depends on the distribution of motor unit twitch dura-

tion in the muscles involved, on the time taken to recruit these motor units (Ulrich & Wing, 1991), and on the extent to which motor unit recruitment synchronizes in synergistic muscles (d'Avella & Lacquaniti, 2013).

The recruitment of motor units and their subsequent release proceeds in an orderly fashion known as “size principle” (Henneman, 1957). This process is stereotypical and stable (Adam & De Luca, 2003); it hardly can be a means of reducing the duration of force development. Although the shape and duration of a motor unit twitch depends on postactivation potentiation (Gurfinkel, Levik, & Polyakov, 1988; Gurfinkel, Ivanenko, & Levik, 1999), in physiologically realistic conditions of executing discrete reaching movements and simple rhythmic movements these parameters (shape and duration) seem to remain relatively fixed.

It follows from the above consideration that a reduction of discrete movement duration can be achieved by shortening a central motor command (reducing the duration of the spike train issued by motor neurons), by increasing the synchrony of involved synergistic muscles, and, in the condition of the shortest central command and perfect intermuscular synchronization, by reducing Δ — the delay of the braking force pulse $F_b(t)$ relative to the accelerating force pulse $F_a(t)$ (Gielen et al., 1985).

As the delay Δ gets smaller, the extent to which $F_a(t)$ and $F_b(t)$ overlap increases. Preservation of the movement amplitude (the spatial extent of the movement) requires a compensatory increase in the magnitude of both pulses. Such a compensation meets its physiological limit when all available motor units are recruited. Even more important is the fact that increasing muscular force is accompanied by a proportional growth of force variability (Schmidt et al., 1979; Keele, Ivry, & Pokorny, 1987; Hamilton, Jones, & Wolpert, 2004). The latter leads to an increased probability of committing an error that is inconsistent with the movement goal (e.g. missing a spatial goal, unacceptable distortion of spatial trajectory, muscle spasm, etc.). The probability of committing such an error sharply grows as movement time T gets shorter. Hence, accomplishing a successful movement with an acceptable risk of committing an error requires controlling movement time. Below we return to this issue while discussing Fitts’s law.

2. Principles of Trajectory Planning and Minimal Movement Time

The presence of a redundant number of mechanical degrees of freedom in the motor system (Bernstein, 1967) raises the problem of choosing a unique trajectory of actual movement among a continuum of equally possible trajectories (Viviani & Flash, 1995). In this section, we discuss which restrictions are imposed onto movement duration by known principles of trajectory formation.

Whenever a working point (such as the tip of a finger or a pen) moves along a flat curvilinear trajectory, the time to traverse this trajectory depends on its curvature: the greater the curvature, the slower the motion, all other things being equal. Mathematically, this dependence is described by the empirical two-third power law (Lacquaniti, Terzuolo,

& Viviani, 1983; Viviani & Flash, 1995), which is considered to be one of several kinematic invariants (Dounskaia, 2007).

Some researchers consider the two-third power law as a principle used by the central nervous system (CNS) to form (or select) a movement trajectory (Viviani & Flash, 1995; Polyakov, Stark, Drori, Abeles, & Flash, 2009). Therefore, one might expect that the two-third power law reflects the constraints imposed onto the shortest possible movement time by central processes. Let us take a closer look at the issue.

Assume that at any given moment of time, t , the working point moves with the velocity $V(t)$ along some curvilinear flat trajectory (as is the case during line drawing or handwriting) whose curvature at that moment equals $C(t)=R^{-1}(t)$. Here $R(t)$ corresponds to the radius of the curvature.

The two-third power law (2/3) reads either

$$V(t)=GC(t)^{2/3} \quad (1)$$

or

$$V(t)=GR(t)^{1/3}, \quad (2)$$

where G is a coefficient of proportionality.

Expressions (1) and (2) predict that the speed with which the trajectory is traced decreases as its curvature $C(t)$ grows. Therefore, the overall movement time along any trajectory characterized by the presence of segments of strong curvature is expected to be longer than the time required to move along a segment of a straight line of the same length. Is it possible to determine the minimum movement time based on the two-third power law? The answer is no. To understand why, consider a particular case of movement along a path of constant curvature, a circle of radius R_0 .

It follows from formula (2) that the circle would be traversed with a constant velocity of $V_0=GR_0^{1/3}$. The period T of the circular motion can be easily determined by dividing the circumference $2\pi R_0$ by the velocity V_0 :

$$T=2\pi R_0/V_0=2\pi R_0/GR_0^{1/3}. \quad (3)$$

Substituting $V_0=GR_0^{1/3}$ into expression (3), we finally obtain:

$$T=\frac{1}{G}\frac{2\pi R_0}{R_0^{1/3}}=\frac{2\pi}{G}R_0^{2/3}. \quad (4)$$

If G is considered to be a universal constant then it follows from expression (4) that, first, time T is fixed given a fixed radius R_0 (i. e. a circle of a given radius could be traversed in a unique way which takes the time given by formula (4)). Second, movement time can be made arbitrarily short by reducing the radius of the circle to zero. Neither outcome of the formula (4) can be taken seriously. If G is allowed to depend on the trajectory length (Viviani & Flash, 1995), then the two-third power law loses its predictive power and remains no more than a tool for data approximation. Finally, if following Dounskaia's suggestion (2007), one assumes that G is proportional to the frequency of cyclic movement (see Expression 10 in the cited paper); that is, if $G=K/T$, then expression (4) does not contain time T . Therefore we conclude that the two-third power law is of no help in an attempt to determine the minimum movement time.

Are there theoretical models of motor control and trajectory formation that are capable of shedding light on the origin of the minimum movement duration? As pointed out by Tanaka and co-authors (Tanaka, Krakauer & Qian, 2006), movement time is considered to be an externally determined parameter. Indeed, this is the case in the motor program approach (Morasso & Mussa-Ivaldi, 1982; Rosenbaum, Kenny, & Derr, 1983; Schmidt, 1975; Schmidt, 2003), in the equilibrium point hypothesis (Levin, Feldman, Milner, & Lamarre, 1992; Feldman, 2011), in the framework of internal models (Kawato, 1999) and dynamic pattern (Haken, Kelso, & Bunz, 1985; Kelso, 2010) approaches, and in the most of the models that are based on the principles of optimal control (Harris & Wolpert, 1998; Diedrichsen, Shadmehr, & Ivry, 2010).

It is interesting to point out that perhaps the most popular model of optimal motor control, the minimum jerk model (Flash & Hogan, 1985; Todorov & Jordan, 1998), still predicts a certain functional relationship between the spatial extent of a movement and its duration (although it takes movement time as external prescribed parameter).

Indeed, in the case of one-dimensional motion, the minimum jerk model gives the following expression for the minimum of the jerk value (Viviani & Flash, 1995; Engelbrecht, 2001):

$$J_{min}=60D^2T^{-5}\left(6-2A_0T^2/D+A_0^2T^4/5D^2\right), \quad (5)$$

where D corresponds to movement amplitude, T stands for movement time, and A_0 denotes an initial acceleration value. For a discrete movement, $A_0=0$, the expression (5) simplifies to $J_{min}=360D^2T^{-5}$. It follows from here that movement time is proportional to its amplitude raised to 2/5 power: $T=Q_{disc}D^{2/5}$, where Q_{disc} is a coefficient of proportionality. Quite similarly, for fast reciprocal movements whose law of motion is almost sinusoidal, a maximum of acceleration is reached at the moment when the position maximally departs from the equilibrium point (i.e. position equals amplitude). In that case, the smallest J value is reached at $A_0=5D/T^2$, which gives $J_{min}=60D^2T^{-5}$. Thus, the duration of a single cycle of oscillatory motion, just like in the case of discrete movement, is directly proportional to the amplitude of that motion raised into 2/5 power: $T=Q_{cont}D^{2/5}$, with Q_{cont} being the coefficient of proportionality.

Such one-to-one functional relationship $T\sim D^{2/5}$ between movement time and its amplitude means that formally, movement time can be made arbitrarily small by reducing the amplitude of that motion, just like in the expression (4). Therefore, similar to the case of circular motion governed by the two-third power law which we considered above, in the case of motion obeying the minimum jerk rule the minimum for the movement duration cannot be derived from the model and should be determined from the outside.

3. Minimum Duration of Movement and Its Spatial Accuracy: Fitts's Law

A research area that has close connections to the issue of minimal movement time and maximal sequence rate is the study of speed-accuracy tradeoff, or the reciprocal rela-

tionship between movement velocity and the spatial accuracy with which it has to be executed. The simplest movement task for which this relationship holds true is known as Fitts's task. This task assumes that a movement of a given spatial extent must be executed as quickly as possible, conditioned on the movement ends within a spatial target of a given size.

Suppose that human subjects cyclically move a stylus between two strips of width D separated by the distance W . Mathematically, the relationship between the required spatial accuracy and movement time is given by Fitts's law (Fitts, 1954; Schmidt et al., 1979; Meyer, Abrams, Kornblum, Wright, & Keith Smith, 1988; Smits-Engelsman, Van Galen, & Duysens, 2002) which is shown here in its original form:

$$T = T_0 + B \log_2 \left(\frac{2D}{W} \right). \quad (6)$$

Here T_0 denotes a physiological limit for the duration of a simple free movement whose spatial accuracy is not constrained in any way. This duration, just like coefficient B , is an empirical parameter. The required spatial

accuracy affects movement time via the value $ID = \log_2 \left(\frac{2D}{W} \right)$ known as index of difficulty. This index increases with growing movement extent D and decreasing size W of the spatial target.

The empirically established expression (6) allows for predicting the movement time for a broad but still limited class of discrete linear (one dimensional) movements when spatial accuracy of their start and end positions are explicitly given. Problems are encountered when one tries to apply Fitts's law to flat curvilinear movements such as those used in handwriting: in that case, it is not as clear what should be taken as D and W .

Note that Fitts's law (6) originates not as a result of some process that lasts longer for more precise movements, but from a necessity to reduce the speed of movement in order to meet the precision requirements. Thus, the smallest possible movement time depends on a compensatory factor. It should be pointed out that a restriction on the minimal movement duration appears if movement variability is explicitly taken into account. Accordingly, almost all attempts at deriving Fitts's law from some general principles were based on an essential premise of the presence of noise in the motor system (Meyer et al., 1988; Plamondon & Alimi, 1997; Harris & Wolpert, 1998; Tanaka et al., 2006; Qian, Jiang, Jiang, & Mazzoni, 2013).

One possible exception to the above rule is when the motor system is considered to be a dynamic system, a movement is modeled by the time evolution of that dynamic system, and the minimal duration of the movement is related to the loss of stability by that system. For example, Alexandrov and co-authors (Alexandrov, Mergner, Frolov, Hettich, & Muraviev, 2013) have studied a model dynamic system that describes the natural synergies of the human body in the standing position. They showed that, if the transport delay was taken into account, this model dynamic system lost its stability which resulted in a complete disruption of the planned movement. Therefore, the limit imposed on the minimum movement duration was caused not by some source of variability but

by the arrangement of the entire dynamic system. Nonetheless, even in this case, the internal noise in the system should reveal itself in growing movement variability as the still stable system approaches the point of stability loss.

4. Executing Motor Sequences in Maximal Tempo and Time Taken by Central Processes

In the motor repertoire of humans, simple isolated movements along linear or curvilinear paths are greatly outnumbered by movement sequences of differing complexity. Naturally, the shortest attainable movement duration for each of the separate movements that constitute a sequence depends on the compensatory and time-consuming factors considered in the above sections.

Arranging several movements into a sequence causes new effects: the durations of the constituents become sensitive to several factors related to the structure of the sequence. For example, it is known that the duration of a movement that belongs to a sequence depends on the sequence length (Sternberg, Monsell, Knoll, & Wright, 1978; Rhodes, Bullcock, Verwey, Averbeck, & Page, 2004) and is affected by how the movements performed by different effectors are combined (Rosenbaum et al., 1983) and coordinated (Peper, Beek, & van Wieringen, 1995).

In an overwhelming majority of experimental studies, executing a motor sequence with maximal speed is used in the experimental design as the condition that allows for gaining valuable information about the internal representation of the sequence and cognitive processes, both those taking place during sequence execution and those preceding it. As a consequence of that approach, the central factors that determine the overall duration of the sequence and timing of its units are time-consuming by their nature. In other words, the slowing down of general execution as well as increased execution time of separate units of the sequence are linked to the time taken by central processes. Some examples of the central process affecting sequence timing include a memory search for a subprogram for a sequence element (Sternberg et al., 1978), passing control to the next node of a tree-like hierarchical motor program while traversing it (Rosenbaum et al., 1983), and competition of simultaneously activated nodes in the framework of a competitive queuing model (CQ-model) of maintaining serial order. Consideration of these processes which we refer to in this paper as the time-consuming factor is beyond the scope of the present work. These processes are discussed in detail in a comprehensive review by Rhodes and co-authors (Rhodes et al., 2004) and in a study by Verwey and co-authors (Verwey, Shea, & Wright, 2015).

In the rest of the paper, we try to show that besides the aforementioned time-consuming factor, the fastest rate of sequence execution also depends on the compensatory factor, i.e. the need for purposeful regulation of durations of separate movements in order to keep other sequence parameters within some meaningful range. In that regard, movement sequences are no different from isolated movements: both compensatory and time-consuming factors affect movements of each of the two classes.

5. Controlling Movement Duration is a Way of Providing Equal Chances of Success for Motor Sequences of Different Lengths

Increasing movement variability (reduction of its spatial accuracy, in particular) as the duration of the movement decreases leads to a higher probability of committing an error and therefore missing the movement goal. For example, it may happen that a human subject misses the spatial target of width W while performing the Fitts's task, or an attempt to check an e-mail inbox fails because a wrong key is pressed while entering the password.

If several movements are arranged into a sequence and increasing the rate of execution of the sequence is accomplished by reducing the durations of the units of the sequence (but not by shortening pauses between the units), then the higher execution rate leads to a higher probability of making a mistake while executing each of the constituent movements. Meanwhile, there are many situations when committing even a single error during execution of a sequence makes the sequence completely useless (such as when playing a piece of music or dialing a telephone number). Therefore, in these cases there is a need for keeping the error probability at a low enough level for long as well as short sequences.

Let us consider how keeping a certain low level of error probability would affect the execution rate of a sequence consisting of N identical discrete movements. Let us assume that the probability of committing an error during the sequence execution should not exceed α . Below we use symbol p_e to denote the probability of committing an error during the execution of a single movement belonging to a sequence.

In practical terms, the condition for successful execution of a single movement reads $p_e \leq \alpha$. Keeping the probability of erroneous execution of the entire sequence at α level means that the probability P_1 of encountering at least one error does not exceed α . The probability P_1 is easily com-

puted if errors are statistically independent. In that case, the probability that no error occurs in each of N units is $(1-p_e)^N$, and the probability of a complimentary event, i.e. the presence of at least one error, is $P_1 = 1 - (1-p_e)^N$. At small p_e values, the approximation $P_1 = Np_e$ holds almost true. Hence, keeping P_1 at a constant level of α requires that a growth in sequence length N would be accompanied by a reduction in the probability p_e of committing an error; that is, p_e should be inversely proportional to N : $p_e = \alpha/N$.

It is easy to see that if p_e monotonically grows as the movement duration T gets shorter (exactly the case for the source of errors of peripheral origin which were addressed in Section 1), then it follows from the relationship $p_e = \alpha/N$ that maintaining $P_1 = \alpha$ while N increases is possible only by increasing T . It is worth stressing that one does not need to know an exact $p_e(T)$ function. It is sufficient to assume that at a given movement amplitude, the probability p_e is a monotonically decreasing function of duration $p_e = h(T)$, such as shown in Figure 2A. With this choice of function, duration T monotonically decreases as probability p_e grows from 0 to 1 (Figure 2B), and therefore it monotonically increases with the growth of the

inverse value of $\frac{1}{p_e}$ (Figure 2C). Since it follows from

$p_e = \alpha/N$ that $\frac{1}{p_e} = \frac{N}{\alpha}$, the movement time T monotonically

increases with a greater sequence length N . The latter

effect is clearly seen from the T of $\frac{1}{p_e}$ plot (Figure 2C),

on which points corresponding to $\frac{1}{p_e} = \frac{N}{\alpha}$ for $N = 1, 2, \dots, 5$

are plotted as circles.

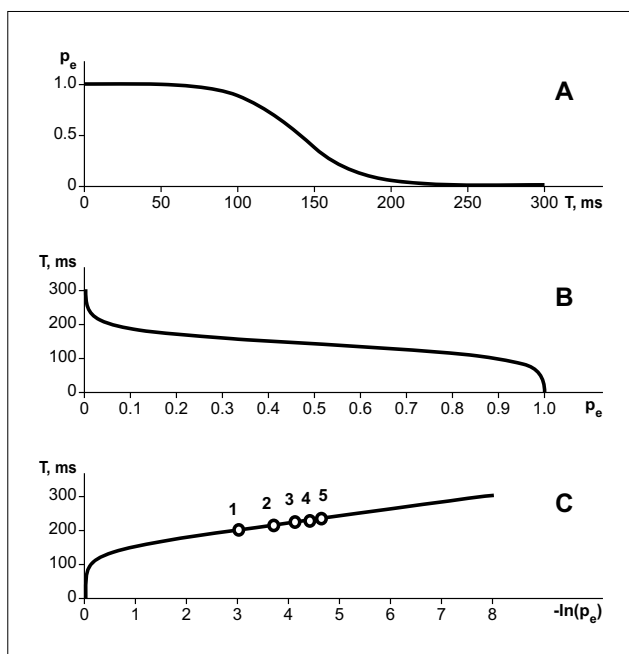


Figure 2. The duration T of a single movement grows with the number N of movements in the sequence. **A.** The probability p_e of making an error while executing a single movement as a function of the duration T of that movement (in milliseconds); **B.** The duration T as a function of probability p_e ; **C.** The duration T as a function of the probability of logarithm of

$$\frac{1}{p_e},$$

i.e. the inverse of probability p_e . Circles shown on the T vs. $-\log(p_e)$ correspond to a fixed probability P_1 of making at least one mistake in the sequence of N identical movements ($N = 1, 2, \dots, 5$) and decreasing probability

$$p_e = \frac{\alpha}{N}$$

($\alpha = .05$) of committing an error during execution of each of the movements. The plots shown on **B** and **C** are derived from the curve shown on **A**. The latter is computed according to the formula

$$p_e = \frac{1}{1 + e^{g(T-T_0)}}$$

with $g = 0.05$ and $T_0 = 140$ as parameters.

Thus, it is possible that the reduction in sequence execution rate that accompanies the growth of a sequence length — a well established effect usually attributed to a longer duration of cognitive processing (Rhodes et al., 2004; Abrahamse, Ruitenberg, Kleine, & Verwey, 2013; Verwey et al., 2015) — might be a consequence of quite a different cause: the need to maintain an error probability below a certain level.

6. Concluding Remarks

In the previous section we considered the effect of the reduction of a motor sequence execution rate that occurs as a sequence gets longer. We considered the case in which this effect is caused exclusively by the necessity to provide a certain level of flawless performance, with a slowing of individual movements the only way to achieve that. With regard to this effect, the following has to be pointed out.

Whenever an isolated simple movement is executed, the probability of committing an error is determined by the nature of central and peripheral processes underlying execution of the movement. The increase in error probability resulting in a compensatory adjustment of a movement duration has a completely different cause. It is not related to any CNS process and in fact has nothing to do with cognitive processes. The probability of committing at least one error when several movements are arranged into a single sequence grows with a higher number of movements. The same holds true for any processes or event of an arbitrary nature; the phenomenon is not specific to movements. This effect is similar to the greater type I error rate found when the number of statistical tests increases. Accordingly, the compensation of this unwelcome increase by way of a reduced execution rate is similar to applying Bonferroni correction.

Since the compensatory factor acts by keeping the probability of successful performance at a given level, the question arises as to how the CNS estimates probability. An obvious candidate is the course of learning during which the success rate of multiple attempts to perform a motor sequence is estimated. The prediction that is based on probability estimation plays a prominent role in motor planning and in executing movements in conditions of uncertainty (Bays & Wolpert, 2007).

In Section 5, we considered a simple case of a motor sequence consisting of identical elementary movements, with sequence length being the only parameter of sequence complexity. In more realistic cases, a sequence might be composed of non-identical movements (movements executed by different effectors, movements requiring different spatial accuracy, or a mixture of movements that do and do not need to be coordinated to some external sensory events) that are different with respect to the form of $p_e = h(T)$ function, i.e. the function that shows how the error probability depends on movement time. Sequences of this sort are part of many everyday activities, such as playing a piece of music or knitting. Keeping a certain probability of flawless execution of these sequences may require tuning of the duration for each element. In turn, the latter may cause the timing of sequence elements executed at the highest possible rate to become sensitive to sequence structure and complex-

ity. Additionally, the duration of a movement embedded in the sequence may differ from the duration of that movement executed separately.

It should be mentioned that the mechanism of muscular force development (see Section 1) is not the only contributing factor for compensatory slowing down of a sequence execution rate. A similar reduction in execution rate should be expected whenever a shortening of movements results in a greater error rate, no matter where the source of errors resides: in the periphery or the central divisions of the motor system. It seems that the compensatory adjustment of the fastest attainable sequence production rate that is caused by a growing sequence length can be considered as a special instance of the general speed-accuracy tradeoff principle that applies not only to the domain of relatively simple motor sequences but also to cognitive processes (Wickelgren, 1977; Heitz, 2014).

The presence of several factors affecting the maximum production rate of a motor sequence causes some uncertainty in the interpretation of experimental data. When studying the spatio-temporal structure of a motor sequence executed at its fastest rate, it must be determined to which extent each of the two factors, time-consuming and compensatory, contributes to the timing of the sequence. Typical developmental and clinical studies must take into consideration the fact that the compensatory factor may be of importance whenever there is a need to compare two experimental groups whose participants differ not only with respect to their putative motor control capabilities but the level of variability of their motor output.

References

- d'Avella, A., & Lacquaniti, F. (2013). Control of reaching movements by muscle synergy combinations. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 7, 42:1–7. doi:10.3389/fncom.2013.00042
- Abrahamse, E.L., Ruitenberg, M.F.L., De Kleine, E., & Verwey, W.B. (2013). Control of automated behavior: Insights from the discrete sequence production task. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7(82), 1–16. doi:10.3389/fnhum.2013.00082
- Adam, A., & De Luca, C.J. (2003). Recruitment order of motor units in human vastus lateralis muscle is maintained during fatiguing contractions. *Journal of Neurophysiology*, 90(5), 2919–2927. doi:10.1152/jn.00179.2003
- Alexandrov, A.V., Mergner, T., Frolov, A.A., Hettich, G., & Muraviev, I.P. (2013). Stable control of posture and movements in standing humanoid using a human-inspired natural synergies concept. *Russian Journal of Biomechanics*, 17(1), 94–109. (In Russian).
- Bays, P.M., & Wolpert, D.M. (2007). Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability. *The Journal of Physiology*, 578(2), 387–396. doi:10.1113/jphysiol.2006.120121
- Bernstein, N.A. (1967). *The co-ordination and regulation of movements*. Oxford: Pergamon Press.
- Bullock, D. (2004). Adaptive neural models of queuing and timing in fluent action. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(9), 426–433. doi:10.1016/j.tics.2004.07.003
- Diedrichsen, J., Shadmehr, R., & Ivry, R.B. (2010). The coordination of movement: Optimal feedback control and beyond. *Trends in Cognitive Sciences*, 14(1), 31–39. doi:10.1016/j.tics.2009.11.004
- Dounskaia, N. (2007). Kinematic invariants during cyclical arm movements. *Biological Cybernetics*, 96(2), 147–163. doi:10.1007/s00422-006-0109-1

- Dounskaia, N., Van Gemmert, A. W. A., & Stelmach, G. E. (2000). Interjoint coordination during handwriting-like movements. *Experimental Brain Research*, 135(1), 127–140. doi:10.1007/s002210000495
- Engelbrecht, S. E. (2001). Minimum principles in motor control. *Journal of Mathematical Psychology*, 45(3), 497–542. doi:10.1006/jmps.2000.1295
- Feldman, A. G. (2011). Space and time in the context of equilibrium-point theory. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 2(3), 287–304. doi:10.1002/wcs.108
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47(6), 381–391. doi:10.1037/h0055392
- Flash, T., & Hogan, N. (1985). The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model. *Journal of Neuroscience*, 5(7), 1688–1703.
- Freund, H.-J. (1986). Time control of hand movements. In H. J. Freund, U. Büttner, B. Cohen, & J. Noth (Eds.), *The oculomotor and skeletal-motor systems. Progress in brain research. Vol. 64, Vol. 64.* (pp. 287–294). Elsevier. doi:10.1016/s0079-6123(08)63423-8
- Freund, H.-J., & Büdingen, H. J. (1978). The relationship between speed and amplitude of the fastest voluntary contractions of human arm muscles. *Experimental Brain Research*, 31(1), 1–12. doi:10.1007/bf00235800
- Gielen, C. C., Van den Oosten, K., & Pull ter Gunne, F. (1985). Relation between EMG activation patterns and kinematic properties of aimed arm movements. *Journal of Motor Behavior*, 17(4), 421–442. doi:10.1080/00222895.1985.10735359
- Guiard, Y. (1993). On Fitts's and Hooke's laws: Simple harmonic movement in upper-limb cyclical aiming. *Acta Psychologica*, 82(1), 139–159. doi:10.1016/0001-6918(93)90009-g
- Gurfinkel, V. S., Ivanenko, Y. P., & Levik, Y. S. (1999). Sootnoshenie sila-zhestkost skeletnoi myshtcy zavisit ot urovnia aktivatsii sokratitel'nogo apparata i predystorii sokrashcheniia [Relationship between the strength and stiffness of the skeletal muscle depends on the level of activation of the contractile apparatus and on contraction prehistory]. *Fiziologiya Cheloveka*, 25(3), 95–101. (In Russian).
- Gurfinkel, V. S., Levik, Y. S., & Polyakov, A. V. (1988). Izmeneniia mekhanicheskikh parametrov odinochnogo sokrashcheniia skeletnoi myshtcy cheloveka pri razlichnykh rezhimakh aktivatsii [Variation of mechanical parameters of the single contraction of the human skeletal muscle in different activation states]. *Fiziologiya Cheloveka*, 14(6), 1001–1007. (In Russian).
- Haken, H., Kelso, J. S., & Bunz, H. (1985). A theoretical model of phase transitions in human hand movements. *Biological Cybernetics*, 51(5), 347–356. doi:10.1007/bf00336922
- Hamilton, A. F., Jones, K. E., & Wolpert, D. M. (2004). The scaling of motor noise with muscle strength and motor unit number in humans. *Experimental Brain Research*, 157(4), 417–430. doi:10.1007/s00221-004-1856-7
- Harris, C. M., & Wolpert, D. M. (1998). Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, 394(6695), 780–784.
- Heitz, R. P. (2014). The speed-accuracy tradeoff: History, physiology, methodology, and behavior. *Frontiers in Neuroscience*, 8, 150:1–19. doi:10.3389/fnins.2014.00150
- Henneman, E. (1957). Relation between size of neurons and their susceptibility to discharge. *Science*, 126(3287), 1345–1347. doi:10.1126/science.126.3287.1345
- Heuer, H., & Schulna, R. (2002). Phasing of muscle activity during rapid finger oscillations. *Journal of Motor Behavior*, 34(3), 277–289. doi:10.1080/00222890209601946
- Hogan, N., & Sternad, D. (2007). On rhythmic and discrete movements: reflections, definitions and implications for motor control. *Experimental Brain Research*, 181(1), 13–30.
- Hogan, N., & Sternad, D. (2012). Dynamic primitives of motor behavior. *Biological Cybernetics*, 106(11-12), 727–739. doi:10.1007/s00422-012-0527-1
- Jackson, C. V. (1953). Differential finger tapping rates. *The Journal of Physiology*, 122(3), 582–587. doi:10.1113/jphysiol.1953.sp005022
- Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, 9(6), 718–727. doi:10.1016/s0959-4388(99)00028-8
- Keele, S. W., Ivry, R. I., & Pokorný, R. A. (1987). Force control and its relation to timing. *Journal of Motor Behavior*, 19(1), 96–114. doi:10.1080/00222895.1987.10735402
- Kelso, S. (2010). Instabilities and phase transitions in human brain and behavior. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4, 23:1–2. doi:10.3389/fnhum.2010.00023
- Kurgansky, A. V., & Podlepa, A. S. (1998). Zavisimost vremennykh kharakteristik ritmicheskikh dvizhenii ot ikh strukturnoi slozhnosti [Temporal characteristics of the rhythmic movements as a function of their structural complexity]. *Moscow University Psychology Bulletin*, (3), 16–28. (In Russian).
- Lacquaniti, F., Terzuolo, C., & Viviani, P. (1983). The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychologica*, 54(1), 115–130. doi:10.1016/0001-6918(83)90027-6
- Levin, M. F., Feldman, A. G., Milner, T. E., & Lamarre, Y. (1992). Reciprocal and coactivation commands for fast wrist movements. *Experimental Brain Research*, 89(3), 669–677. doi:10.1007/bf00229891
- McAuley, J. D., Jones, M. R., Holub, S., Johnston, H. M., & Miller, N. S. (2006). The time of our lives: Life span development of timing and event tracking. *Journal of Experimental Psychology: General*, 135(3), 348–367. doi:10.1037/0096-3445.135.3.348
- McNulty, P. A., Falland, K. J., & Macefield, V. G. (2000). Comparison of contractile properties of single motor units in human intrinsic and extrinsic finger muscles. *The Journal of Physiology*, 526(2), 445–456. doi:10.1111/j.1469-7793.2000.t01-2-00445.x
- Meyer, D. E., Abrams, R. A., Kornblum, S., Wright, C. E., & Keith Smith, J. E. (1988). Optimality in human motor performance: Ideal control of rapid aimed movements. *Psychological Review*, 95(3), 340–370. doi:10.1037//0033-295x.95.3.340
- Milner-Brown, H. S., Stein, R. B., & Yemm, R. (1973). The orderly recruitment of human motor units during voluntary isometric contractions. *The Journal of Physiology*, 230(2), 359–370. doi:10.1113/jphysiol.1973.sp010192
- Morasso, P. (1981). Spatial control of arm movements. *Experimental Brain Research*, 42(2), 223–227. doi:10.1007/bf00236911
- Morasso, P., & Mussa-Ivaldi, F. A. (1982). Trajectory formation and handwriting: A computational model. *Biological Cybernetics*, 45(2), 131–142. doi:10.1007/bf00335240
- Nelson, W. L. (1983). Physical principles for economies of skilled movements. *Biological Cybernetics*, 46(2), 135–147. doi:10.1007/bf00339982
- Peper, C. E., Beek, P. J., & van Wieringen, P. C. W. (1995). Multi-frequency coordination in bimanual tapping: Asymmetrical coupling and signs of supercriticality. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21(5), 1117–1138. doi:10.1037//0096-1523.21.5.1117
- Plamondon, R., & Alimi, A. M. (1997). Speed/accuracy tradeoffs in target-directed movements. *Behavioral and Brain Sciences*, 20(02), 279–303. doi:10.1017/s0140525x97001441
- Polyakov, F., Stark, E., Drori, R., Abeles, M., & Flash, T. (2009). Parabolic movement primitives and cortical states: Merging optimality with geometric invariance. *Biological Cybernetics*, 100(2), 159–184. doi:10.1007/s00422-008-0287-0
- Qian, N., Jiang, Y., Jiang, Z.-P., & Mazzoni, P. (2013). Movement duration, Fitts's law, and an infinite-horizon optimal feedback control model for biological motor systems. *Neural Computation*, 25(3), 697–724. doi:10.1162/neco_a_00410
- Rhodes, B. J., Bullock, D., Verwey, W. B., Averbeck, B. B., & Page, M. P. A. (2004). Learning and production of movement sequences: Behavioral, neurophysiological, and modeling perspectives. *Human Movement Science*, 23(5), 699–746. doi:10.1016/j.humov.2004.10.008
- Rome, L. C., & Lindstedt, S. L. (1998). The quest for speed: Muscles built for high-frequency contractions. *Physiology*, 13(6), 261–268.

- Rosenbaum, D. A., Kenny, S. B., & Derr, M. A. (1983). Hierarchical control of rapid movement sequences. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 9(1), 86–102. doi:10.1037//0096-1523.9.1.86
- Schmidt, R. A. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychological Review*, 82(4), 225–260. doi:10.1037/h0076770
- Schmidt, R. A. (2003). Motor schema theory after 27 years: Reflections and implications for a new theory. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, 74(4), 366–375. doi:10.1080/02701367.2003.10609106
- Schmidt, R. A., Zelaznik, H., Hawkins, B., Frank, J. S., & Quinn Jr, J. T. (1979). Motor-output variability: A theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychological Review*, 86(5), 415–451. doi:10.1037//0033-295x.86.5.415
- Smits-Engelsman, B. C. M., Van Galen, G. P., & Duysens, J. (2002). The breakdown of Fitts' law in rapid, reciprocal aiming movements. *Experimental Brain Research*, 145(2), 222–230. doi:10.1007/s00221-002-1115-8
- Sternberg, S., Monsell, S., Knoll, R. L., & Wright, C. E. (1978). The latency and duration of rapid movement sequences: Comparisons of speech and typewriting. In G. E. Stelmach (Ed.), *Information processing in motor control and learning* (pp. 117–152). New York: Academic Press. doi:10.1016/b978-0-12-665960-3.50011-6
- Tanaka, H., Krakauer, J. W., & Qian, N. (2006). An optimization principle for determining movement duration. *Journal of Neurophysiology*, 95(6), 3875–3886. doi:10.1152/jn.00751.2005
- Thomas, C. K., Bigland-Ritchie, B., Westling, G., & Johansson, R. S. (1990). A comparison of human thenar motor-unit properties studied by intraneural motor-axon stimulation and spike-triggered averaging. *Journal of Neurophysiology*, 64(4), 1347–1351.
- Tobalske, B. W., Biewener, A. A., Warrick, D. R., Hedrick, T. L., & Powers, D. R. (2010). Effects of flight speed upon muscle activity in hummingbirds. *Journal of Experimental Biology*, 213(14), 2515–2523.
- Todorov, E., & Jordan, M. I. (1998). Smoothness maximization along a predefined path accurately predicts the speed profiles of complex arm movements. *Journal of Neurophysiology*, 80(2), 696–714.
- Ulrich, R., & Wing, A. M. (1991). A recruitment theory of force-time relations in the production of brief force pulses: The parallel force unit model. *Psychological Review*, 98(2), 268–294. doi:10.1037//0033-295x.98.2.268
- Verwey, W. B., Shea, C. H., & Wright, D. L. (2015). A cognitive framework for explaining serial processing and sequence execution strategies. *Psychonomic Bulletin Review*, 22(1), 54–77. doi:10.3758/s13423-014-0773-4
- Viviani, P., & Flash, T. (1995). Minimum-jerk, two-thirds power law, and isochrony: Converging approaches to movement planning. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21(1), 32–53. doi:10.1037//0096-1523.21.1.32
- Wallace, S. A. (1981). An impulse-timing theory for reciprocal control of muscular activity in rapid, discrete movements. *Journal of Motor Behavior*, 13(3), 144–160. doi:10.1080/00222895.1981.10735245
- Wickelgren, W. A. (1977). Speed-accuracy tradeoff and information processing dynamics. *Acta Psychologica*, 41(1), 67–85. doi:10.1016/0001-6918(77)90012-9

теоретические сообщения

О факторах, определяющих максимально быстрый темп выполнения двигательных последовательностей

Андрей Васильевич Курганский

Институт возрастной физиологии Российской академии образования, Москва, Россия

Аннотация. Максимально быстрый темп выполнения двигательных последовательностей определяется двумя факторами: (1) наличием в составе этих движений таких процессов периферийной или центральной природы, продолжительность которых не может быть сокращена ниже определенного предела (затратный фактор), и (2) целенаправленным управлением длительностью движений и темпом их следования с целью удержания в заданных пределах вероятности успешного выполнения всей последовательности как целого (компенсаторный фактор). Компенсаторный фактор обычно не принимают в расчет при анализе временной структуры двигательных последовательностей, выполняемых в максимально быстром темпе. Между тем его необходимо учитывать, поскольку, как показано в настоящей работе, снижение максимально быстрого темпа выполнения двигательной последовательности при увеличении ее длины — эффект, который обычно относили на счет затрат времени на когнитивные процессы, — может объясняться целенаправленным снижением длительности входящих в последовательность движений, то есть действием компенсаторного фактора.

Контактная информация: Андрей Васильевич Курганский, akurg@yandex.ru, 119121 Москва, ул. Погодинская, д. 8, корп. 2.

Ключевые слова: двигательные последовательности, длительность движения, максимально быстрый темп, закон Фитса, управление движениями, двигательное научение

© 2016 Андрей Васильевич Курганский. Данная статья доступна по лицензии [Creative Commons “Attribution” \(«Атрибуция»\) 4.0. всемирная](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), согласно которой возможно неограниченное распространение и воспроизведение этой статьи на любых носителях при условии указания автора и ссылки на исходную публикацию статьи в данном журнале в соответствии с канонами научного цитирования.

Благодарности. Автор признателен анонимным рецензентам за ценные комментарии и предложения.

Статья поступила в редакцию 5 февраля 2016 г.

Введение

Одним из требований, предъявляемых к двигательной системе человека природными и социальными условиями его существования, является достижение экстремальных значений одних параметров движений при соблюдении определенных ограничений на другие параметры. Часто требуется минимизировать время выполнения двигательной задачи при неизменном уровне успешности ее выполнения — типичная ситуация при формировании различных профессиональных (увеличение производительности трудовых операций)

и спортивных (достижение рекордной быстроты) навыков. Возникает вполне естественный вопрос о том, что ограничивает длительность отдельных движений и не позволяет увеличить темп выполнения двигательных последовательностей выше определенного предела.

В настоящей работе мы постараемся показать, что максимально быстрый темп выполнения двигательных последовательностей определяется двумя факторами. Прежде всего, длительность всей последовательности движений ограничена снизу наличием в составе этих движений таких процессов периферийной или центральной природы, продолжительность которых

не может быть сокращена ниже определенного предела. Совокупность этих процессов составляет то, что мы будем называть затратным фактором, влияющим на максимально быстрый темп выполнения последовательности движений.

Сокращение длительности отдельных движений и увеличение темпа выполнения составленной из них последовательности может приводить к снижению успешности выполнения двигательной задачи. В этом случае можно говорить о том, что максимальный темп выполнения последовательности ограничивается компенсаторным фактором, подразумевая под этим целенаправленное увеличение длительности отдельных движений и снижение темпа их следования с целью удержания в заданных пределах вероятности успешного выполнения всей последовательности.

Дальнейший текст статьи разбит на секции. В первой секции мы остановимся на описанных в литературе затратных и компенсаторных факторах, ограничивающих минимальное время движений и связанных с процессами, протекающими на двигательной периферии. Вторая секция посвящена вопросу о том, могут ли существующие модели управления движениями и формирования траектории помочь в выявлении факторов центральной природы, ограничивающих время выполнения движений. В третьей секции обсуждается реципрокная связь между длительностью движения и его пространственной точностью. Эта реципрокная связь рассматривается как пример компенсаторного ограничения длительности движения. Содержанием четвертой секции является обсуждение связи длительности центральных процессов в двигательной системе и максимально быстрого темпа выполнения двигательных последовательностей. В пятой секции, взяв в качестве примера последовательность одинаковых дискретных движений, мы покажем, что максимально быстрый темп выполнения двигательной последовательности определяется не только затратным фактором (длительностью процессов), но и требует учета компенсаторного фактора — целенаправленного снижения темпа выполнения последовательности, необходимого для поддержания ее успешного выполнения.

1. Ограничения на длительность простых движений, возникающие на периферическом уровне двигательной системы

Интенсивные исследования, выполненные в основном в 70–80 годах прошлого века, позволили выявить основные физиологические ограничения, налагаемые на минимальное время простого однокоординатного движения (вроде сгибания-разгибания руки в локтевом суставе) сократительными свойствами мышц и биомеханикой эффекторов (Freund, Büdingen, 1978; Gielen et al., 1985; Wallace, 1981). Эти ограничения непосредственно связаны с конечной и несократимой ниже определенного предела продолжительностью генерации усилия в мышцах и опосредованно — с ограниченностью и вариативностью развиваемого ими усилия.

Рассмотрим этот вопрос подробнее. Прежде всего, отметим, что простые движения могут быть дискретными или ритмическими (подробно этот вопрос разбирается в Hogan, Sternad, 2012 и Hogan, Sternad, 2007). Дискретное движение начинается из состояния покоя и заканчивается им же. К простым дискретным движениям обычно относят однокоординатные движения (сгибание или разгибание руки в локтевом или луче-запястном суставе). Ритмические движения образуются за счет циклического повторения некоторого фрагмента. При этом смежные повторы этого фрагмента не отделяются состоянием покоя (в противном случае возникло бы не ритмическое движение, а последовательность дискретных движений). К простым ритмическим движениям относят свободные или почти свободные периодические движения (осцилляции), такие как простой периодический таппинг (замыкания телеграфного ключа или барабанной дроби), вибраторы и движения, осуществляемые при быстрой штриховке. Простые движения характеризуются простой пространственной траекторией (например, прямолинейной или эллиптической) и незначительным числом задействованных механических степеней свободы.

Многочисленные эксперименты показали, что в условиях минимальных требований к пространственной точности средние по популяции величины длительности наиболее быстрого изолированного (дискретного) движения и периода (длительность одного цикла) простых ритмических движений, выполняемых в максимально быстром темпе, являются устойчивыми близкими к друг другу величинами, отличаясь друг от друга не более, чем на несколько десятков миллисекунд. Так, длительность наиболее быстрого изотонического дискретного движения составляет 152 мс (Freund, Büdingen, 1978). При выполнении простого периодического таппинга за счет подвижности в лучезапястном суставе длительность одного движения составляет 166 мс, а при выполнении таппинга указательным пальцем ведущей руки — 176 мс (Jackson, 1953). Близкие значения длительности интервала в таппинге получены и в других работах: 150 мс (Курганский, Подлепа, 1998) и 169 мс (McAuley et al., 2006). Длительность одного цикла максимально быстрых однокоординатных осцилляций составляет 167 мс (Heuer, Schulna, 2002); по другим данным выполнение в максимальном темпе цикла реципрокного движения вдоль прямой и период циклического рисования окружности занимают приблизительно 190 мс (Dounskaia et al., 2000).

Отметим, что законы механики как таковые не налагают непосредственных ограничений на максимальный темп циклических движений. В линейном приближении, справедливом при малых амплитудах движений, частота колебательных движений эффектора определяется исключительно частотой вынуждающей силы, которая зависит от темпа поступления моторных команд. Инерционные свойства движущейся конечности приводят к тому, что она действует как фильтр низких частот, и амплитуда циклического движения уменьшается с ростом частоты колебаний (Freund, 1986). Тем самым биомеханика все же может косвенно ограничить темп движений: осцилляции значительной амплитуды не могут быть выполнены

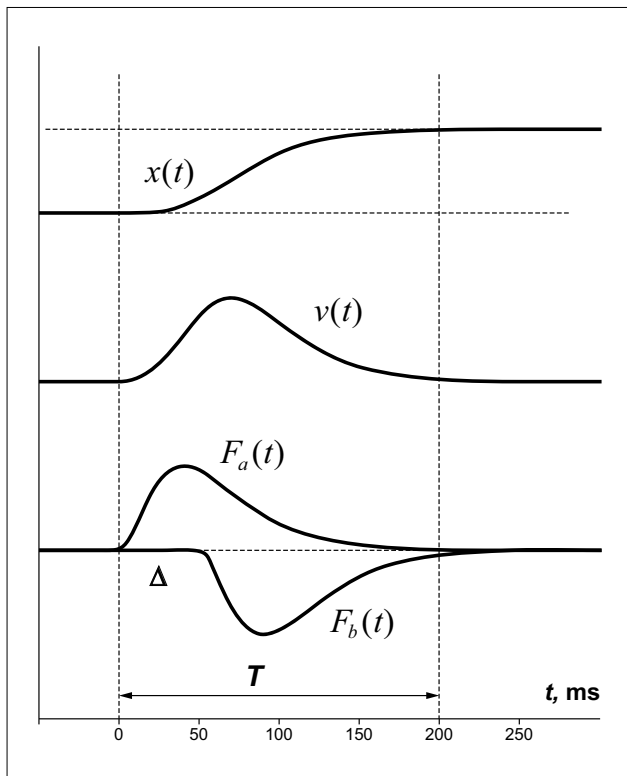


Рисунок 1. Временная структура быстрого однокоординатного движения заданной амплитуды. Схематически изображены ускоряющий $F_a(t)$ и задержанный относительно него на время Δ тормозящий $F_b(t)$ импульсы усилия (внизу), соответствующий им профиль мгновенной скорости $v(t)$ (в середине) и закон движения $x(t)$ (вверху).

со столь же высокой частотой, как и осцилляции малой амплитуды. Отметим, что здесь мы сталкиваемся с компенсаторным фактором: максимальный темп выполнения движения определяется не длительностью некоторого процесса, а необходимостью поддержания заданной амплитуды движения.

Основным периферическим затратным фактором, определяющим нижний физиологический предел времени движения, является процесс генерации мышечного усилия. Наиболее существенной здесь является динамика одиночного сокращения (twitch) двигательной единицы (ДЕ, motor unit), развиваемого в ответ на один спайк мотонейрона. Длительность одиночного сокращения определяется главным образом кальциевой кинетикой в отдельных мышечных волокнах. Она никак не контролируется нервной системой, то есть не может быть ни увеличена, ни уменьшена.

Действительно, минимальное время одиночного дискретного движения, а также частота различных осцилляторных движений тесно связаны с типичной длительностью одиночного сокращения. Так, рыбы-жабы (*Opsanus tau*) способны издавать звуки за счет быстрых (до 200 Гц) осциллирующих сокращений мышц, охватывающих плавательный пузырь, и столь высокая частота достигается за счет быстрого нервно-мышечного преобразования, при котором длительность одиночного сокращения составляет всего несколько миллисекунд (Rome, Lindstedt, 1998). Полет колибри также обеспечивается периодическим сокращением мышц (*pectoralis* и *supracoracoideus*) с высокой частотой за счет короткого единичного сокращения (12.5 мс) и короткой моторной

команды (всего один спайк мотонейрона) (Tobalske et al., 2010). В то же время длительность одиночных сокращений в мышцах рук человека гораздо больше. Например, для мышц кисти руки эти длительности лежат в диапазоне от 100 до 470 мс (Milner-Brown et al., 1973; Thomas et al., 1990; McNulty et al., 2000). Соответственно, дискретные и ритмические движения рук оказываются существенно менее быстрыми, чем в приведенных выше примерах.

Наиболее быстрые дискретные и циклические движения характеризуются также и максимально простой кинематической структурой. Действительно, наиболее быстрые дискретные движения характеризуются колоколообразным профилем мгновенной скорости (Morasso, 1981), то есть содержат всего одно субдвижение (рисунок 1). Быстрые циклические движения также не обнаруживают тонкой временной структуры, связываемой с наличием многих субдвижений, и приближаются к синусоидальным колебаниям (Guiard, 1993). В этом убеждают и электромиографические данные: в пределах одного цикла быстрого колебательного движения агонисты и антагонисты активируются всего один раз, развивая одну пару реципрокных усилий (Heuer, Schulna, 2002). Такая же картина характерна и для быстрого дискретного движения — с той разницей, что для дискретного движения характерна стабилизационная фаза, благодаря которой наблюдается характерный трехфазный профиль активации (Gielen et al., 1985).

Длительность изолированного дискретного движения определяется общей длительностью перекрывающихся во времени ускоряющего $F_a(t)$ и тормозящего $F_b(t)$ усилий, развиваемых в мышцах-синергистах (Nelson, 1983; Schmidt et al., 1979). Дискретное движение начинается с началом ускоряющего усилия и завершается по окончании тормозящего. Здесь принципиальное значение имеют как длительности импульсов $F_a(t)$ и $F_b(t)$, так и задержка Δ второго относительно первого (рисунок 1, нижний график). Минимальная длительность ускоряющего $F_a(t)$ и тормозящего $F_b(t)$ импульсов усилия определяется распределением длительностей единичных сокращений отдельных двигательных единиц (ДЕ) в мышцах, продолжительностью процесса рекрутирования ДЕ (Ulrich, Wing, 1991) и степенью синхронности процессов рекрутирования в мышцах-синергистах (d'Avella, Lacquaniti, 2013).

Процесс рекрутирования/дерекрутирования ДЕ, предполагающий определенный порядок, известный как “size principle” (Henneman, 1957), достаточно стереотипен и устойчив (Adam, De Luca, 2003) и, по-видимому, не может служить заметным резервом для сокращения длительности импульсного усилия. Хотя форма и длительность одиночного сокращения мышцы зависит от уровня постактивационной потенциации (Гурфинкель и др., 1988; 1999), в физиологически реалистичных условиях движения к пространственной цели и циклических движений эти параметры, по-видимому, достаточно стабильны.

Из рассмотренного выше следует, что сокращение длительности дискретного движения может быть достигнуто за счет сокращения длительности центральной команды (длительности цуга спайков мотонейрона), увеличения степени синхронности в работе

мышц-синергистов, а при минимальной длительности моторной команды и достижении полной синхронности — за счет сокращения задержки Δ тормозящего импульса $F_b(t)$ относительно $F_a(t)$ (Gielen et al., 1985).

При уменьшении задержки Δ возрастает степень перекрытия импульсов $F_a(t)$ и $F_b(t)$, и для сохранения заданной амплитуды движения в пространстве требуется компенсирующее увеличение амплитуды этих импульсов. Такая компенсация имеет свой физиологический предел и становится невозможной после вовлечения всех имеющихся ДЕ. Еще важнее то, что возрастание мышечного усилия сопровождается пропорциональным ростом его вариативности (Schmidt et al., 1979; Keele et al., 1987; Hamilton et al., 2004), что приводит к увеличению вероятности сбоя движения — такой ошибки, которая несовместима с двигательной целью (промах, недопустимое искажение траектории, мышечный спазм и т.п.). При этом вероятность сбоя быстро возрастает при уменьшении времени движения T , поэтому обеспечение успешного решения двигательной задачи при заданном допустимом уровне вероятности возникновения сбоя предполагает ограничение длительности движения. Ниже мы еще раз вернемся к этому вопросу при обсуждении закона Фиттса (Fitts, 1954).

2. Принципы формирования траектории и минимальное время движения

Одним из следствий наличия избыточного числа механических степеней свободы в двигательной системе (Bernstein, 1967) является проблема выбора актуальной траектории движения из множества потенциальных (Viviani, Flash, 1995). В этом разделе мы обсудим вопрос, какие ограничения на минимальную длительность движения налагают известные принципы формирования траектории движения.

Если движение рабочей точки (кончика пальца или пишущего кончика карандаша) происходит вдоль плоской криволинейной траектории, то оказывается, что время движения вдоль такой траектории существенно зависит от ее кривизны: чем больше кривизна, тем медленнее, при прочих равных, оказывается движение. Это соотношение описывается эмпирическим степенным законом с показателем 2/3 (two-third power law; Lacquaniti et al., 1983; Viviani, Flash, 1995), который обычно рассматривается как один из кинематических инвариантов (Dounskaia, 2007). Рядом исследователей степенной закон рассматривается как принцип формирования (выбора) траектории движения, используемый центральными отделами двигательной системы (Viviani, Flash, 1995; Polyakov et al., 2009). Можно было бы ожидать, что степенной закон отражает ограничения на минимальное время движения, налагаемые центральными процессами формирования траектории.

Остановимся на этом подробнее. Пусть в момент времени t рабочая точка движется со скоростью $V(t)$ вдоль криволинейной плоской траектории (например, в процессе рисования или письма), кривизна которой равна $C(t) = R^{-1}(t)$, где $R(t)$ обозначает радиус кривизны.

Степенной закон с показателем 2/3, который для простоты будем называть степенным законом, выражается двумя эквивалентными формулами:

$$V(t) = GC(t)^{2/3} \quad (1)$$

или

$$V(t) = GR(t)^{1/3}, \quad (2)$$

где G — коэффициент пропорциональности.

Выражения (1) и (2) утверждают, что по мере увеличения кривизны $C(t)$ траектории (уменьшения радиуса ее кривизны $R(t) = C(t)^{-1}$) скорость движения вдоль нее уменьшается. Соответственно, движение вдоль траектории, на которой встречаются участки с достаточно большой кривизной (малым радиусом кривизны), потребует большего времени, чем движение вдоль прямолинейной траектории такой же длины.

Можно ли найти минимальную длительность движения, используя степенной закон? Нет, нельзя. Для того чтобы это показать, достаточно рассмотреть частный случай движения вдоль траектории постоянной кривизны, то есть окружности радиуса R_0 .

Из формулы (2) следует, что такое движение будет протекать с постоянной скоростью $V_0 = GR_0^{1/3}$. Его период T легко найти как отношение длины окружности $2\pi R_0$ к скорости движения V_0 :

$$T = 2\pi R_0 / V_0 = 2\pi R_0 / GR_0^{1/3}. \quad (3)$$

Подставляя в (3) зависимость $V_0 = GR_0^{1/3}$, окончательно получаем:

$$T = \frac{1}{G} \frac{2\pi R_0}{R_0^{1/3}} = \frac{2\pi}{G} R_0^{2/3}. \quad (4)$$

Если считать G универсальной константой, то из выражения (4) следует, что, во-первых, при заданном радиусе R_0 время движения T фиксировано (окружность заданного радиуса можно нарисовать только единственным способом — за время, заданное формулой 4) и, во-вторых, его можно сделать сколь угодно малым, устремляя к нулю радиус окружности, — выводы, которые вряд ли можно признать реалистическими. Если рассматривать G как величину, зависящую от длины траектории (Viviani, Flash, 1995), то степенной закон теряет свою предсказательную силу и может быть использован лишь для аппроксимации эмпирических данных при соответствующем выборе параметров. Если же, следуя логике Н. Дунской (Dounskaia, 2007), считать коэффициент G пропорциональным частоте циклических движений (см. выражение 10 в цитированной работе), то есть $G = K/T$, то время T вообще выбывает из соотношения (4). Таким образом, степенной закон как таковой не помогает нам определить минимальное время движения.

Вообще, могут ли существующие теоретические подходы к управлению движениями и модели формирования траектории пролить свет на природу минимально возможной длительности движения? Как отмечается в работе Х. Танаки и соавторов (Tanaka et al., 2006), в подавляющем большинстве теоретических моделей управления движениями и формирования траекторий время движения рассматривается как внешний, предписываемый параметр. Так дело обстоит в тео-

рии моторных программ (Morasso, Mussa-Ivaldi, 1982; Rosenbaum et al., 1983; Schmidt, 1975; Schmidt, 2003), в теории равновесной точки (Levin et al., 1992; Feldman, 2011), в рамках представлений о внутренних моделях (Kawato, 1999), в теории динамических систем (Haken et al., 1985; Kelso, 2010), а также в большинстве моделей, основанных на принципах оптимального управления (Harris, Wolpert, 1998; Diedrichsen et al., 2010).

Интересно, что одни из наиболее популярных среди основанных на принципах оптимального управления моделей — модели минимального рывка (minimum jerk model; Flash, Hogan, 1985; Todorov, Jordan, 1998), рассматривая длительность движения как задаваемый параметр, тем не менее предсказывают вполне определенную функциональную связь между пространственным размахом и временем движения. Покажем это для случая простого прямолинейного движения. Действительно, в случае однокоординатного движения принцип минимизации среднего рывка дает (Viviani, Flash, 1995; Engelbrecht, 2001) следующее значение минимума этой величины:

$$J_{min} = 60D^2T^{-5} \left(6 - 2A_0T^2/D + A_0^2T^4/5D^2 \right), \quad (5)$$

где D соответствует амплитуде движения, T задает время движения, а A_0 обозначает начальное ускорение. Для дискретного движения $A_0=0$, и поэтому выражение (5) упрощается до $J_{min} = 360D^2T^{-5}$. Отсюда следует, что время движения пропорционально его амплитуде, возведенной в степень $2/5$: $T = Q_{disc}D^{2/5}$, где Q_{disc} — постоянный коэффициент. Аналогично при быстрых реципрокных движениях, близких к синусоидальным, максимум ускорения достигается в момент максимального смещения. В этом случае минимум величины J в (5) достигается при $A_0 = 5D/T^2$, что дает $J_{min} = 60D^2T^{-5}$. Отсюда следует, что длительность цикла осцилляторного движения, как и в случае длительности дискретного движения, прямо пропорциональна амплитуде этого движения, возведенной в степень $2/5$: $T = Q_{cont}D^{2/5}$ с коэффициентом пропорциональности Q_{cont} .

Однозначная связь $T \sim D^{2/5}$ между временем движения и его амплитудой означает, что (так же, как и в формуле (4)) время движения формально можно сделать сколь угодно малым, уменьшая его пространственный размах. Так же, как и в рассмотренном выше примере подчиняющегося степенному закону движения по окружности, здесь необходимо ввести нижний предел для времени движения, исходя из посторонних для модели соображений.

3. Минимальное время и пространственная точность движения. Закон Фиттса

Широко представленное в литературе направление исследований, имеющее самое непосредственное отношение к вопросу о максимальном темпе, — это исследование природы реципрокного соотношения между скоростью выполнения движения и требуемой пространственной точностью (speed-accuracy tradeoff). Простейшей двига-

тельной задачей, в которой наблюдается такое соотношение, является задача Фиттса. Эта задача состоит в том, чтобы как можно быстрее выполнить движение заданной пространственной протяженности при условии, что рабочая точка в конце этого движения должна совпасть с пространственной целью определенного размера. Обычно испытуемые перемещают перо между двумя одинаковыми полосками шириной W , разнесенными на расстояние D друг от друга. Количественно связь между требуемой точностью движения и временем его выполнения характеризуется законом Фиттса (Fitts, 1954; Schmidt et al., 1979; Meyer et al., 1988; Smits-Engelsman et al., 2002), который мы приведем здесь в его оригинальной форме:

$$T = T_0 + B \log_2 \left(\frac{2D}{W} \right). \quad (6)$$

Здесь длительность T_0 обозначает физиологический предел для времени простого «свободного» движения, пространственная точность которого никак не ограничена. Эта величина входит в выражение (6) аддитивно и, так же как и коэффициент B , является эмпирическим параметром. Требование к точности движения задается величиной $ID = \log_2 \left(\frac{2D}{W} \right)$, получившей название «показателя трудности» (index of difficulty). Показатель трудности ID тем больше, чем больше размах движения D и чем меньше размер цели W , в которую требуется попасть.

Это эмпирически найденное соотношение позволяет предсказать время движения для широкого, но все же весьма ограниченного класса дискретных прямолинейных движений, для которого явным образом заданы ограничения на пространственную точность начального и конечного положений. Проблемы возникают уже при рассмотрении криволинейных движений в плоскости, таких как при письме. В этом случае совсем не очевидно, что именно следует считать «амплитудой» D и «шириной цели» W .

Отметим, что соотношение (6) не связано с длительностью какого-либо физиологического процесса или временем, затрачиваемым на обработку информации, а отражает тот факт, что при возрастании требования к пространственной точности движения приходится целенаправленно снижать его скорость, чтобы соблюсти требуемый уровень точности. Таким образом, минимальное время движения здесь связано с действием компенсаторного фактора: требуемая пространственная точность движения достигается увеличением времени его выполнения.

Хотелось бы обратить внимание на то, что ограничения на минимальную длительность движения возникают тогда, когда явным образом учитывается вариативность движения. Соответственно, практически все попытки вывести эмпирический закон Фиттса из более общих принципов строятся, исходя из предположения о наличии шума в системе (Meyer et al., 1988; Plamondon, Alimi, 1997; Harris, Wolpert, 1998; Tanaka et al., 2006; Qian et al., 2013). Исключением из этого правила является попытка рассматривать движение как эволюцию во времени состояния динамической системы и связать минимальную длительность движения

с тем, что эта система теряет устойчивость. Так, Александров и соавторы (Александров и др., 2013), исследуя динамическую систему, описывающую «естественные синергии» движений корпуса человека при учете транспортной задержки в контуре управления, показали, что при частоте циклических движений системы выше определенной система полностью теряет устойчивость, что приводит к невозможности выполнить запланированное движение. В этом случае ограничение на длительность движения не связано с источником вариативности, а определяется структурой всей динамической системы как целого. Хотя и в этом случае внутренние шумы системы должны приводить к возрастающей вариативности системы уже при достаточном приближении к границам устойчивости.

4. Выполнение двигательных последовательностей в максимальном темпе и затраты времени на центральные процессы

Простые изолированные движения вдоль прямолинейной или криволинейной траектории составляют относительно скромную долю двигательного репертуара человека, в то время как большая его часть состоит из последовательностей движений различной сложности. Естественно, в отношении отдельных элементов последовательности по-прежнему действуют отмеченные выше факторы — затратный и компенсаторный. Однако объединение движений в последовательность приводит к тому, что на время их выполнения начинают влиять дополнительные факторы, связанные со структурой последовательности как целого. Например, известно, что время выполнения движения-элемента в составе последовательности зависит от длины этой последовательности (Sternberg et al., 1978; Rhodes et al., 2004), от характера чередования движений, выполняемых разными эффекторами (Rosenbaum et al., 1983), от необходимости координировать во времени движения разных эффекторов и от характера такой координации (Peper et al., 1995).

В подавляющем большинстве экспериментальных исследований выполнение двигательных последовательностей в максимально быстром темпе выступает прежде всего как экспериментальное условие, позволяющее за счет варьирования состава и способа координации элементов последовательности получить важную информацию о структуре ее внутренней репрезентации и о характере когнитивных процессов, как происходящих непосредственно во время выполнения последовательности, так и предшествующих ему. Соответственно, рассматриваемые в литературе центральные факторы, влияющие на общий темп выполнения последовательности, и временное расписание ее элементов являются затратными факторами. Иными словами, общее снижение темпа выполнения последовательности или увеличение времени выполнения отдельных ее элементов связывают с затратами времени на центральные процессы. Например, в качестве процессов, определяющих длительность движений,

рассматривались поиск и извлечение подпрограмм (Sternberg et al., 1978), передача управления очередному узлу в древовидной структуре моторной программы (Rosenbaum et al., 1983), конкуренция одновременно активированных узлов в модели CQ (Bullock, 2004). Рассмотрение того, что мы назвали затратными факторами, определяющими временную структуру двигательных последовательностей, выходит за рамки настоящей работы. Этим вопросам посвящена обширная литература, и подробное их обсуждение можно найти, например, в обзоре Б. Дж. Родса и соавторов (Rhodes et al., 2004), а также в работе В. Б. Верви и соавторов (Verwey et al., 2015).

Ниже мы постараемся показать, что помимо отмеченных затратных факторов, максимально быстрый темп выполнения последовательности движений определяется также и компенсаторным фактором, то есть необходимостью целенаправленно регулировать длительность движений для удержания в определенных пределах других параметров последовательности. В этом смысле двигательные последовательности не отличаются от простых движений: и там и там действуют как затратные, так и компенсаторные факторы.

5. Управление длительностью движения как способ обеспечить одинаковый уровень успешности выполнения двигательных последовательностей разной длины

Увеличение вариативности движения (в частности, снижение пространственной точности) при сокращении его длительности означает возрастание вероятности совершить ошибку и не достичь двигательной цели. Так, при решении задачи Фитса испытуемый может не попасть пером в площадку шириной W , а попытка войти в электронную почту может окончиться неудачей из-за того, что была нажата не та клавиша при вводе пароля.

Если движения образуют последовательность, и увеличение темпа выполнения этой последовательности достигается за счет сокращения длительности составляющих ее движений (а не пауз между ними), то чем выше темп, тем больше вероятность допустить ошибку при выполнении каждого из движений. Между тем существует немало ситуаций, когда допущение хотя бы одной ошибки лишает смысла всю последовательность действий (исполнение музыкального произведения, набор телефонного номера и проч.). Поэтому требуется поддерживать вероятность совершения ошибки на достаточно низком уровне, причем это требование в одинаковой степени относится как к коротким, так и к длинным последовательностям.

Рассмотрим, как необходимость поддержания на низком уровне вероятности совершить ошибку скажется на темпе выполнения последовательностей разной длины. Для этого обратимся к простейшему примеру последовательности, состоящей из N одинаковых дискретных движений. Предположим, что вероятность ошибки

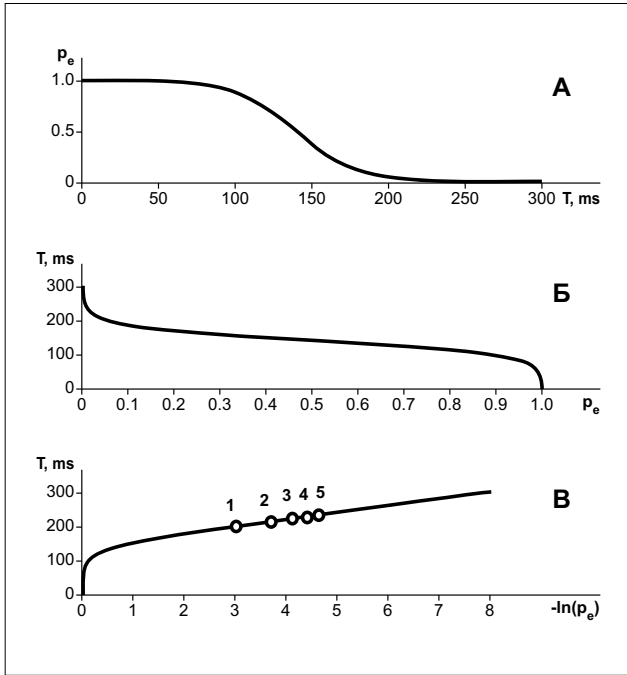


Рисунок 2. Длительность одного элемента последовательности T зависит от ее длины N . **А** – зависимость вероятности ошибки p_e от длительности движения T (в мс); **Б** – зависимость длительности движения T (в мс) от вероятности p_e ; **В** – зависимость длительности движения T от логарифма

$$\frac{1}{p_e},$$

то есть величины, обратной вероятности p_e . Кругами отмечены значения на графике, соответствующие постоянной величине P_1 возникновения хотя бы одного сбоя, что соответствует вероятности

$$p_e = \frac{\alpha}{N}$$

для последовательностей, содержащих разное число одинаковых элементов $N = 1, 2, \dots, 5$ при одном и том же $\alpha = .05$. Зависимости **Б** и **В** получены из кривой **А**, которая рассчитана по формуле

$$p_e = \frac{1}{1 + e^{g(T-T_0)}}$$

с параметрами $g = 0.05$ и $T_0 = 140$.

не должна превышать α . Обозначим символом p_e вероятность сбоя при выполнении одного элемента.

Ясно, что условие практически успешного выполнения одного элемента есть $p_e \leq \alpha$. Удержание вероятности сбоя на уровне α для всей последовательности как целого предполагает, что вероятность P_1 хотя бы одного сбоя в ней не превосходит α . Вероятность P_1 легко вычислить в предположении статистической независимости возникновения сбоев при выполнении отдельных элементов. Действительно, вероятность того, что сбой не возникнет ни в одном из N элементов есть $(1-p_e)^N$, а вероятность противоположного события — наличия хотя бы одного сбоя — составит $P_1 = 1 - (1-p_e)^N$. При малых значениях p_e справедливо приближительное соотношение $P_1 = Np_e$. Следовательно, поддержание вероятности P_1 на заданном критическом уровне α требует, чтобы при возрастании N вероятность сбоя p_e уменьшалась в обратной пропорции к N и составляла $p_e = \alpha/N$.

Нетрудно убедиться, что если вероятность сбоя p_e монотонно возрастает по мере уменьшения длительности T элемента последовательности (а это именно так в случае периферического источника ошибок, рассмотренного в разделе 1), то из соотношения $p_e = \alpha/N$ следует, что с ростом числа элементов N поддерживать вероятность сбоя на уровне α для всей последовательности можно только за счет увеличения N . Подчеркнем, что точный вид функциональной зависимости $p_e(T)$ знать не обязательно. Достаточно предположить, что при заданной амплитуде движения вероятность p_e является монотонно убывающей функцией времени движения $p_e = h(T)$, например такой, как на рисунке 2А. В этом случае время T монотонно убывает по мере возрастания вероятности от 0 до 1 (рисунок 2Б) и, следовательно, монотонно возрастает с ростом обратной

величины $\frac{1}{p_e}$ (рисунок 2В). Поскольку из $p_e = \alpha/N$ следу-

ет $\frac{1}{p_e} = \frac{N}{\alpha}$, время движения монотонно возрастает с ро-

стом N . Это хорошо видно из графика зависимости T

от $\frac{1}{p_e}$ (рисунок 2В), на котором отмечены значения

$\frac{1}{p_e} = \frac{N}{\alpha}$ длин последовательностей $N = 1, 2, \dots, 5$.

Таким образом, снижение темпа выполнения последовательности при возрастании ее длины — хорошо известный эффект, обычно объясняемый возрастанием длительности когнитивных процессов (Rhodes et al., 2004; Abrahamse et al., 2013; Verwey et al., 2015), — может возникать в силу совершенно иной причины — необходимости поддержания на заданном уровне вероятности возникновения ошибки.

6. Заключительные замечания

Рассмотренный в предыдущей секции эффект снижения темпа выполнения последовательности движений при возрастании ее длины связан исключительно с необходимостью обеспечить определенную вероятность ее безошибочного выполнения, причем единственный способ добиться этого заключается в увеличении времени выполнения движений-элементов. Хотелось бы подчеркнуть следующее. При выполнении изолированного простого движения вероятность сбоя определяется свойствами центральных и периферических процессов, обеспечивающих выполнение этого движения. Причина возрастания вероятности сбоя при увеличении длины последовательности, вызывающая потребность в компенсаторном увеличении длительности движений, имеет совсем другую природу. Она не связана с какими-либо процессами в ЦНС и вообще не имеет отношения к предмету когнитивной науки.

Эта причина заключается в том, что вероятность допустить хотя бы одну ошибку при агрегации движений (вообще процессов произвольной природы) в единую последовательность возрастает при увеличении числа движений (числа этих процессов). Описываемая ситуация полностью аналогична хорошо известному в статистике явлению возрастания ошибки I-го рода при множественных сравнениях, а рассмотренный нами механизм компенсации такого возрастания — поправке Бонферрони.

Поскольку в основе компенсаторного фактора лежит поддержание вероятности успешного выполнения последовательности на заданном уровне, возникает вопрос, с помощью какого процесса ЦНС «измеряет» вероятность. Очевидным кандидатом является процесс научения, в ходе которого оценивается, насколько успешными оказываются многочисленные попытки решения двигательной задачи. Во всяком случае, оценка вероятности и основанный на ней прогноз играет заметную роль и при планировании, и при выполнении движений в условиях неопределенности (Bays, Wolpert, 2007).

В разделе 5 был рассмотрен простейший случай двигательной последовательности, состоящей из одинаковых элементарных движений, причем сложность этой последовательности определялась единственным параметром — числом элементов. В более реалистическом случае последовательности содержат неодинаковые элементы (движения разных эффекторов, движения, требующие разной пространственной точности, движения, требующие и не требующие синхронизации с внешними сенсорными событиями), различающиеся между собой в отношении вида функции $p_e = h(T)$, то есть зависимости вероятности ошибочного выполнения от длительности движения. Примерами выполнения таких неоднородных сложных последовательностей являются рисование, исполнение музыкального произведения и вязание спицами. Поддержание определенного уровня вероятности безошибочного выполнения такой последовательности может потребовать отдельной и неодинаковой регуляции длительности отдельных ее элементов. В свою очередь, это может привести к тому, что длительности движений-элементов в составе выполняемой в максимальном темпе последовательности будут зависеть от структуры этой последовательности и могут отличаться от минимальной длительности тех же движений, выполненных изолированно.

Следует отметить, что особенность процесса порождения мышечного усилия на периферии двигательной системы (см. секцию 1) не является единственной причиной компенсаторного снижения темпа выполнения двигательной последовательности. Аналогичного снижения темпа следует ожидать всякий раз, когда уменьшение времени выполнения элементов последовательности сопровождается возрастанием вероятности допустить ошибку, вне зависимости от того, является ли источником ошибки двигательная периферия или когнитивные процессы. Вероятно, «компенсаторное» ограничение максимального темпа выполнения последовательности при возрастании ее длины можно рассматривать как частный случай реципрокного соотношения между скоростью и точностью (speed-accuracy trade-off,

SAT) — чрезвычайно общей закономерности, справедливой не только для простых движений, но также и для когнитивных процессов (Wickelgren, 1977; Heitz, 2014).

В связи с наличием нескольких факторов, определяющих максимальный темп выполнения двигательных последовательностей, возникает неопределенность при интерпретации экспериментальных данных. Всякий раз необходимо решить, в какой мере каждый из факторов — затратный и компенсаторный — определяет временную структуру двигательной последовательности. Учет компенсаторного фактора может оказаться существенным во всех случаях, когда сравниваются группы испытуемых, характеризующихся не только предполагаемым различием организации управления движениями, но и различной вариативностью («шумностью»), как это имеет место в возрастных исследованиях и при сравнении групп неврологических пациентов с контрольными группами.

Литература

- Александров А. В., Мергнер Т., Фролов А. А., Хеттик Г., Муравьев И. П. Устойчивое управление позой и движениями стоящего гуманоида по принципу естественных синергий у человека // Российский журнал биомеханики. 2013. Т. 17. №1. С. 94–109.
- Гурфинкель В. С., Иваненко Ю., Левик Ю. Соотношение сила-жесткость скелетной мышцы зависит от уровня активации сократительного аппарата и предистории сокращения // Физиология человека. 1999. Т. 25. №3. С. 95–101.
- Гурфинкель В. С., Левик Ю. С., Поляков А. В. Изменения механических параметров одиночного сокращения скелетной мышцы человека при различных режимах активации // Физиология человека. 1988. Т. 14. №6. С. 1001–1007.
- Курганский А. В., Подлена А. Зависимость временных характеристик ритмических движений от их структурной сложности // Вестник Московского университета. Сер. 14. Психология. 1998. №3. С. 16–28.
- d'Avella A., Lacquaniti F. Control of reaching movements by muscle synergy combinations // *Frontiers in Computational Neuroscience*. 2013. Vol. 7. P. 42: 1–7. doi:10.3389/fncom.2013.00042
- Abrahamse E. L., Ruitenberg M. F. L., De Kleine E., Verwey W. B. Control of automated behavior: Insights from the discrete sequence production task // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2013. Vol. 7. No. 82. P. 1–16. doi:10.3389/fnhum.2013.00082
- Adam A., De Luca C. J. Recruitment order of motor units in human vastus lateralis muscle is maintained during fatiguing contractions // *Journal of Neurophysiology*. 2003. Vol. 90. No. 5. P. 2919–2927. doi:10.1152/jn.00179.2003
- Bays P. M., Wolpert D. M. Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability // *The Journal of Physiology*. 2007. Vol. 578. No. 2. P. 387–396. doi:10.1113/jphysiol.2006.120121
- Bernstein N. A. The co-ordination and regulation of movements. Oxford: Pergamon Press, 1967.
- Bullock D. Adaptive neural models of queuing and timing in fluent action // *Trends in Cognitive Sciences*. 2004. Vol. 8. No. 9. P. 426–433. doi:10.1016/j.tics.2004.07.003
- Diedrichsen J., Shadmehr R., Ivry R. B. The coordination of movement: Optimal feedback control and beyond // *Trends in Cognitive Sciences*. 2010. Vol. 14. No. 1. P. 31–39. doi:10.1016/j.tics.2009.11.004
- Dounskaia N. Kinematic invariants during cyclical arm movements // *Biological Cybernetics*. 2007. Vol. 96. No. 2. P. 147–163. doi:10.1007/s00422-006-0109-1
- Dounskaia N., Van Gemmert A. W. A., Stelmach G. E. Inter-joint coordination during handwriting-like movements //

Experimental Brain Research. 2000. Vol. 135. No. 1. P. 127 – 140. doi:10.1007/s002210000495

Engelbrecht S. E. Minimum principles in motor control // Journal of Mathematical Psychology. 2001. Vol. 45. No. 3. P. 497 – 542. doi:10.1006/jmps.2000.1295

Feldman A. G. Space and time in the context of equilibrium-point theory // Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science. 2011. Vol. 2. No. 3. P. 287 – 304. doi:10.1002/wcs.108

Fitts P. M. The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement // Journal of Experimental Psychology. 1954. Vol. 47. No. 6. P. 381 – 391. doi:10.1037/h0055392

Flash T., Hogan N. The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model // Journal of Neuroscience. 1985. Vol. 5. No. 7. P. 1688 – 1703.

Freund H.-J. Time control of hand movements // The oculomotor and skeletal-motor systems. Progress in brain research. Vol. 64 / H. J. Freund, U. Büttner, B. Cohen, J. Noth (Eds.). Elsevier, 1986. P. 287 – 294. doi:10.1016/s0079-6123(08)63423-8

Freund H.-J., Büdingen H. J. The relationship between speed and amplitude of the fastest voluntary contractions of human arm muscles // Experimental Brain Research. 1978. Vol. 31. No. 1. P. 1 – 12. doi:10.1007/bf00235800

Gielen C. C., Van den Oosten K., Pull ter Gunne F. Relation between EMG activation patterns and kinematic properties of aimed arm movements // Journal of Motor Behavior. 1985. Vol. 17. No. 4. P. 421 – 442. doi:10.1080/00222895.1985.10735359

Guiard Y. On Fitts's and Hooke's laws: Simple harmonic movement in upper-limb cyclical aiming // Acta Psychologica. 1993. Vol. 82. No. 1. P. 139 – 159. doi:10.1016/0001-6918(93)90009-g

Haken H., Kelso J. S., Bunz H. A theoretical model of phase transitions in human hand movements // Biological Cybernetics. 1985. Vol. 51. No. 5. P. 347 – 356. doi:10.1007/bf00336922

Hamilton A. F., Jones K. E., Wolpert D. M. The scaling of motor noise with muscle strength and motor unit number in humans // Experimental Brain Research. 2004. Vol. 157. No. 4. P. 417 – 430. doi:10.1007/s00221-004-1856-7

Harris C. M., Wolpert D. M. Signal-dependent noise determines motor planning // Nature. 1998. Vol. 394. No. 6695. P. 780 – 784.

Heitz R. P. The speed-accuracy tradeoff: History, physiology, methodology, and behavior // Frontiers in Neuroscience. 2014. Vol. 8. P. 150: 1 – 19. doi:10.3389/fnins.2014.00150

Henneman E. Relation between size of neurons and their susceptibility to discharge // Science. 1957. Vol. 126. No. 3287. P. 1345 – 1347. doi:10.1126/science.126.3287.1345

Heuer H., Schulna R. Phasing of muscle activity during rapid finger oscillations // Journal of Motor Behavior. 2002. Vol. 34. No. 3. P. 277 – 289. doi:10.1080/00222890209601946

Hogan N., Sternad D. On rhythmic and discrete movements: reflections, definitions and implications for motor control // Experimental Brain Research. 2007. Vol. 181. No. 1. P. 13 – 30.

Hogan N., Sternad D. Dynamic primitives of motor behavior // Biological Cybernetics. 2012. Vol. 106. No. 11 – 12. P. 727 – 739. doi:10.1007/s00422-012-0527-1

Jackson C. V. Differential finger tapping rates // The Journal of Physiology. 1953. Vol. 122. No. 3. P. 582 – 587. doi:10.1113/jphysiol.1953.sp005022

Kawato M. Internal models for motor control and trajectory planning // Current Opinion in Neurobiology. 1999. Vol. 9. No. 6. P. 718 – 727. doi:10.1016/s0959-4388(99)00028-8

Keele S. W., Ivry R. I., Pokorny R. A. Force control and its relation to timing // Journal of Motor Behavior. 1987. Vol. 19. No. 1. P. 96 – 114. doi:10.1080/00222895.1987.10735402

Kelso S. Instabilities and phase transitions in human brain and behavior // Frontiers in Human Neuroscience. 2010. Vol. 4. P. 23: 1 – 2. doi:10.3389/fnhum.2010.00023

Lacquaniti F., Terzuolo C., Viviani P. The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements // Acta Psychologica. 1983. Vol. 54. No. 1. P. 115 – 130. doi:10.1016/0001-6918(83)90027-6

Levin M. F., Feldman A. G., Milner T. E., Lamarre Y. Reciprocal and coactivation commands for fast wrist movements // Experimental Brain Research. 1992. Vol. 89. No. 3. P. 669 – 677. doi:10.1007/bf00229891

McAuley J. D., Jones M. R., Holub S., Johnston H. M., Miller N. S. The time of our lives: life span development of timing and event tracking // Journal of Experimental Psychology: General. 2006. Vol. 135. No. 3. P. 348 – 367. doi:10.1037/0096-3445.135.3.348

McNulty P. A., Falland K. J., Macefield V. G. Comparison of contractile properties of single motor units in human intrinsic and extrinsic finger muscles // The Journal of Physiology. 2000. Vol. 526. No. 2. P. 445 – 456. doi:10.1111/j.1469-7793.2000.t01-2-00445.x

Meyer D. E., Abrams R. A., Kornblum S., Wright C. E., Keith Smith J. E. Optimality in human motor performance: Ideal control of rapid aimed movements // Psychological Review. 1988. Vol. 95. No. 3. P. 340 – 370. doi:10.1037//0033-295x.95.3.340

Milner-Brown H. S., Stein R. B., Yemm R. The orderly recruitment of human motor units during voluntary isometric contractions // The Journal of Physiology. 1973. Vol. 230. No. 2. P. 359 – 370. doi:10.1113/jphysiol.1973.sp010192

Morasso P. Spatial control of arm movements // Experimental Brain Research. 1981. Vol. 42. No. 2. P. 223 – 227. doi:10.1007/bf00236911

Morasso P., Mussa-Ivaldi F. A. Trajectory formation and handwriting: A computational model // Biological Cybernetics. 1982. Vol. 45. No. 2. P. 131 – 142. doi:10.1007/bf00335240

Nelson W. L. Physical principles for economies of skilled movements // Biological Cybernetics. 1983. Vol. 46. No. 2. P. 135 – 147. doi:10.1007/bf00339982

Peper C. E., Beek P. J., van Wieringen P. C. W. Multifrequency coordination in bimanual tapping: Asymmetrical coupling and signs of supercriticality // Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance. 1995. Vol. 21. No. 5. P. 1117 – 1138. doi:10.1037//0096-1523.21.5.1117

Plamondon R., Alimi A. M. Speed/accuracy trade-offs in target-directed movements // Behavioral and Brain Sciences. 1997. Vol. 20. No. 02. P. 279 – 303. doi:10.1017/s0140525x97001441

Polyakov F., Stark E., Drori R., Abeles M., Flash T. Parabolic movement primitives and cortical states: Merging optimality with geometric invariance // Biological Cybernetics. 2009. Vol. 100. No. 2. P. 159 – 184. doi:10.1007/s00422-008-0287-0

Qian N., Jiang Y., Jiang Z.-P., Mazzoni P. Movement duration, Fitts's law, and an infinite-horizon optimal feedback control model for biological motor systems // Neural Computation. 2013. Vol. 25. No. 3. P. 697 – 724. doi:10.1162/neco_a_00410

Rhodes B. J., Bullock D., Verwey W. B., Averbach B. B., Page M. P. A. Learning and production of movement sequences: Behavioral, neurophysiological, and modeling perspectives // Human Movement Science. 2004. Vol. 23. No. 5. P. 699 – 746. doi:10.1016/j.humov.2004.10.008

Rome L. C., Lindstedt S. L. The quest for speed: Muscles built for high-frequency contractions // Physiology. 1998. Vol. 13. No. 6. P. 261 – 268.

Rosenbaum D. A., Kenny S. B., Derr M. A. Hierarchical control of rapid movement sequences // Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance. 1983. Vol. 9. No. 1. P. 86 – 102. doi:10.1037//0096-1523.9.1.86

Schmidt R. A. A schema theory of discrete motor skill learning // Psychological Review. 1975. Vol. 82. No. 4. P. 225 – 260. doi:10.1037/h0076770

Schmidt R. A. Motor schema theory after 27 years: Reflections and implications for a new theory // Research Quarterly for Exercise and Sport. 2003. Vol. 74. No. 4. P. 366 – 375. doi:10.1080/02701367.2003.10609106

Schmidt R. A., Zelaznik H., Hawkins B., Frank J. S., Quinn Jr J. T. Motor-output variability: A theory for the accuracy of rapid motor acts // Psychological Review. 1979. Vol. 86. No. 5. P. 415 – 451. doi:10.1037//0033-295x.86.5.415

Smits-Engelsman B. C. M., Van Galen G. P., Duysens J. The breakdown of Fitts' law in rapid, reciprocal aiming movements // Experimental Brain Research. 2002. Vol. 145. No. 2. P. 222 – 230. doi:10.1007/s00221-002-1115-8

Sternberg S., Monsell S., Knoll R. L., Wright C. E. The latency and duration of rapid movement sequences: Comparisons of speech and typewriting // Information processing in motor control and learning / G. E. Stelmach (Ed.). New York: Academic Press, 1978. P. 117 – 152. doi:10.1016/b978-0-12-665960-3.50011-6

- Tanaka H., Krakauer J. W., Qian N.* An optimization principle for determining movement duration // *Journal of Neurophysiology*. 2006. Vol. 95. No. 6. P. 3875–3886. [doi:10.1152/jn.00751.2005](https://doi.org/10.1152/jn.00751.2005)
- Thomas C. K., Bigland-Ritchie B., Westling G., Johansson R. S.* A comparison of human thenar motor-unit properties studied by intraneural motor-axon stimulation and spike-triggered averaging // *Journal of Neurophysiology*. 1990. Vol. 64. No. 4. P. 1347–1351.
- Tobalske B. W., Biewener A. A., Warrick D. R., Hedrick T. L., Powers D. R.* Effects of flight speed upon muscle activity in hummingbirds // *Journal of Experimental Biology*. 2010. Vol. 213. No. 14. P. 2515–2523.
- Todorov E., Jordan M. I.* Smoothness maximization along a predefined path accurately predicts the speed profiles of complex arm movements // *Journal of Neurophysiology*. 1998. Vol. 80. No. 2. P. 696–714.
- Ulrich R., Wing A. M.* A recruitment theory of force-time relations in the production of brief force pulses: The parallel force unit model // *Psychological Review*. 1991. Vol. 98. No. 2. P. 268–294. [doi:10.1037//0033-295x.98.2.268](https://doi.org/10.1037//0033-295x.98.2.268)
- Verwey W. B., Shea C. H., Wright D. L.* A cognitive framework for explaining serial processing and sequence execution strategies // *Psychonomic Bulletin Review*. 2015. Vol. 22. No. 1. P. 54–77. [doi:10.3758/s13423-014-0773-4](https://doi.org/10.3758/s13423-014-0773-4)
- Viviani P., Flash T.* Minimum-jerk, two-thirds power law, and isochrony: Converging approaches to movement planning // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 1995. Vol. 21. No. 1. P. 32–53. [doi:10.1037//0096-1523.21.1.32](https://doi.org/10.1037//0096-1523.21.1.32)
- Wallace S. A.* An impulse-timing theory for reciprocal control of muscular activity in rapid, discrete movements // *Journal of Motor Behavior*. 1981. Vol. 13. No. 3. P. 144–160. [doi:10.1080/00222895.1981.10735245](https://doi.org/10.1080/00222895.1981.10735245)
- Wickelgren W. A.* Speed-accuracy tradeoff and information processing dynamics // *Acta Psychologica*. 1977. Vol. 41. No. 1. P. 67–85. [doi:10.1016/0001-6918\(77\)90012-9](https://doi.org/10.1016/0001-6918(77)90012-9)