

Sanne Houweling

Instituut voor Fundamentele en Klinische
Bewegingswetenschappen
Vrije Universiteit
Van der Boechorststraat 9
1081 BT Amsterdam
s.houweling@fbw.vu.nl

Andreas Daffertshofer

Instituut voor Fundamentele en Klinische
Bewegingswetenschappen
Vrije Universiteit
Van der Boechorststraat 9
1081 BT Amsterdam
marlow@fbw.vu.nl

Onderzoek Niet-lineaire oscillatoren in de bewegingswetenschappen

Tussen beweging en ademhaling

Als je tijdens een wandeling opeens een stuk gaat hardlopen, verandert het ritme van je ademhaling. Het in- en uitademen zal zich echter spoedig synchroniseren met je lichaamsbeweging. Hoe verloopt dit proces? Sanne Houweling en Andreas Daffertshofer, beide onderzoekers aan de faculteit der Bewegingswetenschappen aan de Vrije Universiteit Amsterdam, beschrijven een dynamisch systeem dat hier aan ten grondslag kan liggen.

Ademhaling is een fysiologisch proces met het primaire doel op een min of meer continue manier een optimale hoeveelheid zuurstof of energie aan het lichaam toe te voegen. Ondanks de koppeling met het cardiovasculaire systeem kan de ademhaling willekeurig (of bewust) gemanipuleerd worden, wat de mogelijkheid biedt om de ademhaling flexibel onder wisselende omstandigheden aan te passen. Onder normale omstandigheden is ademhaling of respiratie een cyclisch proces waarvan amplitude en periode onder andere de hoeveel lucht bepalen die in de longen kan worden uitgewisseld. Hoe komt dit cyclische proces tot stand en hoe kunnen de eigenschappen daarvan worden aangepast om de beschikbare energie optimaal te verwerken? Een belangrijke stap die leidde tot inzicht in de periodieke aard van de respiratie werd genomen toen Del Negro en anderen lieten zien hoe een specifiek neuraal netwerk de ademhaling van zoogdieren zou kunnen reguleren [1, 2]. Kort gezegd wekt de structuur van dit ademhalingsnetwerk spontaan oscillatiegedrag op, ook in de afwezigheid van specifieke pacemakerneuronen. Dit geeft aan dat respiratie beschreven kan worden als een oscillatieproces dat zichzelf in stand houdt.

Elk biologisch systeem kan in principe beschreven worden in termen van zijn dynamica. Veranderingen in de tijd zijn immers dat wat deze systemen gemeen hebben. Zo'n beschrijving moet zich concentreren op de meest essentiële eigenschappen van het systeem. De beste kandidaten hiervoor zijn vaak zelforganiserende structuren die via wisselwerkingen tussen deelsystemen coherente macroscopische patronen laten zien [3, 4]. Hun (laagdimensionale) dynamica en in het bijzonder hun stabiliteitseigenschappen kunnen geformaliseerd worden met wiskundige concepten die patroonvorming bestuderen. Om deze concepten toe te passen op biologische bewegingen concentreren we ons hier op overgangen tussen gecoördineerde, macroscopische structuren omdat in het algemeen vlakbij zo'n overgang een laagdimensionale dynamica een goede benadering geeft (met behulp van het zogenaamde *center manifold theorem*) en omdat zulke veranderingen een wisselwerking tussen microscopische elementen impliceren. Deze wisselwerking brengt een aantal macroscopische entiteiten voort die de toestanden van het systeem weerspiegelen.

Bewegen vereist meestal het coördineren van zowel homogene als heterogene deelsystemen, toegespitst op een min of meer specifieke taak. Met bewegen bedoelen we enerzijds activiteit van spieren die hier bijvoorbeeld het in- en uitpompen van zuurstof bewerkstellingen maar ook het 'gewone' voortbewegen of de *locomotie*. Wandelen, lopen, fietsen, rolstoelrijden zijn allemaal cyclische bewegingen die evenals ademhaling ook kunnen worden beschouwd als (het resultaat van) zichzelf in stand houdende oscillatoren of stabiele verdichtingscycli (*stable limit cycles*) [5-9]. Dus hebben we met locomotie als vorm van een cyclische bewe-

De cirkelafbeelding

De *cirkelafbeelding* is de afbeelding van het interval $[0, 1)$ naar zichzelf, gedefinieerd door

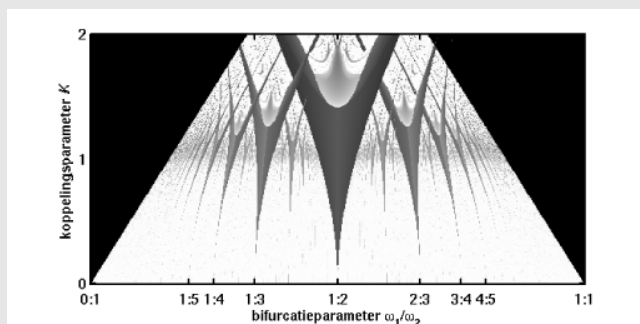
$$\theta \rightarrow \theta + \Omega - \frac{K}{2\pi} \sin(2\pi\theta) \pmod{1}.$$

De parameter K , het *koppingsgetal*, bepaalt in welke mate de afbeelding niet-lineair is, en Ω is op te vatten als een constante hoekverschuiving. Iteratie van deze afbeelding geeft het dynamisch systeem

$$\begin{cases} \theta_{n+1} = \theta_n + \Omega - \frac{K}{2\pi} \sin(2\pi\theta_n) \pmod{1}, \\ \theta_0 = c, \end{cases}$$

met $n \geq 0$ en c een beginwaarde in $[0, 1)$. We kunnen de iteratie opvatten als een beweging langs een cirkelrand, waarbij $2\pi\theta_n$ de positie op de cirkel bepaalt.

Als Ω rationaal is en $K = 0$, dan bevat de rij $(\theta_n)_{n=0}^{\infty}$ eindig veel verschillende punten. De afbeelding heeft dan een eindig *windingsgetal*: dit is het aantal rotaties om de oorsprong voordat voor de tweede keer hetzelfde punt wordt aangedaan. Dit aantal is aan Ω af te lezen: als $\Omega = \omega_1/\omega_2$ met ω_1 en ω_2 relatief priem, dan is het aantal rotaties gelijk aan ω_1 . Is Ω irrationaal, dan ligt $(\theta_n)_{n=0}^{\infty}$ dicht op het interval $[0, 1)$. Als $K \neq 0$, dan kan het voorkomen dat $(\theta_n)_{n=0}^{\infty}$ voor zekere waarden van (K, Ω) periodiek is. In figuur 1 zijn deze gebieden te herkennen als scherpe V-vormige punten. Ze dragen de naam *Arnoldtongen*, naar de pionier op het gebied van de dynamische systemen Vladimir Arnold. Elke Arnoldtong benadert een rationaal getal $\Omega = \omega_1/\omega_2$, voor $K \downarrow 0$. Bijvoorbeeld, de grootste tong, midden in de figuur wijst naar de waarde $1/2$. Opmerkelijk is dit gedrag ongevoelig is voor verstoringen in θ_n . Dit verschijnsel noemt men *frequentievergrendeling*.



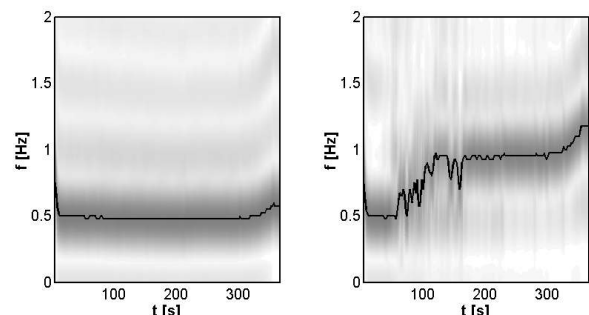
Figuur 1 Arnoldtongen in de sinus-cirkelafbeelding

ging én ademhaling twee zichzelf voortbrengende oscillatoren en duikt de vraag op of deze cyclische processen gesynchroniseerd zijn. Indien dat zo is gaan we op zoek naar de mechanismen die hun synchronisatie kunnen verklaren. We behandelen deze vraag door ons te concentreren op essentiële elementen die de interactie tussen locomotie en respiratie karakteriseren. Daartoe formuleren we uiteindelijk een dynamisch model dat behalve de zogenaamde frequentie- en fasevergrendelingen ook overgangen tussen vergrendeling laat zien. Deze overgangen worden gekenmerkt door

een verlies aan stabiliteit van de ene vergrendelde toestand tegelijk met een stabilisatie van de ander.

Ademhaling is zowel bij dieren als mensen vaak op dezelfde manier gekoppeld aan beweging. Bij verschillende vierpotigen is een koppeling tussen beweging en ademhaling waarneembaar. Hierbij zijn de verhoudingen 1:1 en 2:1 tussen de cyclische beenbewegingen en ritmisch ademhalen wijd verspreid [10-12]. Bij mensen is deze koppeling onder andere voor de activiteiten fietsen, hardlopen, roeien en rolstoelrijden bestudeerd. Naast een aantal verschillende constante frequentieverhoudingen, onder andere 1:1, 2:1, 3:1, 3:2 en 5:2, laten mensen regelmatig een overgang zien tussen verschillende soorten van vergrendeling [13-19].

Ondanks het grote aantal bevindingen is het achterliggende mechanisme bij lange na niet volledig begrepen. Gedurende de voorgaande jaren zijn wel verscheidene verklaringen voor de koppeling tussen beweging en ademhaling geopperd. In dit artikel doen we een wiskundig onderbouwde poging om de bontgekleurde verzameling van verschijnselen te verklaren [20, 21]. Tegelijkertijd behandelen we expliciet de mechanismen die bepaalde verschijnselen (of overgangen daartussen) selecteren. Omdat vooral de kwalitatieve eigenschappen van de oscillatoire processen hierbij belangrijk zijn, concentreren we ons daarbij op de aard van de koppeling. Ter illustratie van deze ideeën vatten we bovendien recente experimentele resultaten samen van locomotie-respiratiekoppeling tijdens het roeien en tijdens het hardlopen.

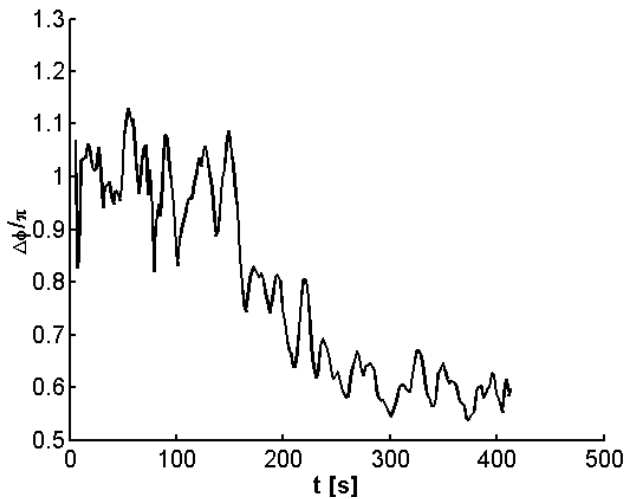


Figuur 2 Spectrogrammen van ademhaling (rechts) en beweging (links) onderzocht bij wedstrijdroeiers onder gesimuleerde wedstrijdcondities bij een race van twee kilometer op een roeiapparaat [18]. Naast verschillende ventilatieparameters werd de kracht die werd uitgeoefend op de handgreep van de ergometer geregistreerd. Zowel de voortgang van een stabiele frequentiekoppeling (meestal 1:2) als ook plotselinge veranderingen in de frequentievergrendelingen (hier van een 1:1 naar een 1:2 vergrendeling) worden waargenomen.

Koppeling

Een conventionele manier om multifrequentieprocessen te onderzoeken is een beschrijvend model toe te passen zoals de 'sinus-cirkelafbeelding' (zie inzet). Het blijft dan wel onduidelijk hoe deze iteratieve vorm tot stand komt en —voor ons meest belangrijk— wat de koppeling veroorzaakt.

Vanuit ergonomisch oogpunt echter lijkt de effectieve waarde van het zuurstofvolume in de longen cruciaal te zijn. Inderdaad blijkt een fysiologische maat, begrensd door mechanische factoren, bepalend te zijn in ons model. Voor we aan de beschrijving hiervan beginnen, illustreren we patroonvorming met experimentele resultaten van locomotie-respiratiekoppeling tijdens het roeien [18] (zie ook figuren 2 en 3) en tijdens het hardlopen (zie figuren 4 en 5). Om het voorbeeld van het roeien te verduidelijken bekijken we eerst welke aspecten van de roeibeweging bepalend



Figuur 3 Tijdens een stabiele frequentievergrendeling werden ook overgangen van rond de 90° in de relatieve fase tussen respiratie en cyclisch geleverde kracht waargenomen (gedefinieerd als $\Delta\phi = P\varphi_{slag} - Q\varphi_{resp}$ in het geval van een $Q:P$ frequentievergrendeling tussen ademhaling en roeisnelheid).

zijn voor de druk op de longen en dus de respiratiedynamica.

Tijdens elke roeislag (één keer heen en terug) worden er verschillende krachten uitgeoefend op de longen via de borstkas. Aan het begin van elke slag worden de longen samengedrukt wanneer de roeier de knieën tegen de borst houdt en de armen naar voren heeft uitgestrekt. De samendrukking verdwijnt zodra de benen gestrekt worden maar komt terug wanneer de buikspieren maximaal actief worden halverwege de slag. Tijdens de terugkeer verdwijnt de spiergerelateerde samendrukking weer. Op deze manier wordt het longvolume dus twee keer samengeperst tijdens één slag [23, 24].

Om ons tweede experimentele voorbeeld van een koppeling tussen locomotie en respiratie te motiveren merken we op dat Bramble en Carrier al zo'n twintig jaar geleden een uiteenzetting hebben geformuleerd in termen van mechanische krachten die werken op de borstkas en het middenrif [13, 14]. Volgens deze hypothese veroorzaakt de verticale impuls, die gepaard gaat met (bijvoorbeeld) een voetstap, resonante en mechanische vibraties van het middenrif. Op die manier zouden dan bepaalde ritmes uitgeoefend worden op de abdominale en thoracale volumes en krachten.

Koppeling en effectieve waarde

We stellen de respiratie (cyclus van het in- en uitademen) wiskundig voor met de tijdsafhankelijke variabele $R(t)$. De longdruk, afhankelijk van de beweging, wordt door $M(t)$ voorgesteld. Wanneer deze twee grootheden onafhankelijk zijn is hun invloed op het resulterende longvolume, voorgesteld met $VO_2(t)$, multiplicatief. Deze aanname kan geformaliseerd worden door

$$VO_2(t) = [R_0 - R(t)][M_0 - M(t)] \quad (1)$$

waar R_0 en M_0 eindige offsets voorstellen waaromheen de dynamische componenten $R(t)$ en $M(t)$ oscilleren. Hoewel dit tijdsafhankelijke zuurstofvolume een maat is voor de uitwisseling van energie, geeft de oscillatoire aard ervan aan dat de relevante (statistische) grootheid de effectieve waarde is. We definiëren de ef-

fectieve waarde van $VO_2(t)$ over een tijdsinterval $[0, T]$ als

$$E(T) = \sqrt{\frac{1}{T} \int_0^T \{VO_2(t)\}^2 dt}. \quad (2)$$

De effectieve waarde blijkt van wezenlijk belang voor de specifieke vorm van de respiratie-locomotie-koppeling, omdat het de optimale verhoudingen van frequentie- en fasevergrendelingen tussen cyclische beweging en ademhalingsritme voorschrijft. Voordat we een gedetailleerde discussie aangaan over zichzelf onderhoudende dynamica, schetsen we hier in het kort de onmiddellijke gevolgen van de multiplicatieve structuur van $VO_2(t)$. Om het eenvoudig te houden nemen we aan dat de onderliggende oscillaties volledig harmonisch zijn, dus we beschouwen

$$R(t) = A_R \sin(\omega_R t + \varphi_R) \text{ en } M(t) = A_M \sin(\omega_M t + \varphi_M) \quad (3)$$

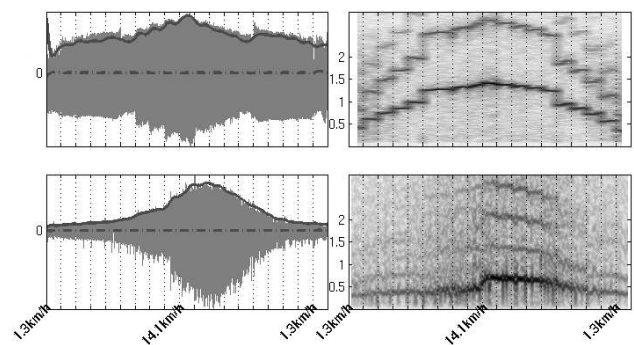
waarbij ω_R de respiratiefrequentie voorstelt, ω_M de bewegingsfrequentie en φ_R en φ_M eventuele faseverschuivingen. Wanneer we deze opstelling substitueren in (1) en bovendien de vergelijking voor $VO_2(t)$ herschalen door te stellen dat $R_0 = M_0 = 1$ en de faseverschuiving van de beweging $\varphi_M = 0$ te kiezen, krijgen we

$$VO_2(t) = [1 - A_R \sin(\omega_R t + \varphi_R)][1 - A_M \sin(\omega_M t)]. \quad (4)$$

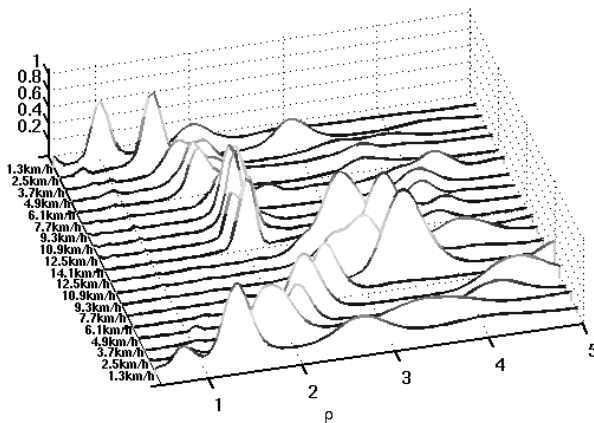
Vervolgens vinden we, na substitutie van $T = 2\pi\omega^{-1}$ en herdefiniëring van $E(T)$ naar $E(\omega)$, de volgende uitdrukking voor de effectieve waarde

$$E_{\omega_R, \omega_M}(\omega) = E(\omega) = \sqrt{\frac{\omega}{2\pi} \int_0^{2\pi/\omega} VO_2(t)^2 dt}, \quad (5)$$

waarbij we met het subscript ω_R, ω_M benadrukken dat deze uitdrukking zowel van ω_R als ω_M afhangt. Deze uitdrukking stelt de gemiddelde zuurstofuitwisseling in de longen voor waarbij de respiratiefrequentie is gegeven door ω_R en de frequentie van de druk in de longen gerelateerd is aan de beweging met ω_M . Om te



Figuur 4 Spectrogrammen en frequentievergrendelingen van sagittale onderbeenbeweging (boven) en respiratie (onder) opgenomen tijdens het hardlopen op een lopend band. Gedurende twintig minuten (abscissae) werd de loopsnelheid van 1.3 km/u tot 14.1 km/u verhoogd en vervolgens weer verminderd. Zowel de staplengte (de amplitude van het onderbeen) als de amplitude van de ademhaling wordt met toenemende loopsnelheid groter zoals te zien is in bovenstaande spectrogrammen. Evenzo nemen respiratie en stapfrequenties toe (zie ook figuur 5).



Figuur 5 Spectrale overlap $\psi(\rho)$ tussen de frequentieverdeling van respiratie en beenbeweging zoals geschetst in figuur 4 [25]. In de loop van de tijd (dus afhankelijk van de snelheid) wordt een breed spectrum van verschillende frequentieverhoudelingen aangenomen, beginnend met $3:2 \rightarrow \dots \rightarrow 7:2 \rightarrow 3:1 \rightarrow 2:1 \rightarrow \dots$. De $2:1$ vergrendeling blijft min of meer constant vanaf de maximale inspanning (snelheid=14.1 km/u).

illustreren hoe $E(\omega)$ verandert onder invloed van ω_R en ω_M gebruiken we (5) en berekenen de effectieve waarde per slag, dat wil zeggen over het tijdsinterval $T_{slag} = 2T_M$. In figuur 6 is te zien dat deze effectieve waarde lokale maxima in de frequentieverhoudelingen $\omega_M:\omega_R = 2:1, 1:1, 2:3$, enzovoort heeft. Zoals te zien is de plaats van het absolute maximum echter niet alleen afhankelijk van de frequentieverhouding maar ook van de verhouding van de bijbehorende amplitudes. Verschillen in amplitude kunnen natuurlijk altijd bestaan wanneer men verschillende proefpersonen of taken bestudeert. Wat minder vanzelfsprekend is zijn amplitudeverschillen bij één proefpersoon gedurende een sessie. Inderdaad kun je je afvragen wat de oorzaak is van een verandering in amplitude wanneer een frequentievergrendeling optreedt. We nemen aan dat beide amplitudes afhangen van hun frequentie, ofwel $A_R = A_R(\omega_R)$ en $A_M = A_M(\omega_M)$. Dit komt ook van pas in het model dat later uitgewerkt wordt en in termen van niet-lineaire oscillatoren geformuleerd is. Het is een feit dat hoe sneller de beweging is, hoe kleiner de amplitudes worden. Dit betekent dat de amplitudes afnemen wanneer de frequentie toeneemt. Nu hebben ervaren sporters (roeiers) zoals die bestudeerd door [18] een vrijwel constante bewegings-(slag)frequentie gedurende een sessie. Naast de afhankelijkheid van de frequentie kan men zich ook voorstellen dat in de loop van de sessie de vraag naar zuur stof toeneemt. We kunnen dan een afname in beide amplitudes introduceren in ons model die veroorzaakt wordt door een toename in de vraag naar energie wegens vermoeidheid. Deze afname zal echter op een andere tijdschaal plaatsvinden omdat de tijdschaal van de verandering in energiehuishouding verschilt van de tijdschaal van zowel respiratie als beweging. Zulke vermoeidheidseffecten kunnen dus bijvoorbeeld door een exponentiële afname worden geformuleerd, dat wil zeggen in de vorm van:

$$A_R^{(0)} = A_R^{(0)}(\tau) = A_R^{(1)} - A_R^{(2)}[1 - e^{-\gamma_R \tau}],$$

$$A_M^{(0)} = A_M^{(0)}(\tau) = A_M^{(1)} - A_M^{(2)}[1 - e^{-\gamma_M \tau}].$$

We gebruiken in deze notatie τ in plaats van t als tijdsparameter om het grote verschil in tijdschalen te benadrukken.

In figuur 7 zijn de vermoeidheidseffecten van de respiratie-

amplitude aangegeven voor de waarden

$$E_{1:1} = \lim_{\omega_R \rightarrow \omega_M} E_{\omega_R, \omega_M}(\omega_M/2),$$

$$E_{2:1} = \lim_{\omega_R \rightarrow \omega_M/2} E_{\omega_R, \omega_M}(\omega_M/2).$$

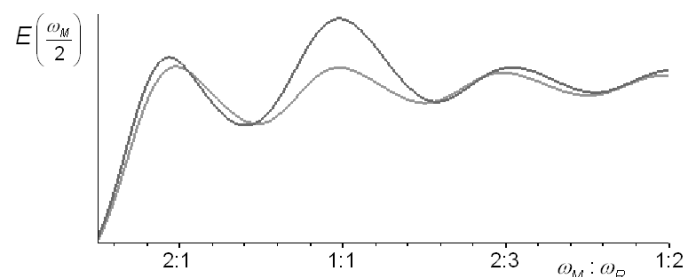
Hun verhouding

$$\Delta_M = \frac{E_{1:1}}{E_{2:1}} = \begin{cases} \geq 1 & \sim 1:1 \text{ frequentievergrendeling} \\ < 1 & \sim 2:1 \text{ frequentievergrendeling} \end{cases}$$

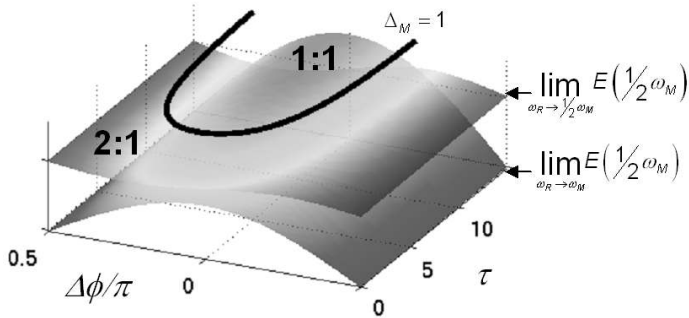
bedekt twee of meer verschillende gescheiden regimes (de grenslijn is $\Delta_M = 1$, de zwarte lijn bovenop de grafiek), waarbij elk van deze regimes een optimale frequentievergrendeling vertegenwoordigt, hier ook nog afhankelijk van het faseverschil $\Delta\phi$ tussen beweging en ademhaling. Voor de roeiers betekent dit dat het maximum van de effectieve waarde in één slag bij een verhouding $2:1$ of bij een verhouding $1:1$ ligt. Uit figuur 7 volgt dus, dat vermoeidheidsgerelateerde amplitudeveranderingen verschillende optimale effectieve waarden voor verschillende harmonischen van de bewegingsfrequentie. Samengevat levert de multiplicatieve contributie van de longdruk (gerelateerd aan de beweging) en de respiratie aan het longvolume lokale maxima in specifieke, rationale frequentievergrendelingen. Zowel amplitude- als faseverhoudingen kunnen bijdragen aan het globaal optimale synchronisatiepatroon.

Dynamica: gekoppelde niet-lineaire oscillatoren

We gaan verder in onze zoektocht naar mechanismen die frequentievergrendelingen kunnen genereren. Daarbij richten we ons op de kwalitatieve dynamische eigenschappen van de onderliggende dynamische deelsystemen en hun expliciete koppeling. We hebben in de inleiding verklaard dat respiratie gezien kan worden als de resultante van een zichzelf onderhoudende oscillator (in de vorm van een netwerk). Evenzo kunnen de bewegingsgerelateerde oscillaties opgevat worden als de resultante van een zichzelf onderhoudende oscillator, vooral omdat we de koppeling beschouwen in de context van ritmische bewegingen. Omdat we ons kunnen concentreren op de essentiële eigenschappen van frequentiekoppelingen, onthouden we ons van het beschrijven van de oscillatoren in fysiologische termen. In plaats daarvan



Figuur 6 Amplitude-effecten voor de effectieve waarde $E(\omega_M/2)$. Wat opvalt is nu dat de effectieve waarde maximaal is bij de verhoudingen $\omega_M:\omega_R = 2:1$ of $1:1$, afhankelijk van de amplitude van één van de oscillatoren. Hier is het de bewegingsamplitude A_M die indien ze klein is $\omega_M:\omega_R = 2:1$ als optimum levert (donkere lijn) en bij groot $\omega_M:\omega_R = 1:1$ (lichte lijn). In onze beschouwing is de bewegingsfrequentie gerelateerd aan de druk in de longen, die twee keer zo snel oscilleert als de greepkracht zoals beschreven in [18]; als zodanig kunnen de verhoudingen in figuur 2 omgezet worden naar $\omega_{slag}:\omega_R = 1:1, 1:2, 1:3$, enzovoort.



Figuur 7 De vermoeidheidseffecten voor de respiratieamplitude; de waarden $E_{1:1} = \lim_{\omega_R \rightarrow \omega_M} E(\omega_M/2)$ en $E_{2:1} = \lim_{\omega_R \rightarrow \omega_M/2} E(\omega_M/2)$

beschouwen we deze als generieke vormen van stabiele verdichtingscycli. Hun dynamica kan formeel beschreven worden door

$$\begin{aligned} \ddot{R} + \omega_R^2 R + n_R(R, \dot{R}) &= J_{R \leftarrow M} \\ \ddot{M} + \omega_M^2 M + n_M(M, \dot{M}) &= J_{R \rightarrow M}. \end{aligned} \quad (6)$$

Net als in de vorige sectie stelt $R = R(t)$ de ademhalingscomponent voor met eigenfrequentie ω_R , en $M = M(t)$ de oscillator gerelateerd aan de beweging met eigenfrequentie ω_M . Hierbij zijn n_R en n_M niet-lineaire functies die de oscillaties van de amplitudes stabiliseren; verderop is hun specifieke vorm beschreven. Zoals gebruikelijk is de notatie hier $\dot{R} = \frac{dR}{dt}$.

Het meest belangrijke in deze dynamische structuur is het feit dat de twee oscillatoren in (6) aan elkaar gekoppeld zijn. Via de functie $J_{R \leftarrow M}$ beïnvloedt de beweging de respiratie, en via $J_{R \rightarrow M}$ wordt de laatste weer teruggeleid in de dynamica van de beweging. Om deze koppelfuncties nader te specificeren maken we gebruik van de resultaten in de vorige sectie. We veronderstellen dat respiratie zich aanpast aan de beweging om de effectieve waarde van zuurstof in de longen te optimaliseren. Anders gezegd voeren we een beperking in met behulp van de maximalisatie van de effectieve waarde van $VO_2(t)$ zoals gedefinieerd in (2). Voor het gemak gebruiken we E in zijn kwadratische vorm. Voor het vinden van extreme waarden stellen we de functionele afgeleide (ofwel Frechet afgeleide, zie [32]) van E^2 gelijk aan nul. Nu werd de bewegingsfrequentie eerder als vrijwel constant aangenomen, zodat we ons beperken kunnen tot het geval waarin respiratie zich aanpast, in tegenstelling tot de beweging. Vervolgens bekijken we de functionele afgeleide van E^2 naar $R(t)$. In het geval van een oplossing die een optimale energiehuishouding mogelijk maakt, moet deze nul naderen. Dus we gebruiken dat als

$$E^2 = \frac{1}{T} \int_0^T \{VO_2(t)\}^2 dt$$

maximaal is, dan is $\frac{\delta E^2}{\delta R(t)} = 0$.

Dit levert na substitutie van de effectieve waarde (2) de volgende vergelijking:

$$\frac{\delta E^2}{\delta R(t)} \propto [R(t) - R_0][M(t) - M_0]^2 = 0. \quad (7)$$

Deze uitdrukking zal dienen als koppelfunctie tussen beweging en respiratie. De koppeling van respiratie naar beweging ne-

geren we, dus $J_{R \rightarrow M} = 0$, omdat de waargenomen bewegingsfrequentie vrijwel constant is. Het ademhalingsritme heeft slechts een zwakke invloed op de voortbeweging, als het überhaupt voorkomt. Nota bene: is $M(t)$ zoals gezegd een zichzelf onderhoudende, stabiele verdichtingscyclus, dan kunnen we de dynamica van de beweging weergeven bijvoorbeeld als $\ddot{M} + \omega_M^2 M + n_M(M, \dot{M}) = 0$; kiezen we verder $n_M(M, \dot{M}) = \varepsilon_M(\dot{M}^2 - v_M^2)\dot{M}$ dan hebben we voor de beweging een eerste orde benadering in de vorm van $M(t) \approx A_M(\omega_M) \sin(\omega_M t)$ met $A_M(\omega_M) = v_M/\omega_M$; dit betekent dat de beweging min of meer sinusoidaal oscilleert en dat zijn amplitude hyperbolisch afneemt bij toenemende frequentie (zie ook de discussie van formule (10) na de volgende alinea). Komen we terug naar de dynamica van de respiratie kunnen we de gehele koppeling voorzien van een constante schalingsparameter α (in feite een Lagrange-multiplicator) waarmee ons model zich uiteindelijk als volgt laat lezen

$$\ddot{R} + \omega_R^2 R + n_R(R, \dot{R}) = \alpha[R - R_0][M - M_0]^2. \quad (8)$$

Zoals gezegd onthouden we ons van het beschrijven van de oscillatoren in fysiologische termen, maar beschouwen de kwalitatieve aspecten van synchronisatie. Daarom nemen we aan dat de niet-lineariteit van n_R in slechts bestaat uit polynomen in R en \dot{R} van lage orde. We gebruiken hiervoor een Rayleigh-oscillator. Deze wordt vaak gebruikt in onderzoek naar motorcontrole om de pieksnelheid van cyclische bewegingen te stabiliseren [6]. Toegepast op ons probleem ziet de Rayleigh-oscillator er als volgt uit

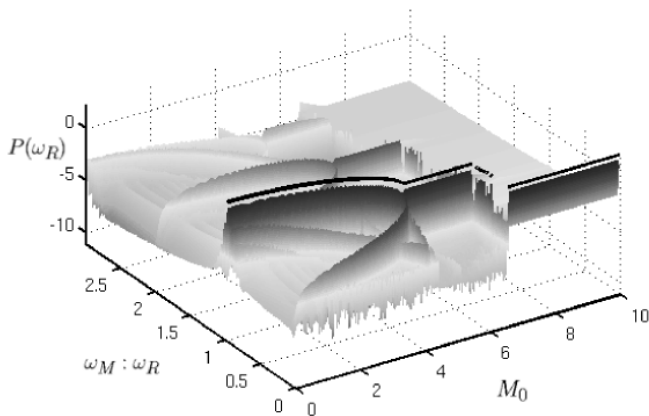
$$n_R(R, \dot{R}) = \varepsilon_R(\dot{R}^2 - v_R^2)\dot{R}. \quad (9)$$

Bij afwezigheid van elke vorm van drijvende kracht (dat wil zeggen, $\alpha = 0$) is het bekend dat deze oscillator stabiele amplitudes produceert die monotoon afnemen bij een stijgende frequentie. Na substitutie van in luidt de uiteindelijke vorm van de respiratiedynamica onder invloed van de bewegingsdynamica als volgt:

$$\ddot{R} + \omega_R^2 R + \varepsilon_R(\dot{R}^2 - v_R^2)\dot{R} = \alpha[R - R_0][M - M_0]^2. \quad (10)$$

Dit is de vergelijking van een zichzelf onderhoudende, niet-lineaire oscillator (aan de linkerzijde) die gedreven wordt door een externe kracht $M = M(t)$. Hoewel dit slechts één enkele kracht is, oefent deze een essentiële invloed uit op de dynamica van R . De twee factoren M en M^2 in de rechterterm drijven het systeem zowel gewoon als parametrisch. In het laatste geval is de invloed van de kracht versterkt door resonantie. Hieruit volgt dat de synchronisatie tussen R en M kan verschillen, afhankelijk van de relatie tussen de gewone en parametrische drijvende kracht. Dus speelt bovendien de verhouding van M en M^2 , bepaald door M_0 een belangrijke rol. Zoals figuur 8 illustreert kunnen mogelijke responsies op deze krachten een 1:1 frequentievergrendeling vertonen met verschillende faserelaties, bijvoorbeeld $|\omega_R - \omega_M| = 0^\circ$ of 90° (meer details over de faseverschuiving zijn in [20, 21] te vinden). Een andere mogelijkheid is een subharmonische respons waarmee we doelen op een frequentieverhouding van $\omega_M : \omega_R = 2:1$. Transities tussen de verschillende oplossingen kunnen veroorzaakt worden op diverse manieren.

Wanneer we van start gaan met grote bewegingsamplitudes en -offsets nemen we een 2:1 frequentievergrendeling waar. Een afnemende offset van de beweging heeft een frequentieverdubbende bifurcatie als gevolg. En een afnemende amplitude van de beweging veroorzaakt een transitie van de relatieve fase tussen de twee oscillatoren terwijl de frequentieverhouding 1:1 blijft. Een frequentieverdubbende bifurcatie kan ook ontstaan wanneer de offset van de respiratie verhoogd wordt, zelfs in het geval van een grote bewegingsoffset [20, 21]. Voor een gedetailleerde discussie over Rayleigh-oscillatoren en hun bifurcatieroutes, in het bijzonder bij het betrekken van een totale koppelingskracht α en het gebruik van de verhouding tussen frequenties als bifurcatieparameters, zie [26, 27].



Figuur 8 In dit bifurcatiediagram werkt de bewegingsoffset M_0 als bifurcatieparameter. De kleur wordt bepaald door de sterkte van de vergrendeling (hier uitgedrukt door het spectrale vermogen P). Na een kritieke waarde waarna een frequentievergrendeling van 2:1 tot stand komt, zien we bij een afnemende M_0 een transitie naar de frequentievergrendeling 1:1. In het bijzonder komen hogere harmonischen tot uitdrukking in de zwakkere replicaties van de bifurcatie.

Discussie

Het komt regelmatig voor dat energieverbruik (ofwel zuurstofconsumptie) lager is gedurende periodes van inspanning dan periodes zonder inspanning. Dit wekt de suggestie dat de koppeling tussen ademhaling en beweging een functie is van het vereiste aërobische vermogen [28-30]. Eerdere pogingen om de werking van de koppeling te ontrafelen concentreerden zich meestal op het identificeren van mechanische oorzaken. Een goed voorbeeld daarvoor is het reeds genoemde onderzoek van Bramble en anderen dat aantoonde dat de mechanische krachten die uitgeoefend worden op het ademhalingsstelsel onmisbaar zijn voor een volledige verklaring van de koppeling tussen locomotie en respiratie. Desalniettemin blijven stellingen aangaande het aërobische vereiste, mechanica en gekoppelde oscillatoren [16] slechts pogingen vanwege het ontbreken van een expliciete verklaring omtrent de doelmatigheid van de inspanning.

In onze beschouwing spelen meer generieke aspecten van dynamische systemen een centrale rol. Zo hebben wij laten zien dat de koppeling verklaard kan worden aan de hand van twee zichzelf onderhoudende oscillatoren die aan elkaar gekoppeld zijn via de maximalisering van de instantane effectieve waarde (geïnterpreteerd als de aanspreekbare hoeveelheid) van energie. Deze is uitgedrukt als een bilineaire functie van beide oscillerende componenten omdat deze koppeling zowel verschillende inspanningspatronen als overgangen hierin veroorzaakt. Het mo-

del dat we naar voren brachten heeft een rijk bifurcatiespectrum dat overeenkomt met het brede scala aan empirisch waargenomen patronen van frequentievergrendeling bij mensen en dieren [11]. Bij de analyses concentreerden we ons op de rijke, dynamische eigenschappen die ontdekt werden in de verschillende experimenten. Hiermee concentreerden we ons op de overgang tussen de frequentievergrendelingen van 2:1 naar 1:1 en de sprongen van 90° in de relatieve fase. Het is met name interessant dat de naar voren gebrachte bifurcatieparameters geïnterpreteerd kunnen worden in termen van fysiologie.

In ons model beschrijven de oscillaties van de bewegingen de inwendige abdominale druk. Deze druk beïnvloedt op zijn beurt de druk in de borstkas [31]. De oscillaties kunnen precies omschreven worden door 1) hun amplitudes die corresponderen met de maximale variatie van de spiersamentrekking en 2) de offset waar de oscillaties rond schommelen. Deze offset kan opgevat worden als de gemiddelde kracht die een spier levert en beïnvloedt volgens ons model de frequentieverhoudingen in de koppeling. Hoe groter de offset hoe groter de mogelijkheid een 2:1 synchronisatie te vinden. Wanneer de gemiddelde krachtlevering verlaagd wordt kan dit een overgang naar een 1:1 coördinatiepatroon veroorzaken. Hierna kan een sprong in de relatieve fase binnen het 1:1 patroon optreden als gevolg van een verandering in bewegingsamplitude. Naast effecten van een verandering van druk op de longen, kan ook de respiratieoscillator wezenlijke invloed uitoefenen op de optimale vergrendeling. Door het gemiddelde luchtvolume in de longen te verhogen verhoogt de ademhalingsgerelateerde druk en dus de ademhalingsoffset. En inderdaad kan deze offset frequentieverdubbende bifurcaties veroorzaken, ofwel een sprong van een 2:1 naar een 1:1 synchronisatie.

Het model wordt gevormd door een combinatie van zichzelf onderhoudende oscillatoren vanuit het oogpunt van een maximalisatie van de resulterende energieoverdracht. De precieze keuze van zowel de oscillatoren als de energiefunctie weerspiegelt mechanische beperkingen voor de effectieve waarde van energie. Vanzelfsprekend hangt de mate waarin deze beperkingen actief zijn af van de aard van de beweging. In de koppeling kunnen op deze manier verschillende (cascades van) frequentievergrendelingen worden waargenomen, afhankelijk van de manier van bewegen. In vergelijking met roeien kunnen veel meer verschillende vergrendelingen optreden tijdens hardlopen, wat uitgelegd kan worden door het verschil in frequentieregime waarin de bewegingsgerelateerde druk in de longen zich bevindt. De snelle oscillaties tijdens het hardlopen staan veel meer rationale verhoudingen toe, en volgens ons model zijn deze allemaal (sub)optimaal en neemt hun onderlinge verschil af naar mate de frequentie toeneemt. Niet alleen neemt het verschil tussen de optima van de werkzame waarde van energie in de verschillende verhoudingen af, de onderlinge afstanden worden ook kleiner. Dit zou kunnen verklaren waarom er meer observaties zijn van overgangen tussen synchronisatiepatronen tijdens hardlopen. Ongeacht de specifieke activiteit brengen synchrone oscillaties altijd een (sub)optimale energieoverdracht met zich mee. Om dus efficiënt te zijn moet de ademhaling zich altijd verhouden tot de cyclische beweging met een rationaal getal. Derhalve onderhouden goed getrainde personen vaker en langduriger een koppeling tussen ademhaling en beweging, zoals de beschikbare data ook laten zien.

Naast een verklaring voor de waarneming dat frequenties vaak vergrendeld zijn met een verhouding samengesteld uit gehele getallen, wijst het model verscheidene mechanismen aan die voor transities tussen synchronisatiepatronen verantwoordelijk kunnen zijn: oscillatoroffset(s), amplitude(s) en globale frequentie. Tot op de dag van vandaag is het onderzoek naar de koppeling tus-

sen ademhaling en beweging beperkt. De studies die voorhanden zijn laten vaak na de precieze rol van bifurcatieparameters vast te stellen. Uit het hier gepresenteerde onderzoek komt naar voren dat behalve het tempo en de amplitude van ademhaling en beweging, ook de gemiddelde spierkracht en het gemiddelde luchtgehalte in de longen cruciale bifurcatieparameters kunnen zijn. ◀

Referenties

- 1 C.A. Del Negro et al., 'Periodicity, mixed-mode oscillations, and quasiperiodicity in a rhythm-generating neural network'. *Biophys. J.*, **82**(1 Pt 1) (2002), pp. 206–214.
- 2 C.A. Del Negro, C. Morgado-Valle, J.L. Feldman, 'Respiratory rhythm: an emergent network property?' *Neuron*, **34**(5) (2002), pp. 821–830.
- 3 H. Haken, *Principles of Brain Functioning*, Springer, Berlin, 1996.
- 4 H. Haken, *Information and Self-Organization: A Macroscopic Approach to Complex Systems. Second enlarged edition*, Springer, New York, 2000.
- 5 W.L. Keith, R.H. Rand, '1:1 and 2:1 phase entrainment in a system of two limit cycle oscillators'. *J. Math. Bio.*, **20** (1984), pp. 133–152.
- 6 B.A.K. Kay et al., 'Space-time behavior of single and bimanual rhythmic movements'. *J. Exp. Psychol.: Human Percept. Perform.*, **13** (1987), pp. 178–192.
- 7 P.J. Beek, W.E.I. Rikkert, P.C.W. van Wieringen, 'Limit cycle properties of rhythmic forearm movements'. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, **22** (1996), pp. 1077–1092.
- 8 L. Glass, 'Synchronization and rhythmic processes in physiology'. *Nature*, **410**(6825) (2001), pp. 277–284.
- 9 J.A.S. Kelso, *Dynamic Patterns — The Self-organization of Brain and Behavior*, MIT Press, Cambridge MA, 1995
- 10 F.C. Hoppensteadt, *An Introduction to the Mathematics of Neurons: Modeling in the frequency domain*, Cambridge University Press, Cambridge, Second Edition, 1997.
- 11 D.F. Boggs, 'Interactions between locomotion and ventilation in tetrapods'. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.*, **133**(2) (2002), pp. 269–288.
- 12 I.S. Young, R.D. Warren, J.D. Altringham, 'Some properties of the mammalian locomotory and respiratory systems in relation to body mass'. *J. Exp. Biol.*, **164** (1992), pp. 283–294.
- 13 D.M. Bramble, F.A. Jenkins Jr., 'Mammalian locomotor-respiratory integration: implications for diaphragmatic and pulmonary design'. *Science*, **262**(5131) (1993), pp. 235–240.
- 14 D.M. Bramble, D.R. Carrier, 'Running and breathing in mammals'. *Science*, **219**(4582) (1983), pp. 251–256.
- 15 P. Bernasconi et al., 'Running training and co-ordination between breathing and running rhythms during aerobic and anaerobic conditions in humans'. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.*, **70**(5) (1995), pp. 387–393.
- 16 P.G. Amazeen, E.L. Amazeen, P.J. Beek, 'Coupling of breathing and movement during manual wheelchair propulsion'. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, **27**(5) (2001), pp. 1243–1259.
- 17 D.A. Mahler et al., 'Ventilatory responses and entrainment of breathing during rowing'. *Med. Sci. Sports. Exerc.*, **23**(2) (1991), pp. 186–192.
- 18 G.P. Siegmund et al., 'Ventilation and locomotion coupling in varsity male rowers'. *J. Appl. Physiol.*, **87**(1) (1999), pp. 233–242.
- 19 D.A. Mahler et al., 'Locomotor-respiratory coupling develops in novice female rowers with training'. *Med. Sci. Sports. Exerc.*, **23**(12) (1991), pp. 1362–1366.
- 20 R. Huys, A. Daffertshofer, P. Beek, 'Locomotion-respiration coupling: An account of the underlying dynamics'. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, **26** (2004), p. S97.
- 21 A. Daffertshofer, R. Huys, P.J. Beek, 'Dynamical coupling between locomotion and respiration'. *Biological Cybernetics*, **90**(3) (2004), pp. 157–164.
- 22 M.H. Jensen, P. Bak, T. Bohr, 'Complete Devils Staircase, Fractal Dimension, and Universality of Mode-Locking Structure in the Circle Map'. *Physical Review Letters*, **50**(21) (1983), pp. 1637–1639.
- 23 R.J. Rodriguez et al., 'Electromyographic analysis of rowing stroke biomechanics'. *Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, **30**(1) (1990), pp. 103–108.
- 24 H. Wasjwerner et al., 'Muscle action and stress on the ribs in rowing'. *Physical Therapy in Sport*, **1** (2000), pp. 75–84.
- 25 A. Daffertshofer et al., 'Spatio-temporal patterns of encephalographic signals during polyrhythmic tapping'. *Hum. Mov. Sci.*, **19**(4) (2000), pp. 475–498.
- 26 J. Guckenheimer, P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer, Berlin, 1983
- 27 A.H. Nayfeh, D.T. Mook, *Nonlinear Oscillations*, Wiley, New York, 1979.
- 28 M.R. Bonsignore et al., 'Ventilation and entrainment of breathing during cycling and running in triathletes'. *Med. Sci. Sports Exerc.*, **30**(2) (1998), pp. 239–245.
- 29 F. Garlando et al., 'Effect of coupling the breathing and cycling rhythms on oxygen uptake during bicycle ergometry'. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.*, **54**(5) (1985), pp. 497–501.
- 30 P. Bernasconi, J. Kohl, 'Analysis of coordination between breathing and exercise rhythms in man'. *J. Physiol.*, **471** (1993), pp. 693–706.
- 31 J. Cholewicki, P.C. Ivancic, A. Radebold, 'Can increased intra-abdominal pressure in humans be decoupled from trunk muscle co-contraction during steady state isometric exertions?' *Eur. J. Appl. Physiol.*, **87**(2) (2002), pp. 127–133.
- 32 M. Giaquinta, en S. Hildebrandt, *Calculus of Variations (Vol 1), Lagrangian Formalism, Mariano Giaquinta and Stefan Hildebrandt*, Springer, Berlin, 2004