

ВЛИЯНИЕ МАНИПУЛИРОВАНИЯ ЗРИТЕЛЬНОЙ ОБРАТНОЙ СВЯЗЬЮ НА ПОСТУРАЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ У ЧЕЛОВЕКА ПРИ ПОДДЕРЖАНИИ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПОЗЫ

Поступила 04.01.11

Исследовали позные реакции, вызванные вибрационной стимуляцией передних мышц голени и задних мышц шеи, в трех различных условиях зрительного контроля (в затемненном помещении): при стоянии с открытыми глазами (ОГ) и восприятии неподвижного двумерного изображения зрительного окружения на экране, в условиях восприятия трехмерной виртуальной зрительной среды (ВЗС) и при стоянии с закрытыми глазами (ЗГ). Вибрационная стимуляция обеих групп мышц вызывала наклоны тела вперед, средние величины которых в контрольных условиях (ЗГ) были близки. ВЗС, имитировавшая реальное зрительное окружение, имела два плана: подвижный передний, смещения которого были программно связаны с колебаниями тела, и неподвижный задний, который испытуемые должны были использовать в качестве зрительного референса. В условиях ВЗС величина позных ответов зависела от коэффициента связи между движением тела и смещением переднего плана ВЗС и от направления этой связи (синфазности или противофазности). Позные ответы при синфазном (СФ) направлении увеличивались с повышением коэффициента связи (т. е. с возрастанием величины смещения переднего плана ВЗС), достигая значений, характерных для стояния в условиях ЗГ. В случае противофазного (ПФ) характера связи ответы менялись незначительно. Если же использовали минимальный коэффициент связи (1:1), позные ответы проявляли тенденцию к уменьшению по сравнению с ответами в условиях ОГ. Разница между величинами ответов, полученных при СФ- и ПФ-характере связи с одинаковыми коэффициентами, была выражена сильнее в условиях стимуляции мышц шеи. Этот факт указывает на то, что постуральные реакции, запускаемые афферентными сигналами от шейных мышц, более зависимы от текущей зрительной афферентации.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: вертикальная поза, постуральные реакции, виртуальная трехмерная среда, зрительная обратная связь.

ВВЕДЕНИЕ

В ходе поддержания вертикальной позы человек не может стоять совершенно неподвижно даже при очень высокой степени мотивации в отношении подобной задачи. Основная причина постоянной необходимости коррекции принципиальна. Она заключается в том, что тело человека в вертикальном положении представляет собой обратный маятник, центр тяжести (ЦТ) которого расположен примерно на 1 м выше оси вращения (соответствующей уровню голеностопных суставов). В силу этого об-

стоятельства человек при минимальных возмущениях неизбежно наклоняется (начинает падать) в ту или иную сторону и вынужден препятствовать данным наклонам, активируя соответствующие мышцы нижних конечностей тела. Вклад различных мышц и мышечных групп в обеспечение поддержания вертикальной позы различен. Большая часть скелетных мышц активируются в основном с целью стабилизации пространственного положения отдельных звеньев тела [1], однако две группы мышц играют особую, ведущую, роль в поддержании равновесия тела при стоянии.

Одной из указанных групп являются мышцы голени. Именно эти мышцы, обслуживающие голеностопные суставы, относительно осей которых при положении стоя вращается все тело, создают

¹ Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН, Москва (РФ).

Эл. почта: bnsmet@iitp.ru; smetanin@cnt.ru (Б. Н. Сметанин).

результатирующие (относительно массы последнего) моменты сил, взаимодействующие с опорой и противодействующие начинающему падению. Аfferентные сигналы от проприоцепторов мышц голени адресуются нейронным структурам, расположенным на разных уровнях ЦНС; наиболее мощное влияние они оказывают непосредственно на мотонейроны спинного мозга [1, 2]. Помимо инициации сегментарных рефлексов, сигналы от аfferентов мышц голени, как и в целом от мышц ног, по спинно-мозжечковому пути поступают в мозжечок, где, интегрируясь с активностью церебральных механизмов, дают возможность адекватно реализовать тонкую сенсо-моторную координацию и поддержание мышечного тонуса и позы [3]. Упомянутый восходящий путь на уровне ствола мозга дает коллатерали, которые идут в ряд структур головного мозга, играющих ключевую роль в планировании и контроле движений и позы. Это первичная моторная кора, дополнительная (вторичная) моторная кора, премоторная кора и базальные ганглии [4, 5]. Аfferентация от данных мышц влияет и на нейронные структуры мозга, связанные с процессом восприятия положения тела и его отдельных звеньев в окружающем пространстве [5]. Это обстоятельство обуславливает возможность инициации как реальных пространственно ориентированных позных реакций, так и иллюзий изменения позы при избирательной стимуляции проприоцепторов мышц голени (например, с помощью вибрации) [6, 7].

Помимо мышц голени, особую роль в процессе поддержания вертикальной позы играют мышцы шеи. Восходящие пути, несущие информацию от указанных мышц, поступая в спинной мозг, также раздваиваются. Одни их ветви являются компонентами местных рефлекторных сетей, а другие восходят к ядрам дорсальных столбов. Данный восходящий путь через медиальный лемниск идет к таламусу, заканчиваясь в его постероventральном ядре [3]. Отсюда информация от шейных мышц поступает в кору, где имеются, по-видимому, собственные специфические области, связанные с участием этих мышц в стабилизации положения головы относительно тела [8, 9]. Результаты современных исследований, базирующихся на методах сканирования мозга (PET и MRI), позволили существенно уточнить полученные ранее в опытах на животных и в неврологической практике сведения о том, в какие именно области мозга поступает аfferентация от мышц шеи у человека [10, 11]. В цитируемых ис-

следованиях был выявлен целый комплекс активируемых шейной аfferентацией первичных и вторичных областей мозга. Это, прежде всего, зоны коры, которые получают преимущественно прямые проприоцептивные входы от таламуса – соматосенсорные поля 3а, 2, S2 и теменно-островковая часть вестибулярной коры (*PIVC*), а также моторная и премоторная области. Кроме того, следует выделить такого адресата аfferентации от мышц шеи, как задняя теменная кора (*posterior parietal cortex, PPC*), которая играет исключительно важную роль в текущей регуляции целевых (прежде всего, хватательных) движений руки, требующих интеграции аfferентных двигательных команд и обратных связей от органов зрения и проприоцепторов мышц руки и шеи [12]. Считается, что *PPC* является одной из областей мозга, в которых происходит первичная обработка сенсорной информации, приводящая в итоге к формированию эгоцентрического представления о положении тела во внешнем пространстве (внутренней модели тела). Вполне возможно, что именно тесная взаимосвязь аfferентных потоков от мышц шеи и от органов зрения, реализуемая при создании внутренней пространственной модели тела, является основным фактором, обуславливающим возникновение позных реакций в виде наклонов тела в условиях избирательной стимуляции этих мышц.

Различия в структуре центральных связей восходящих путей, несущих сенсорную информацию от мышц шеи и голени, дают основания полагать, что возникающие вследствие их активации двигательные (в том числе и позные) реакции могут отличаться друг от друга по своей организации даже в случае их биомеханической идентичности. Показателем того, что это действительно так, могла бы служить разная степень зависимостей формирования и динамики упомянутых реакций в случаях поступления в мозг информации от сенсорных систем другой модальности, например от зрительных рецепторов.

Чтобы проверить данное предположение, мы провели сравнительное исследование зависимости позных реакций, вызываемых вибрационной стимуляцией задних шейных мышц и передних большеберцовых мышц голени, от параметров зрительной обратной связи (ЗОС). Выбор указанных мышечных групп был связан с тем, что при их вибрационном раздражении возникают наклоны тела вперед, биомеханически сходные между собой. В процессе вызова поструральных реакций мы мани-

пулировали параметрами ЗОС, неожиданно для испытуемых меняя ее направление и степень соответствия смещений тела и смещений видимого зрительного окружения.

МЕТОДИКА

Экспериментальные процедуры. В исследовании в качестве испытуемых приняли участие 11 здоровых людей: пять мужчин (средний возраст 46.6 ± 9.6 года) и шесть женщин (54.0 ± 6.2 года). Все участники были предварительно ознакомлены с содержанием и процедурой экспериментов и дали информированное согласие.

В процессе проведения проб испытуемые стояли на жесткой горизонтальной стабیلграфической платформе (40×40 см), которая позволяла регистрировать изменения положения центра давления стоп (ЦДС) на поверхность платформы. Стопы испытуемых находились в субъективно удобном положении; пятки были расставлены на 8–12 см, а носки разведены на 18–23 см друг от друга. Испытуемые должны были поддерживать удобную вертикальную позу, по возможности минимизируя как спонтанные, так и вызванные стимуляцией мышц отклонения тела от гравитационной вертикали.

Зрительные условия. Позные реакции испытуемых, находящихся в затемненном помещении, на вибрационную стимуляцию мышц голени и шеи исследовали в трех различных условиях зрительного контроля: при стоянии с открытыми глазами (ОГ) и восприятии неподвижного двумерного изображения на экране, при стоянии в условиях восприятия трехмерной виртуальной зрительной среды (ВЗС) и при стоянии с закрытыми глазами (ЗГ). Реакции в первых двух зрительных условиях сравнивались между собой, а реакции в условиях ЗГ использовались в качестве контроля.

Для создания ВЗС был применен так называемый пассивный способ формирования трехмерного стереоизображения, базирующийся на эффекте поляризации света [13, 14]. 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 город из окна) одновременно проецировали на экран из специального материала, обладающего минимальной степенью деполяризации (так называемый серебряный экран, silver screen). Испытуемый и проекторы

находились по одну сторону от экрана (рис. 1). В условиях создания трехмерного зрительного окружения испытуемые зрительно воспринимали сцену, включающую в себя два плана. Первый представлял собой окно с прилегающими к нему стенами, а второй – часть городского пейзажа (соседние здания за окном). Удаленность изображения первого (переднего) плана от испытуемого соответствовала 1.2, а второго (заднего) – порядка 20 м. Испытуемые находились в очках с поляризационными фильтрами, ориентированными параллельно соответствующим фильтрам проекторов, что обеспечивало трехмерное восприятие ВЗС. Поле зрения было ограничено и составляло примерно 80 град по вертикали и 90 град по горизонтали. В силу этого испытуемые могли зрительно ориентироваться только в пределах представленной им виртуальной картины. Для поддержания ощущения более полного погружения в виртуальную реальность смещения переднего плана ВЗС были «привязаны» к горизонтальным колебаниям центра тяжести (ЦТ) тела. О смещениях последнего при наклонах тела судили по отфильтрованным колебаниям положения ЦДС. С этой целью использовали компьютер-

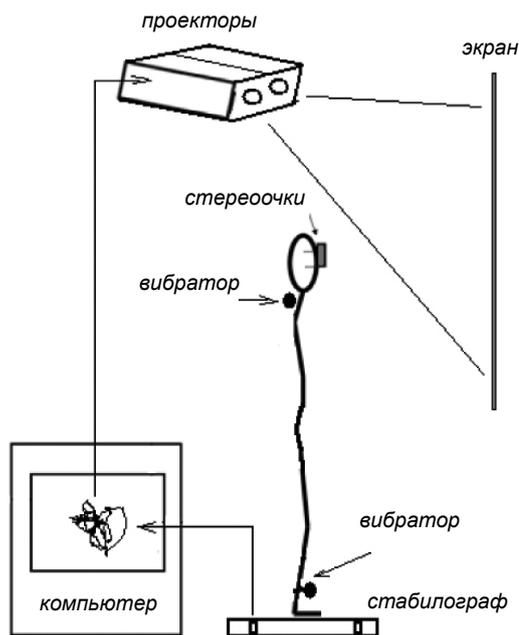
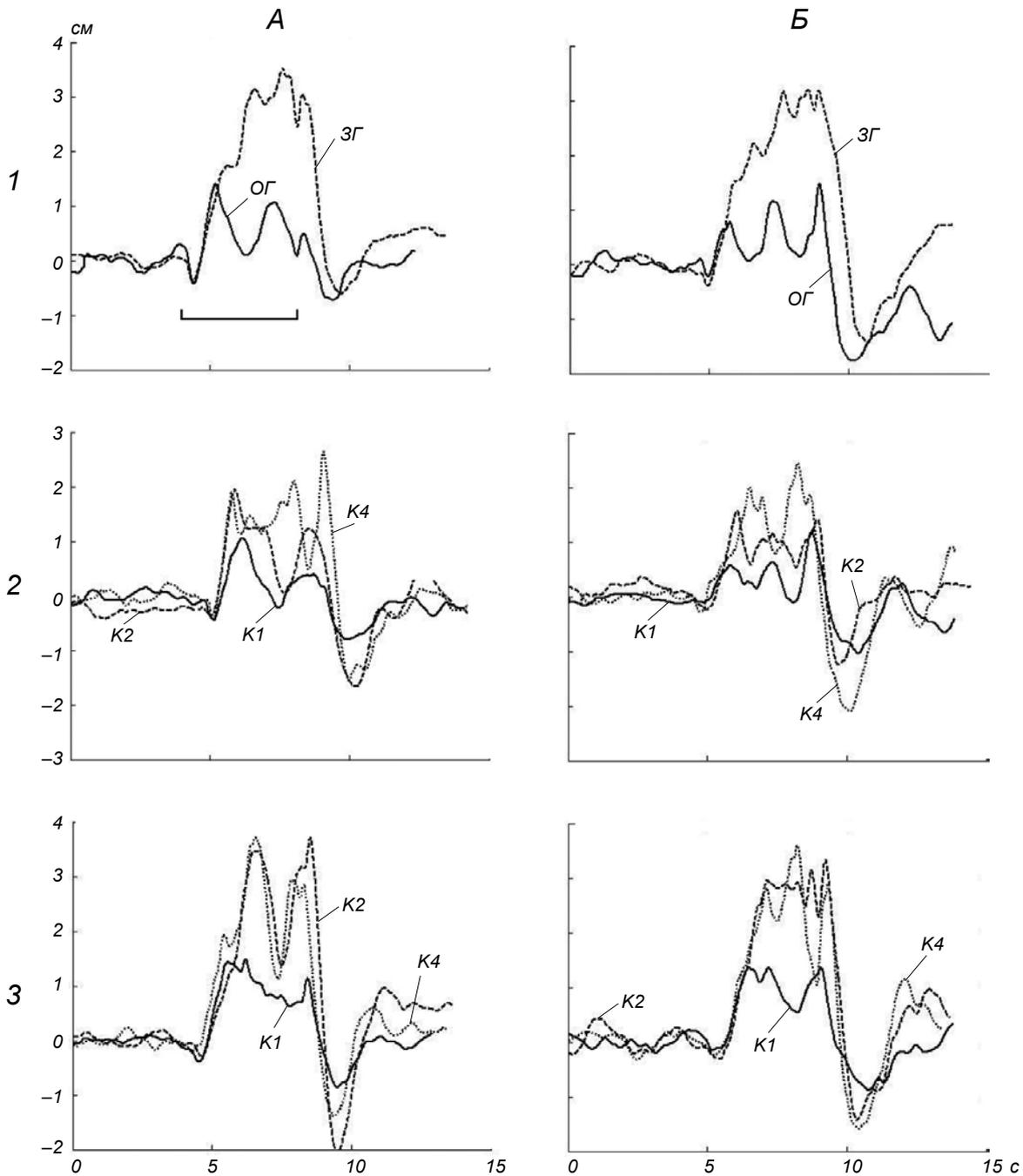


Рис. 1. Схематическое изображение положения испытуемого и элементов экспериментальной обстановки в условиях виртуального зрительного окружения.

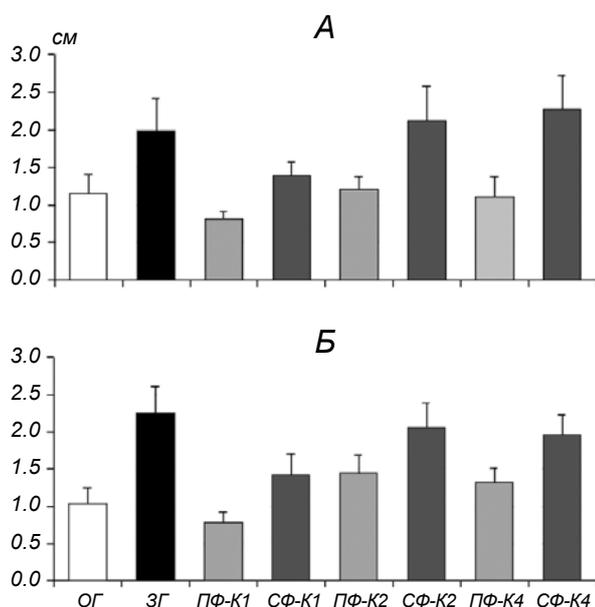
Рис. 1. Схематичне зображення розташування випробуваного та елементів експериментальної апаратури в умовах віртуального зорового оточення.



Р и с. 2. Позные ответы на вибрационную стимуляцию мышц шеи (А) и передних большеберцовых мышц (Б), полученные при стоянии одного из испытуемых в разных зрительных условиях.

По оси абсцисс – время, с; по оси ординат – смещение центра давления стоп, см. Смещение кривых вверх соответствует отклонению тела вперед. 1 – позные ответы при закрытых (ЗГ) и открытых (ОГ) глазах в условиях неподвижного зрительного окружения. На А, 1 скобкой обозначен четырехсекундный период действия вибрации. 2 – позные ответы в условиях противофазной связи между отклонениями тела и смещениями видимого зрительного окружения при разных коэффициентах связи (К1, К2 и К4). 3 – позные ответы в условиях синфазной связи между отклонениями тела и видимого зрительного окружения при разных коэффициентах связи.

Р и с. 2. Позні відповіді на вібраційну стимуляцію м'язів шії (А) та передніх великогомілкових м'язів (Б), отримані при стоянні одного з випробуваних у різних зорових умовах.



Р и с. 3. Влияние характера связи (противофазного – ПФ и синфазного – СФ) между смещениями виртуальной зрительной среды и отклонениями тела на величину позных реакций, вызванных вибрацией мышц шеи (А) и мышц голени (Б) при разных значениях коэффициентов упомянутой связи (K1, K2 и K4) и открытых (ОГ) и закрытых (ЗГ) глазах.

По вертикали – величина позных ответов (смещение сагиттальной составляющей центра давления стоп, см). Показаны также величины ошибок среднего.

Р и с. 3. Вплив характеру зв'язку (протиуфазного – ПФ і синфазного – СФ) між зміщеннями віртуального зорового середовища і відхиленнями тіла на величину позних реакцій, викликаних вібрацією м'язів шиї (А) та м'язів гомілок (Б) при різних значеннях коефіцієнтів згаданого зв'язку (K1, K2 й K4) і розплющених (ОГ) і заплющених (ЗГ) очах.

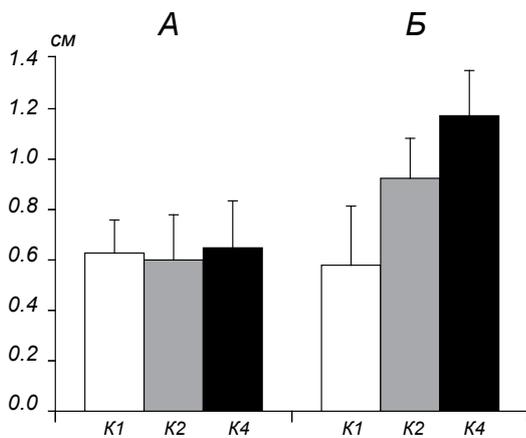
ную программу, позволяющую нивелировать колебания обеих составляющих ЦДС с частотами выше 1 Гц, оставляя колебания с частотным спектром, свойственным колебаниям ЦТ (более подробно данный аспект был описан ранее [15, 16]). Частота фильтрации колебаний ЦДС была выбрана на основании результатов целого ряда аналитических исследований [17, 18]. Эти результаты доказали, что у стоящего человека колебания ЦДС с частотой ниже 1 Гц практически совпадают с колебаниями ЦТ тела, а более высокие частоты колебаний ЦДС смещениями ЦТ не воспроизводятся. Связь ВЗС с колебаниями ЦТ осуществлялась с помощью специальной компьютерной программы таким образом, что в одних пробах с вибрацией мышц паттерн колебаний тела и смещений переднего плана ВЗС был противофазным (ПФ), а в других пробах – синфазным (СФ). При этом коэффициент связи между отклонениями ВЗС и ЦТ во время стимуляции мог быть равен либо единице (K1, колебания воспринимаемой зрительной картины соответствовали по величине колебаниям ЦТ тела), либо двум (K2, колебания зрительной картины были в два раза больше по амплитуде, чем при K1), либо четырем (K4, колебания зрительной картины вчетверо превышали таковые при K1). Чтобы унифицировать условия фонового стояния и избежать влияния данных условий на позные реакции, во всех пробах с ВЗС в период, предшествующий стимуляции, использовали минимальный коэффициент связи (K1). Движения видимого зрительного

окружения воспроизводились относительно колебаний тела с небольшой задержкой (20 мс), которая возникала в процессе фильтрации колебаний ЦДС и привязки колебаний ВЗС к колебаниям ЦТ в режиме “on-line”. В результате привязки переднего плана ВЗС к колебаниям ЦТ тела видимое зрительное окружение в целом воспринималось испытуемыми как нестационарное, несмотря на то что задний план оставался неподвижным, а инструкция предписывала фиксировать взгляд на каком-либо объекте заднего плана.

В условиях ВЗС для каждой из мышечных групп выполнялись 24 пробы с вибрацией (по четыре пробы при каждом из трех коэффициентов связи в условиях СФ- и ПФ-смещений ВЗС).

В условиях ОГ испытуемые стояли в тех же очках, и их поле зрения было ограничено теми же пределами, что и в условиях ВЗС. Они видели перед собой экран с тем же изображением, однако оно было неподвижным и плоским. Таким образом, испытуемые стояли в условиях, в общем соответствующих нормальному зрительному восприятию, но с несколько ограниченным полем зрения. В условиях ОГ, как и в условиях ЗГ, тестирование постуральных реакций проводили 12 раз (по шесть проб с вибрационной стимуляцией мышц шеи или мышц голени).

Регистрация и оценка позных реакций. Позные реакции вызывали путем вибрационной стимуляции либо области сухожилий обеих передних большеберцовых мышц, либо мышц задней поверх-



Р и с. 4. Разница (см) между величинами позных ответов при синфазном и противофазном характере связи колебаний виртуальной зрительной среды с колебаниями тела, вычисленная для условий стимуляции мышц голени (А) и шеи (Б) при разных значениях коэффициентов связи (K1, K2 и K4).

Р и с. 4. Різниця (см) між величинами позних відповідей при синфазному та протифазному характері зв'язку коливань віртуального зорового середовища з коливаннями тіла, обчислена для умов стимуляції м'язів гомілок (А) та шиї (Б) при різних значеннях коефіцієнтів зв'язку (K1, K2 й K4).

ности шеи (преимущественно трапецевидной и ременной мышц). Частота вибрации составляла 70–100 Гц, амплитуда – 1.0 мм, а длительность – 4 с. В обоих случаях использовали вибраторы, изготовленные на базе электродвигателей постоянного тока с укрепленными на осях эксцентриками. Чтобы активировать одновременно обе мышцы голени, вибратор жестко прикрепляли к средней части деревянной планки (40 × 3 × 1 см), фиксируемой на ногах испытуемого эластичными бинтами поперек сухожилий передних большеберцовых мышц. Такой способ крепления вибратора позволял синхронно стимулировать обе передние большеберцовые мышцы. Для стимуляции мышц шеи планку с вибратором располагали поперек задней поверхности на уровне 5–6-го шейного позвонков и прижимали специально сконструированной фиксирующей повязкой.

Исходно (до начала эксперимента), варьируя частоты вибрации, подбирали такой уровень стимуляции мышц голени и шеи, чтобы при спокойном стоянии в условиях ЗГ вызванные позные реакции представляли собой примерно одинаковые отклонения тела вперед.

В ходе проведения проб регистрировали фронтальную и сагиттальную составляющие (по x - и y -координатам) положения ЦДС на плоскости опоры. Сигналы от стабилोगрафа оцифровывали с частотой 100 с^{-1} и вводили в компьютер для последующего анализа. Длительность проб в каждом из зрительных условий составляла 20 с. Пробы включали в себя период фонового спокойного стояния длительностью 9–10 с, период постуральной реакции на вибрационную стимуляцию мышц (4 с) и период возвращения к исходному положению (рис. 2). При анализе позных ответов вычисляли среднюю величину смещения по оси y (отклонения в передне-заднем направлении) за период действия вибрационного стимула. Оценку величины смещения y -координаты производили относительно среднего уровня колебаний тела в фоновый период за последние 4 с до начала вибрационной стимуляции.

Для каждого зрительного условия проводили четыре пробы с вибрацией мышц шеи и четыре пробы с вибрацией передних большеберцовых мышц. Пробы с активацией мышц шеи и мышц голени при различных зрительных условиях чередовали в случайном порядке. В связи с тем, что в случаях вибрации и мышц шеи, и мышц голени отклонения тела в боковых направлениях были относительно невелики и не носили систематического характера, результаты оценки таких смещений ЦДС по оси x в работе не рассматриваются. В целом в ходе эксперимента каждый испытуемый участвовал в 72 пробах: в 60 пробах в условиях ВЗС (две группы мышц × четыре повторения × три зрительных условия × три коэффициента связи) и в 12 контрольных пробах при ОГ и ЗГ.

Статистическая обработка. Влияние условий зрительного контроля на позные реакции выявляли с помощью дисперсионного анализа (ANOVA). В качестве факторов выступали «коэффициент связи» (K1, K2 и K4) и «направление связи» (СФ и ПФ) между колебаниями тела и смещениями зрительной среды. Достоверность различий между результатами измерений величины позных ответов, наблюдаемых 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 смещений y -координаты ЦДС, вычисленных для сагиттальной составляющей постуральной реакции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 2 представлены усредненные по четырем однотипным пробам поздние ответы на вибрационную стимуляцию мышц шеи (А) и передних большеберцовых мышц (Б) у одного из испытуемых.

Вибрационное раздражение обеих групп мышц вызывало наклоны тела вперед, которые в одинаковых зрительных условиях имели близкие средние величины. Из рисунка видно, что при коэффициенте связи К1 поздние ответы на вибрацию обеих групп мышц в случае ПФ-связи между колебаниями ЦТ и ВЗС были несколько меньше, а в случае СФ – несколько больше, чем в условиях ОГ (напомним, что в условиях ОГ испытуемый видел перед собой неподвижную двумерную картину). При коэффициентах связи К2 и К4 поздние ответы увеличивались, причем в случае СФ-связи между колебаниями тела и колебаниями ВЗС они приближались по своей величине к ответам в условиях ЗГ. Сходные изменения поздних ответов в разных зрительных условиях наблюдались и у других испытуемых. Результаты статистической обработки данных по всей группе испытуемых представлены на рис. 3.

Вибрационная стимуляция мышц шеи. Результаты дисперсионного анализа свидетельствовали о наличии глобального влияния фактора «направление связи» на величину поздних ответов при вибрации мышц шеи ($F_{1,63} = 9.17, P < 0.005$). Применение последующего двухвыборочного t -теста позволило выявить достоверные статистические различия между поздними ответами для условий ПФ-К1 и СФ-К1 ($t = 2.63, P < 0.02$), ПФ-К2 и СФ-К2 ($t = 1.95, P < 0.05$), ПФ-К4 и СФ-К4 ($t = 2.94, P < 0.01$). В то же время при дисперсионном анализе не было установлено глобального влияния фактора «коэффициент связи» на величину поздних ответов ни для условия ПФ-, ни для условия СФ-связи между колебаниями тела и смещениями ВЗС. Сравнение выборок данных, полученных в случае ПФ-связи, выявило, однако, статистически достоверные различия между величинами поздних ответов для условий ПФ-К1 и ПФ-К2 ($t = 2.06, P < 0.05$), а сравнение выборок, полученных в случае СФ-связи, – достоверные различия для условий СФ-К1 и СФ-К2 ($t = 1.94, P < 0.05$), а также условий СФ-К1 и СФ-К4 ($t = 1.84, P < 0.05$).

Результаты двухвыборочного t -теста показали, что поздние ответы, полученные в условиях ОГ, были достоверно больше, чем в условиях ПФ-К1 ($t = 1.91, P < 0.05$), и достоверно меньше, чем в усло-

виях СФ-К2 ($t = 2.84, P < 0.01$) и СФ-К4 ($t = 2.46, P < 0.01$). Поздние ответы в условиях ЗГ были достоверно больше ответов при всех других зрительных условиях, кроме СФ-К2 и СФ-К4.

Вибрационное раздражение мышц голени. В ходе дисперсионного анализа было обнаружено глобальное влияние фактора «направление связи» на величину поздних ответов, вызванных вибрацией передних большеберцовых мышц ($F_{1,63} = 7.22, P < 0.01$). Применение последующего двухвыборочного t -теста позволило выявить достоверные статистические различия между поздними ответами для условий ПФ-К1 и СФ-К1 ($t = 1.99, P < 0.05$), ПФ-К2 и СФ-К2 ($t = 3.35, P < 0.01$), ПФ-К4 и СФ-К4 ($t = 2.34, P < 0.05$).

Как и анализ поздних ответов на вибрационную стимуляцию мышц шеи, дисперсионный анализ изменений величины поздних ответов, вызванных вибрацией мышц голени, не обнаружил глобального влияния фактора «коэффициент связи». В то же время сравнение выборок данных, полученных в случае ПФ-связи, показало статистически достоверные различия между величинами поздних ответов для условий ПФ-К1 и ПФ-К2 ($t = 2.49, P < 0.03$), а также для условий ПФ-К1 и ПФ-К4 ($t = 2.25, P < 0.05$). Сравнение выборок, полученных в случае СФ-связи, выявило достоверные различия для условий СФ-К1 и СФ-К2 ($t = 3.13, P < 0.01$), а также для условий СФ-К1 и СФ-К4 ($t = 2.34, P < 0.05$).

Результаты двухвыборочного t -теста показали, что поздние ответы, полученные при вибрации мышц голени в условиях ОГ, были достоверно меньше, чем в условиях ПФ-К2 ($t = 2.09, P < 0.05$), но не отличались от ответов, полученных в условиях ПФ-К1 и ПФ-К4. В то же время применение t -теста позволило установить, что, как и в случаях вибрационного раздражения мышц шеи, ответы на вибрацию мышц ног в условиях ОГ были достоверно меньше, чем ответы в условиях СФ-К1 ($t = 1.91, P < 0.05$), СФ-К2 ($t = 2.71, P < 0.01$) и СФ-К4 ($t = 2.42, P < 0.01$). Поздние ответы, вызванные вибрацией передних большеберцовых мышц в условиях ЗГ, были статистически достоверно больше ответов во всех остальных зрительных условиях, за исключением СФ-К2 и СФ-К4.

Несмотря на сходство в характере влияния изменения зрительных условий на поздние ответы, обусловленные вибрационной стимуляцией обеих мышечных групп, существует и важное отличие. Оно касается разницы между величинами ответов, по-

лученных при СФ- и ПФ-характере связи между колебаниями тела и колебаниями ВЗС при одном и том же значении коэффициента связи. На рис. 4 эта разница отображена графически для всех трех коэффициентов связи. Такие различия были примерно одинаковыми при всех коэффициентах связи для ответов на стимуляцию передних мышц голени. Однако для позных ответов, вызванных вибрацией мышц шеи, эта разница оказалась почти линейно зависящей от коэффициента связи. Ее величина была наименьшей при коэффициенте К1 (не отличаясь достоверно от разницы между «СФ-» и «ПФ-»-ответами на вибрацию мышц голени), заметно возрастала при коэффициенте К2 и достигала наибольшего значения при коэффициенте К4. Сравнение этого показателя для обеих групп мышц выявило статически достоверные межгрупповые различия в случаях коэффициентов связи К2 ($t = 2.27, P < 0.05$) и К4 ($t = 2.05, P < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших тестов свидетельствуют о том, что в условиях восприятия трехмерной ВЗС величина позных ответов была, как правило, больше, чем в условиях ОГ, и зависела и от направления, и от коэффициента обратной связи между смещениями тела и смещениями ВЗС. В условиях СФ-связи между смещениями тела и ВЗС позные ответы на вибрацию возрастали с увеличением коэффициента указанной связи, становясь почти равными таковым в условиях ЗГ. Это означает, что испытуемые активно использовали данные зрительного восприятия как основной референс до тех пор, пока, как при ЗГ (т. е. в условиях полного отсутствия зрительной информации), к набору входных влияний, используемых для коррекции позы, не подключались сигналы других модальностей. В условиях ПФ-смещения ВЗС величина ответов на вибрационное раздражение обеих групп мышц меньше зависела от зрительных условий и была близка к контрольной в случае ОГ, т. е. при восприятии неподвижного двумерного изображения. Тем не менее можно отметить и некоторые различия в степени влияния зрительных условий на позные ответы на стимуляцию разных групп мышц. В случае вибрации мышц голени в условиях ПФ-связи и коэффициенте связи К1 (т. е. 1:1) позные ответы проявляли лишь небольшую тенденцию к уменьшению, а в случае других коэффициентов связи были досто-

верно больше, чем в условиях ОГ (но значительно меньше, чем в условиях ЗГ). В то же время при вибрационной стимуляции мышц шеи и использовании коэффициента связи, равного единице, позные ответы были достоверно меньше ответов в условиях ОГ, а при других коэффициентах не отличались от них. Следовательно, ПФ-движение зрительного окружения способствовало уменьшению позных ответов на вибростимуляцию (особенно ответов на стимуляцию мышц шеи). На основании этого можно заключить, что связанные с колебаниями тела смещения ВЗС могут как дестабилизировать поддержание вертикальной позы и усиливать позные реакции на влияние воздействия, так и способствовать стабилизации позы. Следует сказать, что и в том и в другом случае данные эффекты были результатом активной оценки испытуемыми направления и величины смещений ВЗС.

Несмотря на то что паттерн изменения позных ответов в зависимости от зрительных условий был при стимуляции обеих исследованных групп мышц сходным, разница между величинами позных ответов, полученных в случаях СФ- и ПФ-характера связи с одинаковыми ее коэффициентами, оказалась более значительной при вибрационной стимуляции мышц шеи (рис. 4). Это означает, что влияние зрительной информации на позные ответы было выражено сильнее, если стимулировали именно данные мышцы, и подтверждает высказанное во Введении предположение о том, что афферентация от мышц шеи более эффективно, чем афферентация от мышц ног, воздействует на структуры мозга, ответственные и за формирование пространственной модели тела человека, и за соответствующие указанной модели и текущей зрительной обстановке позные реакции.

В целом полученные результаты подтвердили представления об особой, доминирующей, роли зрения в контроле вертикальной позы человека, к которым пришли многие исследователи [19, 20]. Формированию такого взгляда на роль зрения особенно способствовали работы Ли и соавт. [21, 22]. Эти авторы, в частности, показали, что небольшие (порядка 6 мм) колебания экспериментального окружения – стен и потолка комнаты, в которой находился испытуемый, стоящий на неподвижном полу – приводили к синфазным наклонам его тела. Вызванные таким способом отклонения тела были особенно значительными (вплоть до инициации падения) у маленьких детей. Как утверждают авторы, испытуемые при этом даже не осознавали, что

именно вызывает дестабилизацию их позы.

В выполненном нами исследовании были выявлены дополнительные факты, подтверждающие упомянутую выше точку зрения. Показано, в частности, что направление и величина смещения зрительной среды непосредственно влияют на быстрые и значительные по величине коррекционные поструральные реакции. При большинстве зрительных условий наблюдается ухудшение процесса коррекции позы, хотя сигналы от рецепторов мышц ног (кроме тех, которые подвергаются действию вибрации), стоп и вестибулярных органов несут неискаженную и адекватную информацию об изменении пространственного положения тела. Особенно сильно это ухудшение проявляется в условиях СФ-связи между наклонами тела и смещениями ВЗС в случае больших коэффициентов данной связи. В целом полученные в нашем исследовании результаты позволяют заключить, что в условиях конфликта между зрительной информацией и информацией от других сенсорных систем зрительная система играет доминирующую роль и поступающие от нее сигналы активно используются в качестве референса для коррекции позы до тех пор, пока другие сенсорные системы не подадут сигнала об угрозе потери равновесия тела.

Работа 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

ВПЛИВ МАНІПУЛЮВАННЯ ЗОРОВИМ ЗВОРОТНИМ ЗВ'ЯЗКОМ НА ПОСТУРАЛЬНІ РЕАКЦІЇ У ЛЮДИНИ ПРИ ПІДТРИМАННІ ВЕРТИКАЛЬНОЇ ПОЗИ

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

Резюме

Досліджували поструральні реакції, викликані вібраційною стимуляцією передніх м'язів гомілки та задніх м'язів шиї, у трьох різних умовах зорового контролю (в затемненому приміщенні): при стоянні з розплющеними очима (РО) та сприйнятті нерухомого двовимірною зображення зорового оточення на екрані, в умовах сприйняття тривимірною віртуального зорового середовища (ВЗС) і при стоянні із заплющеними очима (ЗО). Вібраційна стимуляція обох груп м'язів викликала нахили тіла вперед, середні величини яких у контрольних умовах ЗО були близькі між собою. ВЗС, що

імітувало реальне зорове оточення, мало два плани: рухомий передній, зміщення котрого були програмно пов'язані з коливаннями тіла, та нерухомий задній, котрий тестовані мали використовувати як зоровий референс. В умовах ВЗС величина позних відповідей залежала від коефіцієнта зв'язку між рухом тіла та зміщенням переднього плану ВЗС та від напрямку такого зв'язку (синфазності або протифазності). Позні відповіді при синфазному (СФ) напрямку збільшувались із підвищенням коефіцієнта зв'язку (тобто із зростанням величини зміщення переднього плану ВЗС), сягаючи значень, характерних для стояння в умовах ЗО. У разі протифазного (ПФ) характеру зв'язку відповіді змінювалися незначно. Якщо ж використовували мінімальний коефіцієнт зв'язку (1:1), позні відповіді демонстрували тенденцію до зменшення порівняно з відповідями в умовах РО. Різниця між величинами відповідей, отриманих при СФ- і ПФ-характері зв'язку з однаковими коефіцієнтами, була значнішою в умовах стимуляції м'язів шиї. Цей факт вказує на те, що поструральні реакції, ініційовані аферентними сигналами від шийних м'язів, є більш залежними від поточної зорової аферентації.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. В. С. Гурфинкель, Я. М. Коц, М. Л. Шик, *Регуляция позы человека*, Наука, Москва (1965).
2. Р. Гранит, *Основы регуляции движений*, Мир, Москва (1973).
3. A. Brodal, *Neurological Anatomy in Relation to Clinical Medicine*, Oxford Univ. Press, New York (1981).
4. O. Ciccarelli, A. T. Toosy, J. F. Marsden, et al., "Identifying brain regions for integrative sensorimotor processing with ankle movements," *Exp. Brain Res.*, **166**, No. 1, 31-41 (2005).
5. M. S. Christensen, J. Lundbye-Jensen, N. Petersen, et al., "Watching your foot move – an fMRI study of visuomotor interactions during foot movement," *Cerebr. Cortex*, **17**, No. 8, 1906-1917 (2007).
6. G. M. Goodwin, D. I. McCloskey, and P. B. Matthews, "Proprioceptive illusions induced by muscle vibration: contribution by muscle spindles to perception?" *Science*, **175**, No. 28, 1382-1384 (1972).
7. D. I. McCloskey, "Differences between the senses of movement and position shown by the effects of loading and vibration of muscles in man," *Brain Res.*, **61**, Oct., 119-131 (1973).
8. M. Jeannerod, *The Neural and Behavioural Organization of Goal Directed Movements*, Oxford Univ. Press, Oxford (UK) (1988).
9. O. G. Grusser, W. Guldin, L. Harris, et al., "Cortical representation head-in-space movement and some physiological experiments on head movement," in: *The Head-Neck Sensory Motor System*, A. Berthoz, W. Graf, P. P. Vidal (eds.), Oxford Univ. Press, New York (1992), pp. 497-509.
10. G. Bottini, H. O. Karnath, G. Vallar, et al., "Cerebral representations for egocentric space: Functional-anatomical evidence from caloric vestibular stimulation and neck vibration," *Brain*, **124**, No. 6, 1182-1196 (2001).
11. O. Fasold, J. Heinau, M. U. Trenner, et al., "Proprioceptive head posture-related processing in human polysensory cortical areas," *NeuroImage*, **40**, No. 3, 1232-1242 (2008).

12. M. Iacoboni, "Visuo-motor integration and control in the human posterior parietal cortex: evidence from TMS and fMRI," *Neuropsychologia*, **44**, No. 13, 2691-2699 (2006).
13. С. В. Клименко, И. Н. Никитин, Л. Д. Никитина, *Аванго. Система разработки виртуальных окружений*, Протвино, Москва (2006).
14. G. Burdea and P. Coiffet, *Virtual Reality Technology*, John Wiley&Sons, Inc., New York (1994).
15. O. Caron, B. Faure, and Y. Breniere, "Estimating the centre of gravity of the body on the basis of the centre of pressure in standing posture," *J. Biomech.*, **30**, Nos. 11/12, 1169-1171 (1997).
16. P. Rougier and I. Farenc, "Adaptative effects of loss of vision on upright undisturbed stance," *Brain Res.*, **871**, No. 2, 165-174 (2000).
17. E. V. Gurfinkel, "Physical foundations of stabilography," *Agressologie*, **14**, No. 100, 9-13 (1973).
18. D. A. Winter, A. E. Patla, F. Prince, et al., "Stiffness control of balance in quiet standing," *J. Neurophysiol.*, **80**, No. 3, 1211-1221 (1998).
19. A. S. Edwards, "Body sway and vision," *J. Exp. Psychol.*, **36**, No. 6, 526-535 (1945).
20. S. Wapner and H. Witkin, "The role of visual factors in the maintenance of body-balance," *Am. J. Psychol.*, **63**, No. 3, 385-408 (1950).
21. D. N. Lee and J. R. Lishman, "Visual proprioceptive control of stance," *J. Human Mov. Studies*, **1**, No. 1, 87-95 (1974).
22. D. N. Lee and E. Aronson, "Visual proprioceptive control of standing in human infants," *Percept. Psychophys.*, **15**, No. 3, 529-532 (1974).