

ПОЗНЫЕ РЕАКЦИИ, ВЫЗВАННЫЕ ВИБРАЦИОННОЙ СТИМУЛЯЦИЕЙ МЫШЦ ГОЛЕНЕЙ В УСЛОВИЯХ ВИРТУАЛЬНОГО ЗРИТЕЛЬНОГО ОКРУЖЕНИЯ

Поступила 05.12.09

Исследовали влияние неожиданных смещений видимого зрительного окружения, обеспечиваемого созданием трехмерной виртуальной зрительной среды (ВЗС), на позные реакции, вызванные вибрационной стимуляцией проприоцепторов мышц голеней при стоянии. ВЗС имела два плана – подвижный передний, смещения которого связывались с колебаниями тела, и неподвижный задний. Последний предлагалось использовать в качестве системы отсчета при коррекциях испытуемыми возмущений позы. Параметрами ВЗС управляли с помощью компьютера, комбинируя смещения ее переднего плана с аналогичными по длительности и профилю вызванными движениями тела. Несмотря на предоставленную испытуемым возможность использовать в качестве системы отсчета неподвижный задний план, величины вызванных позных ответов в условиях восприятия ВЗС существенно превышали величину ответов при стоянии с открытыми глазами перед полностью неподвижной зрительной картиной. Позные ответы последовательно увеличивались с возрастанием относительной величины смещений переднего плана ВЗС, но всегда оставались меньшими, чем ответы в условиях тестирования с закрытыми глазами. Увеличение позных ответов при синфазном характере связи между движениями тела и смещениями ВЗС было достоверно большим, чем при противофазном характере этой связи. Таким образом, перемещения переднего плана ВЗС, с одной стороны, дестабилизировали поддержание вертикальной позы, что приводило к увеличению позных реакций. С другой же стороны, такие перемещения давали возможность испытуемым использовать их в качестве сигналов обратной связи и модулировать величину позных ответов в случае изменения направления связи между движениями тела и видимой зрительной картиной.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: коррекции позы, вибрационная стимуляция, виртуальное зрительное окружение, сенсорный конфликт, стабиллография.

ВВЕДЕНИЕ

Позные реакции, возникающие вследствие нарушения равновесия у стоящего человека, всегда представляют собой пространственно ориентированные двигательные акты, т. е. они напрямую зависят от восприятия положения собственного тела относительно внешнего окружения. Это восприятие формируется в ЦНС при анализе афферентных сигналов, поступающих от ряда входов – органов зрения, проприоцепторов мышц, опорного тактильно-

го входа и вестибулярных органов. Известно, что у спокойно стоящего человека неожиданное смещение воспринимаемого зрительного окружения может вызвать двигательную реакцию несмотря на то, что информация об изменении положения тела от других сенсорных источников не поступает. Данная реакция может значительно меняться (усиливаться или ослабляться), если одновременно с действием зрительного стимула нарушается равновесие тела [1–3]. С другой стороны, неожиданное локальное воздействие, влияющее на афферентацию от мышц или/и вестибулярных органов, также способно привести к нарушениям равновесия, несмотря на отсутствие сигналов от зрительной системы об изменении положения тела в пространстве [4, 5]. В описанных ситуациях имеет место

¹ Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН, Москва (РФ).
Эл. почта: bnsmet@iitp.ru; smetanin@cnt.ru (Б. Н. Сметанин).

так называемый сенсорный конфликт, который возникает в силу противоречивости информации о положении тела в пространстве, поступающей от разных сенсорных источников. Результирующий коррекционный позный ответ будет зависеть от того, какой афферентный источник информации будет выбран в качестве основного (референтного) при построении системы отсчета и формировании двигательной реакции. Чтобы понять, как в условиях сенсорного конфликта работает механизм выбора того или иного афферентного потока в качестве референтного, мы исследовали поддержание вертикальной позы в условиях, позволявших независимо манипулировать параметрами двух афферентных потоков – от органов зрения и проприоцепторов мышц голени.

В выполненном исследовании источником зрительной информации для стоящего человека служила трехмерная виртуальная зрительная среда (ВЗС), имитировавшая реальное зрительное окружение. Мы комбинировали наклоны тела, вызванные вибрационной стимуляцией мышц голени стоящего человека, с аналогичными по длительности и профилю движениями трехмерной ВЗС, которая в условиях тестов служила единственным источником зрительной информации. Параметрами движения такой среды управляли с помощью компьютера, изменяя их в соответствии с задачами исследования.

МЕТОДИКА

Экспериментальные процедуры. В исследовании приняли участие 12 здоровых людей в возрасте от 30 до 64 лет (семеро мужчин и пять женщин). Все они были предварительно информированы о содержании исследования, процедуре экспериментов и дали согласие на участие в них. Во время тестов испытуемые стояли в удобной обуви на платформе стабิโลграфа (40 × 40 см), что позволяло отслеживать изменения положения центра давления стоп (ЦДС), и смотрели через стереоскопические очки на экран (рис. 1). В процессе проведения проб с вибрационной стимуляцией мышц испытуемые должны были поддерживать удобную вертикальную позу, по возможности минимизируя отклонения тела от исходного положения. Стопы испытуемых находились в удобном естественном положении (пятки расставлены на расстояние 8–12, а носки – на 18–23 см).

Зрительные условия. Позные реакции на вибрационную стимуляцию мышц голени регистрировали в трех различных условиях зрительного контроля: при стоянии с открытыми глазами и восприятии неподвижного двухмерного изображения на экране (ОГ), при стоянии с закрытыми глазами в темноте (ЗГ) и в условиях восприятия ВЗС.

Для создания ВЗС был применен так называемый пассивный способ формирования трехмерного стереоизображения, базирующийся на эффекте поляризации света [6, 7]. С помощью двух проекторов, снабженных поляризационными фильтрами, которые были ориентированы ортогонально относительно друг друга, два изображения одной и той же сцены (в нашем случае это был вид на городской пейзаж из окна) одновременно проецировались на экран из специального материала, обладающего минимальной степенью деполяризации (так называемый серебряный экран, silver screen). Испытуемый и проекторы находились по одну сторону экрана. В условиях создания трехмерного зрительного окружения испытуемые видели сцену, включающую в себя два плана. Первый из них со-

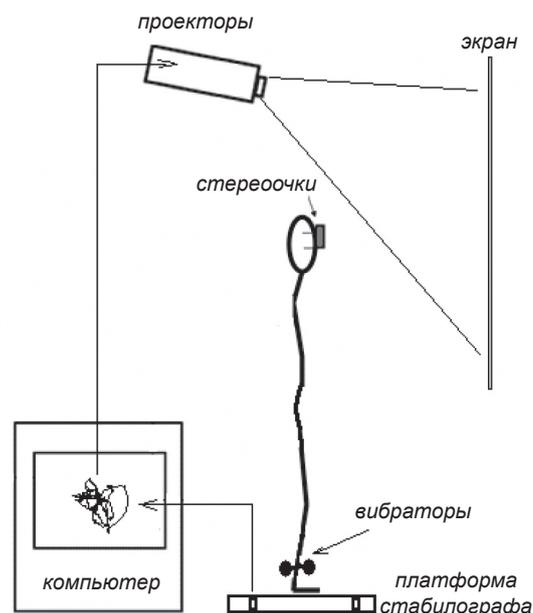
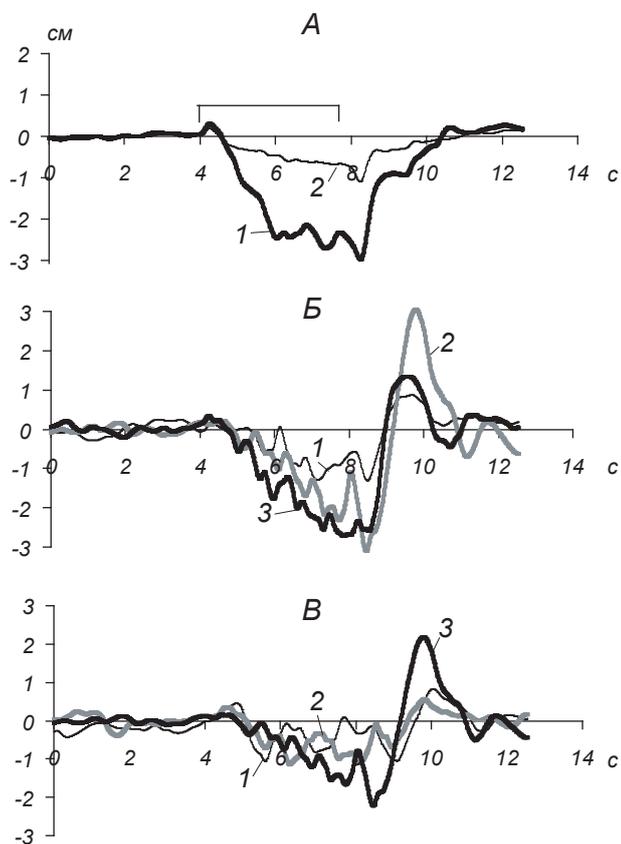


Рис. 1. Схематическое изображение положения испытуемого и элементов методики в ходе эксперимента в условиях восприятия виртуального зрительного окружения.

Рис. 1. Схематичне зображення положення випробуваного та елементів методики в перебігу експерименту в умовах сприйняття віртуального зорового оточення.



Р и с. 2. Позные ответы на вибрационную стимуляцию трехглавых мышц голени, полученные при стоянии одного из испытуемых в разных зрительных условиях. По оси абсцисс – время, с; по оси ординат – величина смещения центра давления стоп, см. *А* – позные ответы при закрытых и открытых глазах (ЗГ и ОГ, 1 и 2 соответственно) в условиях неподвижного зрительного окружения. *Б* – позные ответы в условиях восприятия визуальной зрительной среды (ВЗС), смещения которой были синфазно связаны с колебаниями тела в передне-заднем направлении при разных коэффициентах связи, равных единице, двум и четырем (1, 2 и 3 соответственно). *В* – позные ответы в условиях восприятия ВЗС, смещения которой были связаны с колебаниями тела противофазно. Обозначения те же, что и на *Б*. Скобкой на верхнем фрагменте обозначена длительность периода вибрационной стимуляции.

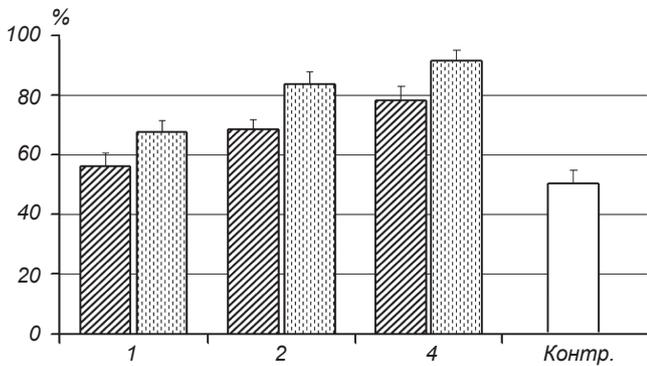
Р и с. 2. Постуральні відповіді на вібраційну стимуляцію триголових м'язів гомілок, отримані при стоянні одного з випробуваних у різних зорових умовах.

ответствовал окну с прилегающими к нему стенами, а второй – части городского пейзажа (виду соседних зданий). Изображение первого (переднего) плана соответствовало удалению от испытуемого на расстояние 1,2, а второго (заднего) – на расстояние порядка 20 м.

Испытуемые использовали очки с поляризационными фильтрами, ориентированными парал-

лельно соответствующим фильтрам проекторов, что обеспечивало трехмерность видимого изображения ВЗС. При этом поле зрения испытуемых составляло примерно 80 град по вертикали и 90 град по горизонтали. Поле зрения не выходило за пределы ВЗС, в силу чего испытуемые могли ориентироваться только в пределах представленной им виртуальной зрительной картины. Для поддержания ощущения более полного погружения в виртуальную реальность движение переднего плана ВЗС было «привязано» к горизонтальным колебаниям центра тяжести (ЦТ) тела. О положении ЦТ судили по отфильтрованным колебаниям положения ЦДС. Использовали фильтр низких частот, нивелировавший колебания обеих составляющих ЦДС с частотами выше 1 Гц. Частота фильтрации колебаний ЦДС была выбрана на основании результатов ранее выполненного исследования [8]. В нем было аналитически доказано, что у стоящего человека колебания ЦДС с частотой ниже 1 Гц совпадают с колебаниями ЦТ тела, а более высокие частоты колебаний ЦДС смещениями ЦТ не воспроизводятся. Связь ВЗС с колебаниями ЦТ осуществлялась специальной компьютерной программой таким образом, что в одной половине проб с вибрацией мышц паттерн колебаний тела и смещений переднего плана ВЗС был противоположным (противофазным, ПФ), а в другой половине проб – синфазным (СФ). При этом коэффициент связи между отклонениями ВЗС и ЦТ мог быть равен либо единице (К1; колебания воспринимаемой зрительной картины соответствовали по величине колебаниям ЦТ тела), либо двум (К2; колебания зрительной картины были в два раза больше по амплитуде, чем при К1), либо четырем (К3, колебания зрительной картины вчетверо превышали таковые при К1). С вибрацией передних большеберцовых мышц выполнялись 24 пробы и столько же – с вибрацией трехглавых мышц голени. Движения ВЗС относительно колебаний тела воспроизводились с небольшой задержкой (20 мс), которая возникала из-за необходимости фильтрации колебаний ЦДС в режиме “online”. В результате привязки переднего плана ВЗС к колебаниям ЦТ тела видимое испытуемыми зрительное окружение воспринималось как нестационарное, несмотря на то что задний план оставался неподвижным. Инструкция предлагала испытуемым в процессе проведения проб смотреть на неподвижный задний план.

Помимо проб в условиях виртуального зрительного окружения (ВЗО) в качестве контроля прово-



Р и с. 3. Влияние смещений виртуальной зрительной среды (ВЗС), связанных противофазно и синфазно (левые и правые столбцы соответственно) с колебаниями тела, на величину позных реакций, вызванных вибрационной стимуляцией мышц голени.

По вертикали – среднegrупповая нормированная величина позных ответов, % относительно величины ответов при стоянии с закрытыми глазами (принята за 100 %). Вертикальными черточками показаны величины ошибки среднего. Величина коэффициента связи между смещениями ВЗС и колебаниями тела указана под парами столбцов. Белый столбец справа (*Контр.*) – нормированная величина позных реакций при стоянии с открытыми глазами.

Р и с. 3. Вплив зрушень віртуального зорового середовища, пов'язаних протифазно і синфазно (ліві і праві стовпчики відповідно) з коливаннями тіла, на величину поструральних реакцій, викликаних вібраційною стимуляцією м'язів гомілок.

дились также тестирование в обычных условиях стояния с открытыми глазами (ОГ, по шесть проб с вибрационной стимуляцией передних и задних мышц голени) и аналогичное тестирование с таким же количеством проб при закрытых глазах в темноте (ЗГ). В случаях ОГ испытуемые находились в тех же самых очках, причем поле зрения было ограничено теми же пределами, что и в условиях ВЗО, и испытуемые видели перед собой тот же экран с изображением того же интерьера комнаты, однако в данном условии изображение было неподвижным и плоским. Таким образом, испытуемые стояли в условиях, соответствующих нормальному зрительному восприятию, но с несколько ограниченным полем зрения.

Регистрация и оценка позных реакций. Позные реакции вызывали путем вибрационной стимуляции (частота 70 Гц, амплитуда 1.0 мм, длительность 4 с) областей сухожилий либо обеих трехглавых мышц голени, либо обеих передних большеберцовых мышц. Использовали два идентичных вибратора, заключенных в трубчатый металлический кожух. Каждый из них был изготовлен на базе

электродвигателя постоянного тока с укрепленными на осях эксцентриками. Вибраторы были жестко прикреплены к средней части деревянных планок (длина 40, ширина 3 и толщина 1 см). Планки с вибраторами фиксировали на ногах испытуемого эластичными бинтами (одну – поперек ахилловых сухожилий обеих ног, другую – поперек сухожилий передних большеберцовых мышц). Такой способ крепления вибраторов позволял синхронно стимулировать по выбору либо обе трехглавые мышцы голени, либо обе передние большеберцовые мышцы. Вибрационная стимуляция вызывала отклонение тела назад в случае раздражения ахилловых сухожилий или отклонение вперед при раздражении сухожилий передних большеберцовых мышц.

В ходе проведения проб регистрировали фронтальную и сагиттальную составляющие (*x*- и *y*-координаты) вертикальной проекции ЦДС на плоскость опоры. Сигналы от стабилोगрафа оцифровывали с частотой 100 с⁻¹ и вводили в компьютер для последующего анализа. При тестировании зрительные условия чередовали в случайном порядке.

Длительность проб в каждом из зрительных условий составляла 15 с. Пробы включали в себя период спокойного стояния (период фоновых колебаний) длительностью 5–7 с, период поструральной реакции на вибрационную стимуляцию мышц (4 с) и период возвращения к исходному состоянию (рис. 2). При исследовании позных ответов на вибрацию вычисляли среднюю величину смещения *y*-координаты (отклонения тела в передне–заднем направлении) за период действия вибрационного стимула. Оценку величины смещения данной координаты производили относительно среднего уровня колебаний тела в период фоновых колебаний. Величину уровня фоновых колебаний вычисляли в пределах четырехсекундного интервала, предшествовавшего началу вибрационной стимуляции.

При каждом зрительном условии испытуемые участвовали в восьми пробах, четыре из которых производили с вибрацией ахилловых сухожилий, а другие четыре – с аналогичной стимуляцией сухожилий передних большеберцовых мышц. Пробы с разными коэффициентами связи между отклонениями ВЗО и ЦТ и вибрацией мышц разных групп, как и с различными зрительными условиями, чередовали в случайном порядке. В целом в ходе эксперимента каждый испытуемый участвовал в 72 пробах (две мышцы × четыре повторения × три зрительных условия × три коэффициента).

Статистическая обработка. В ходе статисти-

ческого анализа полученных данных влияние зрительного контроля на поздние реакции при вибрационном раздражении мышц голени оценивали с помощью дисперсионного анализа (ANOVA). В качестве факторов выступали «коэффициент связи» (ВЗС-К1, ВЗС-К2, ВЗС-К3) и «направление связи» (СФ и ПФ) между колебаниями зрительной среды и колебаниями тела. Достоверность различий между результатами при отдельных зрительных условиях оценивали с помощью *t*-теста для выборок с неравными дисперсиями. Поскольку систематических отклонений тела во фронтальной плоскости обнаружено не было, далее будут представлены только результаты исследования величины смещения у-координаты, вычисленной для сагиттальной составляющей постуральной реакции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 2 представлены поздние ответы на одновременную вибрационную стимуляцию обеих трехглавых мышц голени у одного из испытуемых, усредненные по четырем пробам. Видно, что поздний ответ на указанную стимуляцию в условиях ЗГ существенно превышал реакцию при ОГ (А). Напомним, что в последнем случае испытуемый воспринимал неподвижную и плоскую (двухмерную) зрительную картину.

В условиях ВЗО поздние ответы были тем больше, чем выше был коэффициент связи между смещениями ВЗС и колебаниями тела. Из рис. 2, Б, В видно, что поздние ответы в условиях СФ-связи между колебаниями ЦТ и ВЗС были значительно больше, чем в условиях ПФ-связи. Сходные изменения поздних ответов при разных зрительных условиях наблюдались у всех испытуемых.

Анализ поздних реакций на вибрационную стимуляцию передних большеберцовых мышц не выявил каких-либо особенностей изменений величины двигательных ответов, зависящих от условий зрительного окружения, которые бы отличали их от изменений ответов на стимуляцию трехглавых мышц голени. В случае вибрации передних большеберцовых мышц поздние ответы также были наибольшими при ЗГ и наименьшими при ОГ, и такие ответы аналогичным образом менялись в зависимости от изменений коэффициента связи и направления связи между колебаниями тела и колебаниями ВЗС. Это позволило объединить результаты анализа поздних реакций, полученные в условиях

стимуляции обеих групп мышц голени, в единую выборку, результаты анализа которой представлены на рис. 3.

На этом рисунке приведены величины поздних ответов при различных условиях тестирования, усредненные по всем испытуемым. Данные, полученные на каждом из испытуемых, предварительно были представлены не в натуральных единицах измерения, а как относительные величины ответов в условиях ЗГ, принятых за 100 %. Такое представление результатов было обусловлено тем обстоятельством, что абсолютные величины смещений ЦТ тела, измерявшиеся в сантиметрах, у разных испытуемых значительно различались. Так, например, у двух из 12 испытуемых поздние ответы на вибрацию в условиях ОГ по абсолютной величине были в два-три раза меньше, чем у остальных участников тестов. У этих испытуемых в условиях стояния с ОГ двигательные реакции на вибрацию были видны только после усреднения всех четырех проб. Данные различия отражали как индивидуальную чувствительность испытуемых к вибрационной стимуляции мышц голени, так и разные массинерционные характеристики их тел. Вместе с тем анализ поздних ответов показал, что паттерн их изменений в зависимости от зрительных условий у всех испытуемых был практически идентичным.

Из рис. 3 видно, что в условиях ВЗС поздние ответы действительно зависели от коэффициента связи и направления связи колебаний тела с видимой зрительной картиной.

Дисперсионный анализ выявил глобальное влияние фактора «коэффициент связи» на величину позднего ответа как при ПФ-направлении колебаний ВЗС и колебаний тела ($F_{2,71} = 5.87, P < 0.01$), так и при их СФ-направлении ($F_{2,71} = 10.47, P < 0.001$). Сравнение выборок данных, полученных с разными коэффициентами при ПФ-связи, показало статистически достоверные различия величин поздних ответов для условий ВЗС 1_{пф} и ВЗС 2_{пф} ($t = 2.06, P < 0.05$) и условий ВЗС 1_{пф} и ВЗС 3_{пф} ($t = 3.16, P < 0.01$). В случаях СФ-связи статистический анализ выявил значимые различия величин поздних ответов для условий ВЗС 1_{сф} и ВЗС 2_{сф} ($t = 3.08, P < 0.01$) и условий ВЗС 1_{сф} и ВЗС 3_{сф} ($t = 4.28, P < 0.001$).

Согласно результатам дисперсионного анализа, фактор «направление связи» также оказывал глобальное влияние на величину позднего ответа ($F_{1,143} = 15.06, P < 0.001$). В ходе проведения последующего двухвыборочного *t*-теста были обнаруже-

ны достоверные статистические различия позных ответов для условий ВЗС 1_{сф} и ВЗС 1_{пф} ($t = 2.90, P < 0.01$), ВЗС 2_{сф} и ВЗС 2_{пф} ($t = 4.95, P < 0.001$), ВЗС 3_{сф} и ВЗС 3_{пф} ($t = 2.74, P < 0.01$).

Статистический анализ также показал достоверное различие величин позных ответов, полученных в условиях восприятия виртуального окружения при всех его вариациях (за исключением ВЗС 1_{пф}), и позных ответов на вибрацию в условиях ОГ.

ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе позного контроля ЦНС человека и животных обрабатывает информацию, поступающую от различных сенсорных источников, и приводит положение тела в соответствие с окружающим пространством, генерируя соответствующие текущей ситуации целенаправленные коррекционные движения. Внешние воздействия, дестабилизирующие позу, вызывают автоматические быстрые и координированные позные ответы, которые запускаются преимущественно сигналами, поступающими от соматосенсорной системы [9–12]. Эти ответы не являются простыми рефлексам, организованными на спинальном уровне, а формируются в результате интеграции сигналов, поступающих в различные структуры головного мозга как от проприоцепторов мышц и суставов, так и от зрительных и вестибулярных рецепторов [13–16].

В отношении влияний зрительного входа на быстрые позные коррекции при неожиданном возмущении равновесия (т. е., коррекции, аналогичные наблюдаемым в нашем исследовании) существуют противоречивые мнения. Некоторые авторы полагают, что информация от зрительного входа не оказывает на подобные коррекции существенного влияния. Такое предположение связывают с большими латентными периодами и более высокими порогами позных ответов на смещения окружающего зрительного пространства по сравнению с соответствующими параметрами ответов, обусловленных активацией мышечных проприоцепторов [17, 18]. С другой стороны, сообщалось об экспериментальных данных, согласно которым зрительная информация в условиях ее конфликта с информацией от других сенсорных входов может оказывать быстрое и довольно сильное воздействие на постуральные реакции [19, 20]. Было установлено, что влияние неожиданных смещений видимого зрительного окружения на позную стабильность зависит от па-

раметров этих смещений, а также от информации о свойствах опоры и состоянии мышц, вовлеченных в поддержание позы [2, 21–23]. Результаты наших исследований [23] дают основание полагать, что в ситуации сенсорного конфликта существенную роль может играть выбор той или иной афферентной системы в качестве основной для формирования системы координат и построения двигательных коррекций, стабилизирующих вертикальную позу.

В настоящей работе мы пытались подойти к пониманию того, как в условиях сенсорного конфликта, обусловленного влияниями вибрационной стимуляции проприоцепторов мышц голени и одновременным неожиданным смещением зрительного окружения, происходят выбор системы отсчета и коррекция вызванного активацией данных проприоцепторов отклонения тела от вертикали. Для этого мы исследовали поддержание вертикальной позы в условиях погружения испытуемых в трехмерную ВЗС, которая с достаточно высокой адекватностью имитировала реальное зрительное окружение, давая в то же время возможность манипулировать параметрами зрительных сигналов. Управление осуществляли с помощью компьютера, комбинируя вызванные вибрационной стимуляцией движения тела со смещениями ВЗС.

Один из основных результатов выполненного исследования состоит в том, что, несмотря на предоставленную испытуемым возможность использовать неподвижный задний план ВЗС в качестве референтной системы отсчета, вызванные позные ответы имели величину, существенно превышавшую величину ответов при отсутствии связи между колебаниями тела и ВЗС (т. е. в условии ОГ). В то же время позные ответы, последовательно увеличиваясь с возрастанием коэффициента связи со смещениями переднего плана ВЗС, всегда оставались меньше ответов при ЗГ (рис. 3). Это означает, что информация, касающаяся связанных с движениями тела смещений переднего плана зрительной картины, использовалась испытуемыми для коррекции позных ответов. Данная информация влияла на величину вызванных вибрацией отклонений тела двояким образом. С одной стороны, видимое испытуемыми зрительное окружение воспринималось как нестационарное. Такое восприятие затрудняло использование указанного окружения в качестве системы отсчета в процессе поддержания вертикальной позы. Это, как было показано нами ранее [23], сопровождается увеличением позных ответов.

С другой стороны, синхронизация колебаний ВЗС с колебаниями тела давала возможность испытуемым использовать движения зрительной картины в качестве сигналов обратной связи. Напомним, что передний план ВЗС был «привязан» к колебаниям ЦТ тела, причем с разными коэффициентами связи. Колебания ВЗС соответствовали колебаниям тела либо точно в соответствии один к одному (при К1), либо с увеличением в два (К2) или четыре (К3) раза, причем они могли быть либо синфазными, либо противофазными позному ответу по направлению. Следовательно, они давали испытуемым информацию о направлении и величине колебаний тела, хотя эта информация в большинстве проб была искаженной. Последнее обстоятельство отразилось специфическим образом на величине позных ответов и на ее изменениях, причем такая модуляция зависела от направления связи между колебаниями тела и смещениями ВЗС. Позные ответы на одинаковую по амплитуде и длительности вибрационную стимуляцию мышц голени увеличивались с повышением коэффициента связи, но в существенно меньшей степени, чем можно было бы ожидать исходя из кратности усиления колебаний ВЗС. Кроме того, оказалось, что увеличение позных ответов при СФ-характере связи между колебаниями тела и смещениями ВЗС было достоверно большим, чем при ПФ-связи. Этот факт является убедительным свидетельством в пользу предположения, что испытуемые не просто наблюдали за колебаниями переднего плана виртуальной зрительной картины. Они, несмотря на достаточно быстрое развитие реакции на вибростимуляцию, успевали оценить величину и направление такой реакции, основываясь на получаемой зрительной информации, и использовать данную информацию для коррекции позы.

Таким образом, мы показали, что при наличии двух конфликтующих афферентных потоков – зрительного и проприоцептивного – первый используется в качестве референтного, только когда визуальное окружение стационарно. В этом случае позные ответы на вибрационную стимуляцию проприоцепторов мышц голени минимизируются вплоть до почти полного исчезновения подобных реакций. Если же зрительное окружение или хотя бы его часть (передний план) подвижны, то в качестве главной референтной системы выступает система проприоцепции, а зрительная информация оказывает только модулирующее воздействие на процесс коррекции позных ответов.

Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 08-04-00523-а), а также программы ОБН РАН «Интегративные механизмы регуляции функций в организме».

Б. Н. Сметанин¹, Г. В. Кожина¹, А. К. Попов¹

ПОСТУРАЛЬНІ РЕАКЦІЇ, ВИКЛИКАНІ ВІБРАЦІЙНОЮ СТИМУЛЯЦІЄЮ М'ЯЗІВ ГОМІЛОК В УМОВАХ ВІРТУАЛЬНОГО ЗОРОВОГО ОТОЧЕННЯ

¹Інститут проблем передачі інформації ім. А. А. Харкевича РАН, Москва (РФ).

Резюме

Досліджували вплив неочікуваних зміщень видимого зорового оточення, яке забезпечувалося створенням тривимірного віртуального зорового середовища (ВЗС), на постуральні реакції, викликані вібраційною стимуляцією проприоцепторів м'язів гомілок при стоянні. ВЗС мало два плани – рухомий передній, зміщення котрого були пов'язані з коливаннями тіла, і нерухомий задній. Останній пропонувалося використовувати як система відліку при корекціях випробуваними збуджень пози. Параметрами ВЗС керували за допомогою комп'ютера, комбінуючи зміщення його переднього плану з аналогічними за тривалістю та профілем викликаними рухами тіла. Незважаючи на надану випробуваним можливість використовувати як система відліку нерухомий задній план, величини викликаних постуральних відповідей в умовах сприйняття ВЗС істотно перевищували величину відповідей при стоянні з розплющеними очима перед цілком нерухомою зоровою картиною. Постуральні відповіді послідовно збільшувались із зростанням відносної величини зміщень переднього плану ВЗС, але завжди залишалися меншими, ніж відповіді в умовах тестування із заплющеними очима. Збільшення постуральних відповідей при синфазному характері зв'язку між рухами тіла і зміщеннями ВЗС було вірогідно більшим, ніж при проти-фазному характері цього зв'язку. Таким чином, переміщення переднього плану ВЗС, з одного боку, дестабілізували підтримування вертикальної пози, що призводило до збільшення постуральних реакцій. З іншого ж боку, такі переміщення надавали можливість випробуваним використовувати їх як сигнали зворотного зв'язку і модулювати величину постуральних відповідей у разі зміни напрямку зв'язку між рухами тіла та видимої зорової картини.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. A. M. Bronstein, J. D. Hood, M. A. Gresty, and C. Panagi, "Visual control of balance in cerebellar and parkinsonian syndromes," *Brain*, **113**, No. 3, 767-779 (1990).
2. T. Mergner, G. Schweigart, C. Maurer, and A. Blumle, "Human postural responses to motion of real and virtual visual environments under different support base conditions," *Exp. Brain Res.*, **167**, No. 3, 535-556 (2005).

3. J. F. Soechting and A. Berthoz, "Dynamic role of vision in the control of posture in man," *Exp. Brain Res.*, **36**, No. 3, 551-561 (1979).
4. B. N. Smetanin, K. E. Popov, V. S. Gurfinkel, and V. Y. Shlykov, "Effect of movement and illusion of movement on human vestibulomotor response," *Neurophysiology*, **20**, No. 2, 192-198 (1988).
5. B. N. Smetanin, K. E. Popov, and G. V. Kozhina, "Human postural responses to vibratory stimulation of calf muscles under conditions of visual inversion," *Human Physiol.*, **28**, No. 5, 556-560 (2002).
6. С. В. Клименко, И. Н. Никитин, Л. Д. Никитина, *Аванго. Система разработки виртуальных окружений*, Изд-во МФТИ, Москва, Протвино (2006).
7. G. Burdea and P. Coiffet, *Virtual Reality Technology*, John Wiley&Sons, Inc., New York (1994).
8. E. V. Gurfinkel, "Physical foundations of stabilography," *Agressologie*, **14**, No. 100, 9-13 (1973).
9. H. C. Diener, F. B. Horak, and L. M. Nashner, "Influence of stimulus parameters on human postural responses," *J. Neurophysiol.*, **59**, No. 6, 1888-1905 (1988).
10. J. T. Inglis and J. M. Macpherson, "Bilateral labyrinthectomy in the cat: effects on postural response to translation," *J. Neurophysiol.*, **73**, No. 3, 1181-1191 (1995).
11. C. F. Runge, C. L. Shupert, F. B. Horak, and F. E. Zajac, "Role of vestibular information in initiation of rapid postural responses," *Exp. Brain Res.*, **122**, No. 4, 403-412 (1998).
12. J. Fung and L. Hughey, "Postural responses triggered by multidirectional leg lifts and surface tilts," *Exp. Brain Res.*, **165**, No. 2, 152-166 (2005).
13. J. Fung and J. M. Macpherson, "Attributes of quiet stance in the chronic spinal cat," *J. Neurophysiol.*, **82**, No. 6, 3056-3065 (1999).
14. J. M. Macpherson and J. Fung, "Weight support and balance during stance in the chronic spinal cat," *J. Neurophysiol.*, **82**, No. 6, 3066-3081 (1999).
15. F. B. Horak and J. M. Macpherson, "Postural orientation and equilibrium," in: *Handbook of Physiology, Sec. 12, Integration of Motor, Circulatory, Respiratory and Metabolic Control during Exercises*, Oxford Univ. Press, New York (1996), pp. 22-46.
16. T. Mergner, W. Huber, and W. Becker, "Vestibular-neck interaction and transformation of sensory coordinates," *J. Vestib. Res.*, **7**, No. 4, 347-367 (1997).
17. L. Nashner and A. Berthoz, "Visual contribution to rapid motor responses during postural control," *Brain Res.*, **150**, No. 2, 403-407 (1978).
18. R. Fitzpatrick and D. McCloskey, "Proprioceptive, visual and vestibular thresholds for the perception of sway during standing in humans," *J. Physiol.*, **478**, Part 1, 173-186 (1994).
19. P. P. Vidal and A. Berthoz, "Millanvoye M: Difference between eye closure and visual stabilization in the control of posture in man," *Aviat Space Environ. Med.*, **53**, No. 2, 166-170 (1982).
20. E. A. Keshner, R. V. Kenyon, and J. Langston, "Postural responses exhibit multisensory dependencies with discordant visual and support surface motion," *J. Vestib. Res.*, **14**, No. 4, 307-319 (2004).
21. J. W. Streepey, R. V. Kenyon, and E. A. Keshner, "Field of view and base of support width influence postural responses to visual stimuli during quiet stance," *Gait Posture*, **25**, No. 1, 49-55 (2006).
22. E. A. Keshner and R. V. Kenyon, "Using immersive technology for postural research and rehabilitation," *Assist. Technol.*, **16**, No. 1, 54-62 (2004).
23. Б. Н. Сметанин, Г. В. Кожина, А. К. Попов, "Поддержание вертикальной позы человека в условиях виртуального зрительного окружения", *Физиология человека*, **35**, № 2, 1-6 (2009).