

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича
Российской академии наук**

На правах рукописи

КАЗЕННИКОВ Олег Васильевич

**СЕНСОМОТОРНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПРИ ПОДДЕРЖАНИИ ПОЗЫ И
ВЫПОЛНЕНИИ ПРОИЗВОЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ У ЧЕЛОВЕКА.**

03.01.09 – математическая биология, биоинформатика

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2015

Работа выполнена в лаборатории нейробиологии моторного контроля
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт
проблем передачи информации им. А.А.Харкевича
Российской академии наук (ИППИ РАН)

Официальные оппоненты:

Герасименко Юрий Петрович

доктор биологических наук, профессор, заведующей лабораторией физиологии движений,
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт физиологии
им.И.П.Павлова Российской академии наук,

Сафронов Вадим Александрович

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Федерального государственного
бюджетного научного учреждения «Научно-исследовательский институт нейрохирургии
имени академика Н. Н. Бурденко» Российской академии наук

Фролов Александр Алексеевич

доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией математической
нейробиологии обучения, Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Институт Высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук

Ведущая организация:

**Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Научный
центр неврологии»**

Защита состоится 22 июня 2015 года в 16:00 часов на заседании диссертационного совета
Д.002.007.04 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Институте проблем передачи информации им. А.А. Харкевича Российской академии наук,
расположенном по адресу: 127994, г. Москва, ГСП-4, Большой Каретный переулок, 19,
стр. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Института проблем передачи информации им. А.А.
Харкевича Российской академии наук (ИППИ РАН), а также на сайте ИППИ РАН по
адресу www.iitp.ru.

Автореферат разослан

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук, профессор

Рожкова Г.И

Актуальность проблемы

Одной из важных функций центральной нервной системы (ЦНС) является организация двигательной активности человека, поэтому изучение управления движениями позволяет понять основные механизмы работы ЦНС. Еще И.М.Сеченов считал, что разнообразие проявлений мозговой деятельности, в конце концов, сводится к движению (Сеченов, 1863). Исследование механизмов управления движениями осложнено взаимодействием подсистем управления на разных уровнях и необходимостью управлять не только самим движением, но и положением тела в пространстве. Поддержание вертикального положения тела у человека представляет собой очень сложную задачу из-за механической неустойчивости многосуставного тела человека, большого числа степеней свободы и необходимости удерживать проекцию общего центра масс тела внутри небольшого опорного контура. Устойчивость вертикального положения обеспечивается многоуровневой системой, которая управляет активностью мышц различных суставов на основе информации от зрительных, вестибулярных и проприоцептивных афферентных систем. На основании интеграции этих сигналов разной модальности координируется мышечная активность в разных суставах, что и обеспечивает сохранение вертикального положения. Восстановление равновесия при возмущениях позы достигается с помощью локальных и нелокальных механизмов, которые интегрируются в единый процесс на основании системы внутреннего представления тела и окружающего пространства (Гурфинкель и Левик, 1979).

Система регуляции позы должна также обеспечивать устойчивость при перемещении тела, при ходьбе, при выполнении произвольных движений. Произвольное движение влияет на положение центра масс тела, поэтому для сохранения равновесия активность мышц, выполняющих движение, должна сопровождаться изменением активности мышц, участвующих в поддержании позы и приводящих к демпфированию колебаний, сохранению устойчивости тела во время движения и стабилизации тела в новом положении. При подъеме руки у стоящего человека изменения активности позных мышц даже предшествуют движению (Беленький и др., 1967), что указывает на то, что регуляция позы основана не только на использовании рефлекторных механизмов, (что 3 раза подряд) но включает в себя прогнозирование ЦНС взаимодействия позы и произвольного движения. Исследования центральных механизмов регуляции позы в опытах на животных указывают на то, что для восстановления равновесия при возмущении позы достаточно центров управления, расположенных в стволе мозга и мозжечке (Magnus, 1924; Sherrington, 1910). В то же время, клинические исследования на больных показывают, что при повреждениях коры головного мозга наблюдаются нарушения позы и изменения в реакциях на возмущение равновесия. Результаты, полученные в опытах на животных, не могут быть непосредственно использованы для прояснения организации позного контроля у здорового человека из-за вертикального положения тела и связанных с этим значительных изменений в строении тела и развитии мускулатуры. Данные клинических наблюдений могут давать искаженную картину работы системы регуляции позы, из-за адаптивных и дегенеративных изменений, происходящих в работе нервной системы при нарушениях мозговых функций. Поэтому вопрос об активности центральных структур, в частности коры головного мозга, при поддержании позы и координации позы и произвольного движения у здорового человека нуждается в дополнительных исследованиях. Появление неинвазивных методов стимуляции коры головного мозга позволяет исследовать корковые влияния моторной коры на активность мышц во время поддержания вертикальной позы и при выполнении произвольного движения у здорового человека.

Роль моторной коры в регуляции позы может проявиться сильнее при поддержании равновесия в усложненных условиях, предъявляющих дополнительные требования к управлению активностью мышц. Изучение супраспинальных влияний на поддержание

равновесия в усложненных условиях поможет прояснить принципы работы ЦНС при управлении движениями. Понимание фундаментальных свойств работы системы управления вертикальной позой поможет в диагностировании различных заболеваний, которые более выражены при выполнении произвольных движений.

Цель исследования

Прояснение принципов соматосенсорного взаимодействия при поддержании позы в обычных и усложненных условиях. Выяснение степени участия моторной коры в управлении позой в усложненных условиях и в координации позы и произвольного движения.

Задачи исследования

Сравнить влияние на поддержание вертикального положения при обычном стоянии и стоянии в усложненных условиях афферентных сигналов от вибрационной стимуляции мышц, от точечного контакта с внешним объектом, от кожных рецепторов пальцев, удерживающих груз.

Выяснить особенности регуляции вертикальной позы при стоянии с несимметричным распределением веса тела между ногами и подвижной опорой под одной ногой.

Сравнить влияния моторной коры на мышцы ног при поддержании равновесия при обычном стоянии и стоянии в усложненных условиях.

Прояснить участие моторной коры в упреждающем торможении мышечной активности при бимануальной разгрузке. Сравнить влияния моторной коры на мышечную активность во время упреждающего торможения активности при разгрузке предплечья обычным и искусственным способом.

Выяснить влияния информации о параметрах произвольного движения или внешнего воздействия на программирование упреждающей активности в мышцах ног при произвольном подъеме руки и в мышцах рук при ловле падающего груза.

Провести анализ взаимодействия системы управления позой и системы управления произвольным движением в организации упреждающих изменений активности постуральных мышц перед произвольным подъемом руки в положении стоя и сидя.

Сравнить мышечные ответы на транскраниальную магнитную стимуляцию моторной коры (ТМС) во время упреждающих настроек при ловле груза, при координации силы сжатия и нагрузки при движении руки, удерживающей груз.

Сравнить влияние моторной коры на мышцы руки при длительном удержании стержня с грузом в положении устойчивого и неустойчивого равновесия.

Положения, выносимые на защиту

Исследование поддержания равновесия на неустойчивой опоре – эффективный способ изучения супраспинальных влияний на поддержание вертикальной позы и прояснения принципов использования афферентных сигналов для регуляции позы и упреждающих позных изменений.

Влияние афферентных сигналов на позу изменяется в зависимости от возможности однозначной интерпретации информации о положении тела, содержащейся в этих сигналах. Так, влияние афферентных сигналов из источников, существенных при стоянии в обычных условиях, уменьшалось в усложненных условиях. Информация от других афферентных источников, не оказывавшая влияния на позную регуляцию в обычных условиях, в усложненных условиях использовалась для стабилизации вертикального положения.

При поддержании вертикальной позы на неподвижной опоре с асимметричным

распределением нагрузки на ноги, нагруженная нога участвует в поддержании равновесия более активно, чем разгруженная. При стоянии с подвижной опорой под одной ногой поддержание равновесия осуществляется ногой, находящейся на неподвижной опоре, не зависимо от нагрузки на нее. Увеличение роли нагруженной ноги в поддержании равновесия связано как с возможностью развивать больший момент силы, так и с возможностью получать адекватную информацию о положении тела от афферентации, поступающей от ноги. При этом афферентная информация о положении тела более важна, чем развиваемый момент силы.

Ответы в постуральных мышцах на ТМС моторной коры были больше при стоянии на подвижной опоре, чем стоянии в обычных условиях. Таким образом, поддержание вертикальной позы при стоянии на неустойчивой опоре происходит при более активном участии моторной коры.

Информация о параметрах предполагаемого воздействия на позу по-разному влияет на программирование упреждающей активности постуральных мышц, в зависимости от степени влияния моторной коры на их активность. Известно, что моторная кора контролирует активность мышц туловища и ног в меньшей степени, чем активность мышц рук. При быстром произвольном подъеме руки упреждающая активность в постуральных мышцах ног и туловища программируется автоматически с учетом проприоцептивной информации о массе поднимаемого груза. В отсутствие проприоцептивной информации только вербальная информация о массе поднимаемого груза не была достаточна для программирования параметров упреждающей активности. Напротив, предварительной вербальной информации о массе падающего груза было достаточно для программирования упреждающей активности мышц руки при ловле груза. Начало упреждающего изменения активности определяется влияниями из моторной коры.

Участие моторной коры в упреждающем изменении активности мышц предплечья при бимануальной разгрузке проявляется во время привычного, хорошо выученного движения в меньшей степени, чем во время обучения новому необычному движению.

Ответ в мышцах руки на ТМС моторной коры при ловле груза увеличивался во время упреждающей подготовки к удару падающего груза. При координации силы сжатия и нагрузки во время движения руки, удерживающей груз, ответ в мышце на стимуляцию моторной коры также увеличивался сильнее, чем активность в мышце. Это показывает увеличение возбудимости моторной коры во время упреждающей активности.

Влияние моторной коры на мышцы руки, удерживающей стержень с грузом в положении устойчивого равновесия, было большим в начале выполнения двигательной задачи, а затем уменьшалось. Если стержень был в положении неустойчивого равновесия, то такого уменьшения не было.

Научная новизна.

Поддержание равновесия на неустойчивой опоре выдвигает дополнительные требования к системе управления позой. Изучение поддержания равновесия при стоянии на неустойчивой опоре позволило разработать новые подходы для выяснения адаптации работы системы управления позой к изменению условий стояния.

Было обнаружено, что при стоянии на неустойчивой опоре система поддержания вертикального положения изменяет приоритеты использования афферентных сигналов разной модальности для регуляции позы в зависимости от того, в какой степени эти сигналы передают информацию о движении тела.

Было показано, что регулирование параметров упреждающих изменений мышц при произвольном движении и внешнем воздействии происходило с учетом предварительной информации о воздействии. При этом при отсутствии проприоцептивной информации о

предполагаемом воздействии для программирования упреждающих изменений в мышцах ног и туловища вербальной информации о воздействии было недостаточно, а программирование упреждающей активности в мышцах рук происходило при наличии только вербальной информации.

Использование ТМС моторной коры позволило прямо показать, что моторная кора принимает участие в адаптации работы системы управления позой к усложнению условий стояния. Во время обучения упреждающему торможению мышечной активности при снятии груза с предплечья необычным искусственным способом возбудимость моторной коры была повышена, по сравнению возбудимостью моторной коры во время естественного снятия груза другой рукой. Также было показано, что упреждающие изменения активности мышц руки при произвольном движении и внешнем воздействии происходят при усилении влияния моторной коры на эти мышцы.

Получены принципиально новые данные, указывающие на то, что изменение влияния моторной коры на мышечную активность зависит от сложности двигательной задачи. Во время простой задачи - длительном удержании стержня с грузом в положении устойчивого равновесия, участие моторной коры в управлении мышечной активностью была сильнее выражено в начале выполнения задачи, и постепенно снижалось. Во время более сложной задачи, когда нужно было удерживать стержень в состоянии неустойчивого равновесия, повышенная возбудимость моторной коры сохранялась в течение всего времени выполнения двигательной задачи.

Изучение корковых влияний на дистальные мышцы руки показало, что моторная кора принимает участие в упреждающем изменении мышечной активности при координации силы сжатия и инерционной нагрузки при движении руки.

Теоретическая ценность диссертационной работы

Результаты представляют несомненный интерес с точки зрения фундаментальных основ нейрофизиологии двигательной активности человека, так как помогают продвинуться в понимании принципов сенсомоторного взаимодействия при выполнении позных задач. Это взаимодействие осуществляется с использованием системы внутреннего представления, вырабатывающей внутренние модели собственного тела и окружающего пространства. Результаты проведенных экспериментов указывают на то, что при выработке модели собственного тела происходит определение приоритета использования афферентных сигналов, дающих необходимую информацию для выполнения позных задач. При этом условия поддержания позы влияют на определение того, какие афферентные сигналы являются существенными. На такой выбор также влияет прогнозирование изменения взаимодействия позы с внешними предметами.

Анализ ответов в мышцах при ТМС моторной коры указывает на то, что выработка модели взаимодействия с окружающей средой происходит при участии моторной коры. Это участие проявляется в адаптации системы регуляции позы к усложнению условий ее поддержания, в прогнозировании взаимодействия в произвольном движении и с внешним воздействием, при выработке нового двигательного навыка. Степень участия моторной коры в настройке позных механизмов зависит от сложности выполняемых задач. В простых задачах это участие проявляется в начале двигательной задачи, а затем роль моторной коры в управлении снижается. В сложных двигательных задачах возбудимость моторной коры остается высокой все время выполнения задачи.

Практическая ценность.

Поддержание равновесия на неустойчивых и подвижных опорах может быть диагностическим тестом при нарушении работы двигательной системы. Полученные результаты по упреждающей мышечной активности могут быть использованы для диагностических целей при нарушении координации работы систем управления позой и

произвольным движением. Результаты по изучению корковых влияний на позную мышечную активность могут быть полезны при разработке новых методов реабилитации больных для восстановления двигательной активности. Ассиметричная нагрузка на ноги и подвижная опора под одной ногой приводят к изменению участия ноги в поддержании вертикального положения и могут быть использованы как способ для восстановления функционирования механизмов позного контроля.

Апробация работы:

Результаты работы докладывались на следующих научных конференциях и съездах:

International symposium Brain and Movement, Moscow, 1997; IV Всероссийская конференция по биомеханике, Нижний Новгород. 1998; Российская конференция по биомеханике – 1999, Усть-Качка, 1999 г. V Всероссийская конференция по биомеханике “Биомеханика 2000”, Нижний Новгород, 2000 г.; Международная конференция “Физиология мышечной деятельности”. Москва, 2000 г.; XVIII Съезд физиологического общества имени И. П. Павлова. Казань, 25-28 сентября 2001 г.; Neuroscience meeting, Orlando, USA, 2002; Motor control Conference “From Basic Motor Control to Functional Recovery-III”, Varna, Bulgaria, 2003; II Международная конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности. Москва, 2003 г.; Международные чтения, посвященные 100-летию со дня рождения чл.-корр. АН СССР, акад. АН Арм. ССР Эзраса Асратовича Асратяна. Москва, ИВНД и НФ РАН, 2003 г.; Конференция “Организм и окружающая среда: адаптация к экстремальным условиям”. Москва, ГНЦ РФ ИМБП РАН, 2003; XIX съезд физиологического общества им. И.П. Павлова, Екатеринбург, 2004; VII Всероссийская конференция по биомеханике. Нижний Новгород, 2004 г.; III Международная конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности. Москва, 2005 г.; IV Международная конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности. Москва, 2007 г.; XX Съезд физиологического общества имени И. П. Павлова. Москва, 2007 г.; VII Всероссийская конференция по биомеханике. Нижний Новгород, 2008 г.; V Международная конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности, Москва, 2009 г.; Нейронаука для медицины и психологии, Пятый международный междисциплинарный конгресс, Судак, Украина, 2009; IV всероссийская с международным участием конференция по управлению движением, приуроченной к 90-летию юбилею Кафедры физиологии российского государственного университета физической культуры, спорта, молодежи и туризма (ГЦОЛИФК), Москва, Россия, 01 – 03 февраля 2012г; VII Всероссийская с международным участием школа–конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности. Новые подходы к изучению классических проблем, Москва, 29 января-1 февраля 2013; Управление движением (Motor Control 2014) 5-ая Российская, с международным участием, конференция по управлению движением, 3-5 февраля 2014 г. Петрозаводск; VIII Всероссийская с международным участием конференция с элементами школы по физиологии мышц и мышечной деятельности . Москва , 2 - 4 февраля 2015 г .

Публикации: по материалам диссертации опубликовано 63 работы, из них 27 статей в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы: Диссертация состоит из введения, девяти глав, заключения, списка использованных источников из 272 наименований. Работа изложена на 301 стр., содержит 60 рисунков и 13 таблиц.

Материалы и методы

Для решения поставленных научных задач были проведены несколько серий экспериментов. Позную активность в мышцах изучали как во время поддержания вертикальной позы, так и во время сохранения положения отдельных частей тела в различных двигательных задачах. Для того чтобы исключить влияние зрительной информации на выполнение двигательных задач, все эксперименты проводились с

закрытыми глазами. В первой группе экспериментов изучали позные колебания при стоянии на опоре с разной степенью устойчивости. Неустойчивая опора представляла собой платформы с цилиндрической нижней поверхностью типа пресс-папье. Подвижная опора указанной конструкции обладает существенным свойством, благодаря которому и возможно сохранение равновесия: поворот платформы вызывает горизонтальное смещение опорной линии вперед или назад. Поэтому для сохранения равновесия любое отклонение тела нужно сопровождать "подстановкой" опоры под смещающийся вперед или назад центр масс тела человека. Горизонтальные смещения опорной линии платформы в направлении сдвига центра масс являются следствием активных движений в голеностопном суставе. Новая стратегия поддержания позы создает дополнительные требования к системе позного контроля. В таких условиях изучали изменение влияния на позные колебания информации от афферентных сигналов от разных рецепторов.

При обычном стабиллографическом исследовании испытуемого просят стоять, равномерно распределив нагрузку между ногами, и такие измерения достаточны для описания устойчивой вертикальной позы. Вместе с тем, в обычной жизни человек часто стоит в несимметричной позе, при которой на ноги приходится разная нагрузка. Кроме того, несимметричная нагрузка может быть связана с усталостью, возрастом или с ортопедическими или неврологическими заболеваниями. Поэтому анализ особенностей поддержания вертикальной позы при разной нагрузке на ноги может быть полезен для прояснения работы системы управления позой. В настоящей работе ставилась цель изучить не только движение проекции общего центра тяжести, но и усилия, создаваемые каждой ногой по отдельности, у здорового человека при переносе тяжести на левую или правую ногу. Очевидно, что полный перенос веса тела на одну ногу, т.е. стояние на одной ноге, приводит к неустойчивости позы, что создает дополнительные требования к системе поддержания позы и изменяет ее работу. В настоящей работе вес тела переносился на одну ногу лишь частично, что не приводило к заметному ухудшению устойчивости вертикальной позы. В таких условиях, можно было ожидать, что при разной нагрузке на ноги проявится специфическая роль каждой из ног в поддержании устойчивости вертикальной позы. Для проведения такого обследования использовали два стабиллографа, каждый из которых регистрировал усилие, приложенной к ноге и положение центра давления каждой ноги.

В некоторых сериях экспериментов также использовали медленное перемещение опоры с испытуемым в переднезаднем направлении, что позволило изменить афферентную информацию о движениях тела при точечном скользящем контакте с внешним объектом и исследовать влияние этого изменения на стабильность поддержания позы. Такие методические подходы помогли прояснить условия использования дополнительной афферентной информации для поддержания вертикальной позы.

Для изучения координации позы и произвольного движения была проведена серия экспериментов, в которой изучали упреждающие позные настройки во время быстрого подъема руки у стоящего человека. Взаимодействие системы поддержания позы и системы выполнения произвольного движения изучали в условиях фиксации тела на разных уровнях, когда задача поддержания равновесия облегчалась или снималась совсем. Также изучали зависимость упреждающих изменений мышечной активности от латентного периода подъема руки. Использование предварительной информации о параметрах произвольного движения для планирования изменений позных компонент движения было изучено в серии экспериментов во время быстрого подъема руки из положения стоя с различными параметрами движения, определяемыми наличием грузов разной массы (0.5, 1.0, 1.5 кг) в руке, и различной степенью информации об этих грузах – подъем руки с грузом, удерживаемом в руке, подъем неизвестного груза с подставки при полном отсутствии информации о массе груза, при наличии только вербальной информации о массе груза.

Особенности настройки упреждающей активности в мышцах рук были изучены в серии экспериментов, в которых испытуемый удерживал реку с чашкой, в которую падал груз. Исследовали зависимость упреждающих изменений в зависимости от наличия предварительной информации о массе падающего груза.

Для изучения корковых влияний на мышечную активность при поддержании равновесия в разных условиях использовали транскраниальную магнитную стимуляцию моторной коры (ТМС). ТМС является неинвазивным средством возбуждения моторной коры, позволяющим протестировать эффективность кортикальных влияний на мышцы во время выполнения двигательных задач. Стимуляция коры головного мозга при помощи магнитной катушки была впервые описана в 1985 (Barker et al., 1985). Пропускание короткого импульса тока большой силы через катушку индуцирует быстро меняющееся магнитное поле, которое вызывает электрические токи в мозговой ткани. При ТМС нисходящий залп в кортикоспинальных волокнах возникает из-за возбуждения нейронов вследствие суммации действия стимула и активности нейронов коры в месте стимуляции (Edgley et al., 1997). Залп активности кортикоспинальных волокон вызывает синхронный разряд в мышцах – вызванный мышечный ответ (ВМО). Таким образом, при ТМС на величину ВМО влияет как фоновый уровень ЭМГ активности, так и активность нейронов коры. При выполнении сложной двигательной задачи, связанной с повышенной точностью движений различных частей тела, то ВМО на ТМС возрастает в большей степени по сравнению с возрастанием фоновой активности в мышце (Flament et al., 1993, Lemon et al., 1995). Поэтому в проведенных экспериментах сравнивали текущую электрическую мышечную активность (ЭМГ) и ВМО, вызванный стимуляцией соответствующей зоны моторной коры. Различия в изменении ВМО и текущей ЭМГ указывали на то, что моторная кора не только определяет уровень мышечной активности, но и принимает участие в адаптации этой активности к усложненным условиям. Такие сравнения были проведены

- при поддержании вертикальной позы на устойчивой и неустойчивой опоре,
- при изучении упреждающего торможения активности в мышцах руки при бимануальной разгрузке,
- при упреждающем изменении активности мышц руки, во время ловли падающего груза,
- при упреждающем изменении активности мышц пальцев, удерживающих предмет, при координации силы сжатия и инерционной нагрузки при движении руки с предметом, производимом обследуемым или вызванным внешним воздействием,
- при стационарном удержании рукой предмета в положении устойчивого и неустойчивого равновесия.

В экспериментах использовали электромиографические усилители и магнитный стимулятор, предназначенные для использования в клинических исследованиях. Часть оборудования была изготовлена в лаборатории. Исследования проводились в соответствии с этическими правилами, утвержденными Всемирной медицинской ассоциацией (Хельсинкская декларация). Все испытуемые были информированы о процедуре исследований и дали согласие на участие в экспериментах. Статистическое сравнение параметров, зарегистрированных в экспериментах, производили с помощью Т-теста, дисперсионного анализа. Уровень статистической значимости различий был установлен 0.05.

Результаты и их обсуждение

1. Поддержание позной активности в усложненных условиях

1.1 Изменение влияния вибрации мышц ног на отклонение тела от вертикального положения при стоянии на неустойчивой опоре

Устойчивость опоры может быть одним из важных инструментов исследования роли мышечной проприоцепции, равно как зрительной и вестибулярной информации, в процессе поддержания вертикальной позы человека и установления референтного положения вокруг которого осуществляется поддержание равновесия. Существенную роль в поддержании равновесия играет проприоцептивная афферентация от голеностопного сустава. Вибрация Ахилловых сухожилий при стоянии на твердом полу приводит к отклонению тела от вертикального положения. При стоянии на неустойчивой опоре влияние возмущения афферентного потока, вызванного вибрацией, может измениться. В серии экспериментов сравнивали влияние вибрации мышц голени на отклонение от равновесия при стоянии на твердом полу и неустойчивой опоре.

В экспериментах принимало участие 8 испытуемых в возрасте 20-45 лет. На твердом полу, при вибрации, приложенной к Ахилловым сухожилиям, наблюдалось смещение корпуса назад, уменьшение уровня активности в камбаловидной мышце (Sol) и возрастание активности в передней большеберцовой мышце (TA). Также реакции были хорошо выражены на платформах большего радиуса (120 и 60 см). На платформе радиуса 30 см вибрационные реакции в среднем были очень слабые.

Таким образом, при увеличении степени неустойчивости опоры вибрационная стимуляция мышц голени оказывала меньшее влияние на отклонение тела от вертикального положения по сравнению с тем, как это наблюдается на твердом полу.

Вибрационная активация мышечных афферентов на твердом полу может интерпретироваться ЦНС как изменение положения тела. Совсем иная ситуация наблюдается на подвижной опоре. При стоянии на подвижной опоре с цилиндрической опорной поверхностью равновесие может поддерживаться только за счет активных реакций на отклонение центра масс тела и подстановки опоры под него, поэтому угол в голеностопном суставе уже не связан однозначно с положением тела. Вероятно, что при стоянии на неустойчивой опоре система регуляции позы для определения движения тела в меньшей степени использует афферентные сигналы от мышц голеностопного сустава, а получает информацию о движении тела из других афферентных источников, т.е. работает в режиме, позволяющем выделить из афферентных сигналов даже небольшие модуляции, связанные с отклонением от равновесия.

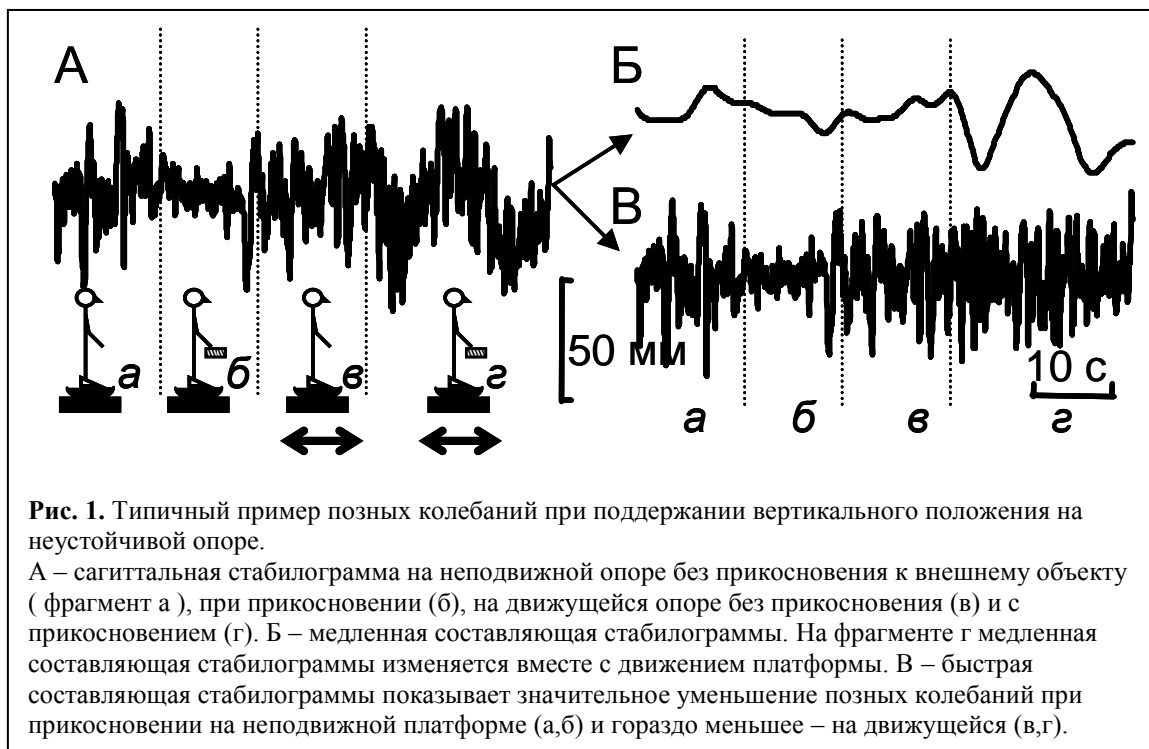
1.2. Особенности поддержания вертикальной позы при дополнительном контакте с внешним объектом на движущейся и неподвижной платформе

В следующей серии экспериментов было изучено изменение значения афферентной информации, получаемой от контакта с внешним объектом, для поддержания равновесия при стоянии на неподвижной платформе и на платформе, которую передвигали с маленькой скоростью, не вызывая нарушение равновесия. Во многих исследованиях показано, что контакт рукой со стационарным объектом стабилизирует равновесие, даже в том случае, если сила взаимодействия с внешним объектом мала, для того, чтобы оказывать механическое влияние на устойчивость вертикальной позы (Jeka and Lackner, 1994). По-видимому, это связано не с силовым, а с информационным взаимодействием с внешним объектом, поскольку афферентация от контакта с внешним объектом дает прямую дополнительную информацию о положении корпуса. Если опору с испытуемым двигают с малой скоростью, при которой не происходит нарушение устойчивости, то возникает неоднозначность в восприятии скользящего контакта испытуемого с внешним объектом, поскольку движение корпуса может быть связано как с его наклоном, так и

перемещением тела вместе с опорой в пространстве. В проведенных экспериментах изучали поддержание вертикального положения тела при контакте указательного пальца с внешним объектом во время перемещения опоры с очень малой скоростью, при которой позные колебания происходят в границах устойчивости позы. Целью исследования было изучить изменение влияния контакта с внешним объектом на величину позных колебаний в зависимости от степени надежности получаемой афферентной информации.

В первой серии принимало участие 11 испытуемых среднего возраста. Когда испытуемый с закрытыми глазами стоял на неустойчивой опоре, помещенной на неподвижную платформу, легкое прикосновение пальцем к внешнему объекту существенно облегчало поддержание равновесия (рис.1, фрагмент а, б). Быстрые колебания около положения равновесия, посчитанные как среднеквадратичное отклонение от нулевой линии, уменьшались после прикосновения к внешнему объекту у всех испытуемых в среднем с 17 ± 5 мм до 7 ± 4 мм.

При перемещении платформы средняя величина среднеквадратичного отклонения быстрой компоненты уменьшалась с 17 ± 7 мм до 10 ± 3 мм при контакте с внешним объектом. Отметим, что в отсутствии контакта быстрые колебания на неустойчивой опоре были одинаковыми на движущейся и неподвижной опоре, а при скользящем прикосновении к внешнему объекту во время стояния на движущейся платформе они



были больше, чем при таком же стоянии на неподвижной платформе. Таким образом, движение платформы приводило к тому, что стабилизирующее влияние контакта с внешним объектом на позные колебания становилось меньше по сравнению с этим влиянием на неподвижной платформе.

В другой серии экспериментов на 12 испытуемых исследовали, как поступательное перемещение твердой опоры влияет на отклонение тела от равновесия, вызванного вибрацией Ахилловых сухожилий, при стоянии со скользящим контактом с внешним неподвижным объектом. При стоянии с закрытыми глазами на твердой неподвижной опоре вибрация Ахилловых сухожилий вызывала отклонение всего тела назад. На неподвижной опоре отклонение центра давления назад было больше без контакта с

внешним объектом, чем при наличии контакта (в среднем 52 ± 18 мм и 30 ± 27 мм, соответственно). В то же время прикосновение пальцем к внешнему объекту при стоянии на движущейся платформе не приводило к снижению отклонения, вызванного вибрацией (в среднем 44 ± 20 мм и 42 ± 24 мм, соответственно). Таким образом, прикосновение к внешнему объекту по-разному влияло на отклонение тела, вызванного вибрацией камбаловидной мышцы: при движении платформы прикосновение не вызывало уменьшения отклонения, вызванного вибрацией, в то время, как на неподвижной платформе эффект вибрации при точечном контакте с внешним объектом значительно уменьшался.

В наших экспериментах на неподвижной платформе при наличии контакта внешний объект воспринимался, по всей видимости, как референтная точка для определения положения тела. Наличие непосредственной информации о положении корпуса приводило к уменьшению позных реакций. На движущейся платформе перемещение контакта отражало не только движение тела, но и перемещение платформы, и его наличие было менее существенным для стабилизации позных колебаний. Таким образом, в ситуации, когда афферентная информация от контакта с внешним объектом не была прямо связана с движением тела, его наличие оказывало меньшее влияние на сохранение вертикального положения.

1.3. Использование дополнительных афферентных сигналов системой регуляции вертикальной позы человека на неустойчивой опоре.

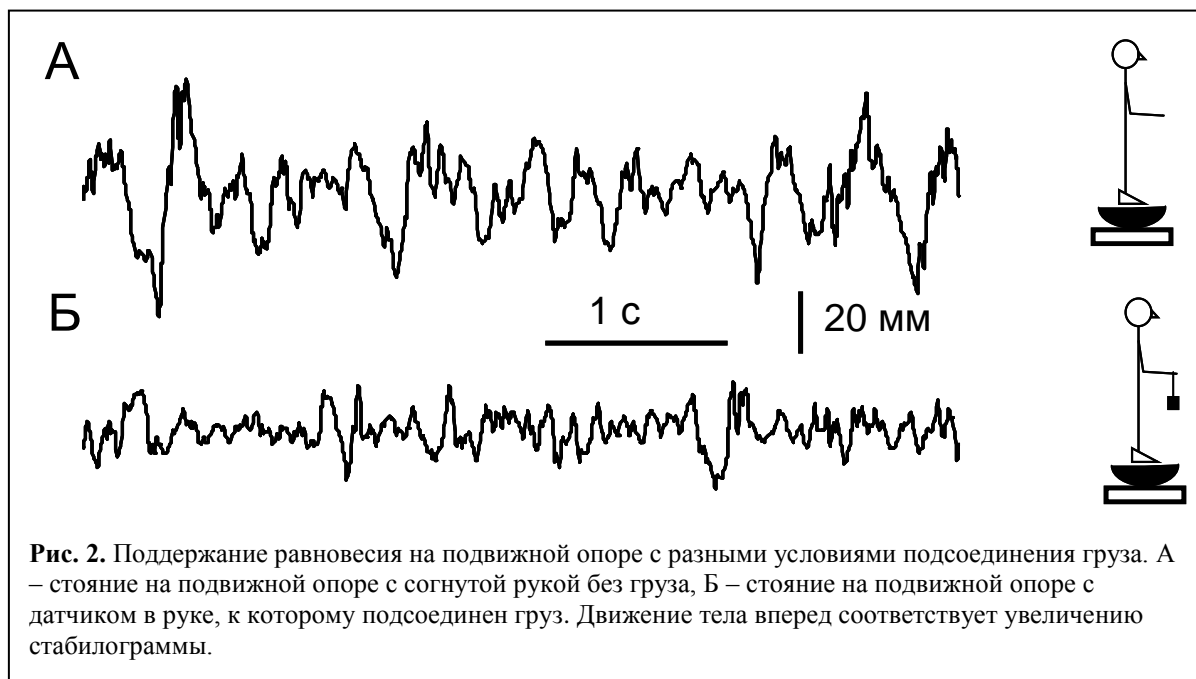
В исследованиях влияния точечного контакта на поддержания равновесия необходимо контролировать силу взаимодействия руки и внешнего объекта. Чтобы снизить влияние механического взаимодействия с внешним объектом на позные колебания, в следующей серии экспериментов была исследована вертикальная поза у человека, который удерживал небольшой груз между указательным и большим пальцами, при стоянии на неустойчивой опоре без контакта с внешними объектами. При колебаниях тела движение предмета приводит к инерционной добавке к силе, действующей на предмет, в результате чего изменяется тангенциальная составляющая силы взаимодействия между грузом и поверхностью пальцев. Известно, что кожные рецепторы пальцев обладают большой чувствительностью, и изменение силы взаимодействия приводит к возникновению афферентных сигналов, связанных с изменением силы (Westling and Johansson, 1984). Поскольку инерционная сила пропорциональна ускорению, эти афферентные разряды несут дополнительную информацию о перемещении тела и могут использоваться системой позного контроля для стабилизации вертикальной позы. При этом не возникает никакого взаимодействия с неподвижными внешними объектами. Целью данной серии экспериментов было изучение возможностей использования системой позного контроля дополнительных афферентных сигналов от удерживаемого рукой груза для стабилизации вертикального положения.

Испытуемые с закрытыми глазами стояли на неустойчивой опоре, удерживая в согнутой руке груз разного веса или без него (рис.2). В основной серии экспериментов принимало участие 8 испытуемых в возрасте 21-57 лет, весом 76 ± 12 кг. Испытуемые стояли на неустойчивой опоре и удерживали в правой руке легкий однокоординатный тензометрический датчик усилия, к которому прикреплялись грузы массой 200, 500, и 1000 грамм.

При стоянии на неустойчивой опоре без груза в руке скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы, усредненная по всем испытуемым, была 52.6 ± 9.2 мм/с, а среднеквадратичное отклонение составляло 17.8 ± 1.7 мм. Когда испытуемый удерживал в руке груз, наблюдалось уменьшение как скорости изменения длины сагиттальной стабиллограммы, так и среднеквадратичного отклонения. Скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы составляла 47.4 ± 7.4 мм/с при грузе 200 г, 45.1 ± 6.8 мм/с при

грузе 500 г и 44.5 ± 6.8 мм/с при грузе 1000 г. (рис.2 Б).

В контрольном эксперименте, когда груз располагался на Г-образной подставке, прикрепленной к телу и имитирующей согнутую руку, ни скорость изменения длины



стабилограммы, ни среднеквадратичное отклонение не изменялись. Таким образом, без модуляции афферентного потока от пальцев уменьшение поздних колебаний не наблюдалось. Вероятно, при стоянии на неустойчивой опоре система регуляции может использовать этот афферентный поток для стабилизации вертикального положения.

1.4. Сравнение ответов мышц ног на транскраниальную магнитную стимуляцию при стоянии на устойчивой и неустойчивой опоре.

Усложнение обработки афферентных сигналов для получения непосредственной информации о перемещении тела от проприоцептивных сигналов при стоянии на неустойчивой опоре может привести к усилению корковых влияний на процесс поддержания равновесия. В следующей серии экспериментов ТМС была использована для того, чтобы изучить корковые влияния во время сохранения равновесия при поддержании вертикальной позы на неустойчивой опоре.

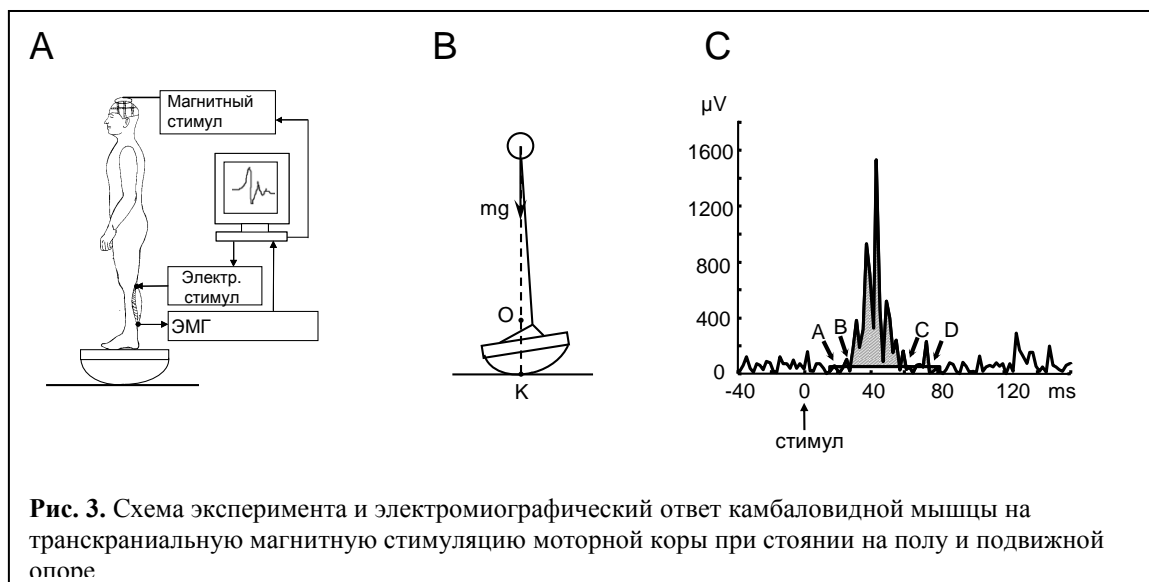
В экспериментах принимали 9 испытуемых в возрасте 25-52 года. Испытуемые стояли с закрытыми глазами: 1) на твердой опоре и 2) на неустойчивой опоре. Сравнивали вызванные мышечные ответы (ВМО) при ТМС моторной коры во время стояния на подвижной опоре и на твердом полу. С помощью поверхностных электродов регистрировали ЭМГ следующих мышц: камбаловидной мышцы (m. soleus - SOL), передней большеберцовой мышцы (m. tibialis anterior - ТА), прямой мышцы бедра (m. rectus femoris - RF), двуглавой мышцы бедра (m. biceps femoris - BF).

Фоновый уровень активности мышцы определяли, усредняя выпрямленную ЭМГ до нанесения стимула (в течение 1 секунды). Величину ВМО на ТМС высчитывали как площадь под выпрямленной ЭМГ в диапазоне 20-75мс после стимула. Из литературы известно, что ВМО зависят от величины активности исследуемой мышцы в момент нанесения стимула (Lavoie et al., 1995). Поэтому для камбаловидной мышцы, помимо сравнения ответов, выраженных в абсолютных единицах, независимо от фоновой активности мышц, дополнительно отдельно сравнивали ответы всех ВМО нормированных

на величину фоновой активности до стимула в каждой пробе.

ВМО в камбаловидной мышце на ТМС двигательной коры возникал в среднем с латентным периодом 32 ± 5 мс, и длительность ответа составляла 20-40 мс у разных испытуемых (рис. 3).

Ответы на ТМС были больше ответы при стоянии на подвижной опоре, чем на твердом полу. Величина абсолютного ВМО в SOL на ТМС при стоянии на подвижной опоре статистически значимо увеличивалась в 2.2 ± 1.1 раза по сравнению с ответом на твердой



опоре. Нормированные ответы (величина ВМО, деленная на величину фоновой активности), также значимо возрастали в среднем в 2.1 ± 1.3 раза при стоянии на подвижной опоре по сравнению со стоянием на неподвижной опоре.

ВМО в передней большеберцовой мышце при стоянии на подвижной платформе была больше 3.3 ± 2.3 раза, чем при стоянии на неподвижной опоре. При стоянии на неустойчивой опоре ВМО в прямой мышце бедра возрастал в среднем в 2.0 раза, в двуглавой мышце бедра – в 2.4 раза, по сравнению со стоянием на твердом полу.

Дополнительное исследование показало, что в приводящей мышце большого пальца не было достоверных различий ВМО при стоянии на полу и на подвижной опоре. Различие в изменениях ВМО мышц ног и кисти при стоянии на устойчивой и неустойчивой опоре указывает на специфическое изменение влияния коры на активность мышц, участвующих в поддержании вертикальной позы.

Поскольку ВМО при ТМС моторной коры могли изменяться также из-за изменения возбудимости мотонейронов, еще в одной дополнительной серии экспериментов исследовали изменение возбудимости мотонейронов, для чего регистрировали амплитуду моносинаптических ответов на электрическую стимуляцию нерва при стоянии на подвижной опоре и на неподвижной опоре. Проведенный анализ показал, что амплитуда вызванных ответов при стоянии на подвижной опоре и на неподвижной опоре не изменилась.

Таким образом, увеличение ВМО постуральных мышц на неустойчивой опоре указывает на усиление роли супраспинальных структур в управлении вертикальной позой в усложненных условиях.

2. Особенности поддержания вертикальной позы при разных условиях стояния для ног.

В следующей серии экспериментов ставилась цель изучить не только движение проекции общего центра тяжести, но и центра давления каждой ногой по отдельности у здорового человека при переносе тяжести на левую или правую ногу.

2.1. Особенности поддержания вертикальной позы при неравномерной нагрузке на ноги

В первой серии экспериментов вес тела переносился на одну ногу лишь частично, что не приводило к заметному ухудшению устойчивости вертикальной позы. В таких условиях, можно было ожидать, что при разной нагрузке на ноги проявится специфическая роль каждой из ног в поддержании устойчивости вертикальной позы.

Материалы и методы. В экспериментах принимали участие 11 практически здоровых обследуемых. Обследуемого просили стоять, стараясь не двигать корпус, глаза были закрыты, руки опущены вдоль тела. Каждая из ног стояла на отдельном стабилографе (ОКБ РИТМ, Россия), стопы располагались на одинаковом расстоянии (около 10 см) от краев стабилографов и параллельно друг другу. В первом варианте эксперимента обследуемый стоял, равномерно нагрузив обе ноги. Во втором варианте большая часть веса тела была перенесена на правую ногу, при этом левая нога всей подошвой касалась поверхности стабилографа. В третьем варианте – обследуемый переносил большую часть веса на левую ногу.

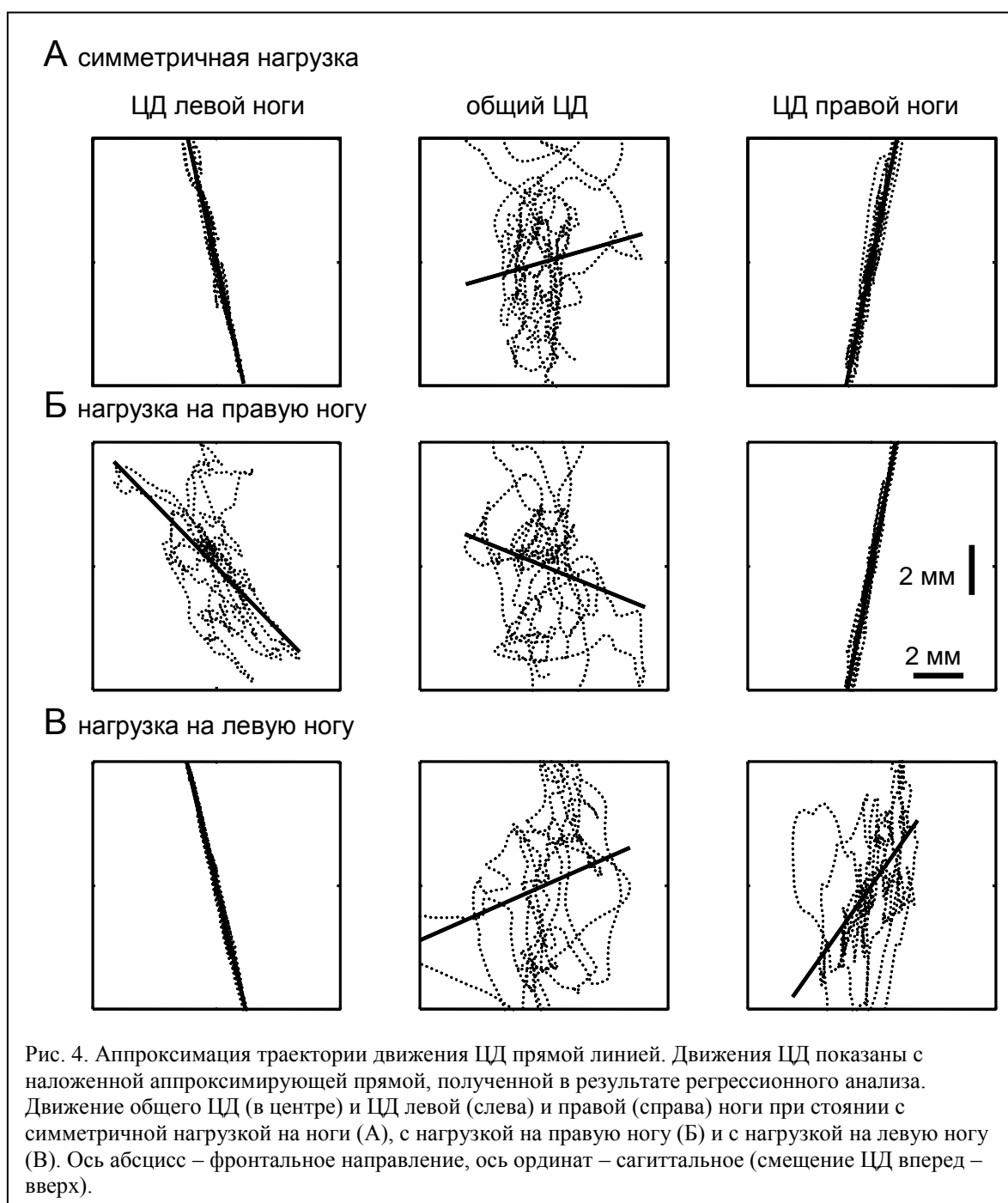
Регистрировали положение общего центра давления (ЦД) и ЦД отдельно для левой и правой ноги с частотой 50 Гц. Для каждой составляющей стабилограммы вычисляли среднее значение, среднеквадратичное отклонение, скорость перемещения ЦД. Также вычисляли корреляцию между движениями ЦД одной ноги в сагиттальном и фронтальном направлениях, и корреляцию сагиттальных и фронтальных составляющих движения ЦД обеих ног. Для вычисления кросскорреляционной функции из сагиттальной и фронтальной стабилограммы вычитали медленную составляющую с частотой среза 0.1 Гц. При усреднении и проведении статистических тестов для коэффициентов корреляции предварительно производили преобразование Фишера.

Результаты. При обычном стоянии нагрузка на ноги распределялась примерно поровну: $52\pm 4\%$ на правую ногу и $48\pm 4\%$ на левую. После того, как обследуемого просили перенести нагрузку на одну ногу и при этом сохранять устойчивое положение тела, доля веса, которая приходилась на нагруженную ногу, не зависела от того, какая нога (левая или правая) была нагружена. При переносе тяжести на правую ногу нагрузка на нее в среднем по группе возрастала до $78\pm 7\%$ от веса, остальные $22\pm 7\%$ приходились на левую ногу. При переносе тяжести на левую ногу нагрузка на нее составляла $77\pm 6\%$, а нагрузка на правую ногу была $23\pm 6\%$.

На среднем фрагменте рис. 4, А представлена типичная траектория движения общего ЦД, на которую наложена линия выделенного направления, полученная с помощью регрессионного анализа. Видно, что линейная аппроксимация плохо соответствовала движению общего ЦД, что подтверждалось низким коэффициентом корреляции между движениями ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении. Совершенно другая картина была получена при анализе движения ЦД каждой ноги. При симметричной нагрузке на ноги движение ЦД для отдельной ноги имело четко выделенное направление, а именно, происходило вдоль стопы с небольшими отклонениями в поперечном направлении (рис. 4, А, левый и правый фрагменты). Регрессионный анализ показал, что движения ЦД отдельной ноги имели выделенное направление движения с небольшим углом по отношению к переднезаднему направлению (рис. 4, А, правый и левый фрагмент). Кросскорреляционная функция сагиттальных и фронтальных составляющих стабилограммы для разных ног имела максимум при нулевом сдвиге друг относительно друга. При стоянии с симметричной нагрузкой усредненный по всей группе обследуемых коэффициент корреляции сагиттальных составляющих движения ЦД правой и левой ноги

был 0.92 ± 0.10 , фронтальных составляющих - -0.76 ± 0.15 .

При переносе тяжести на одну ногу в движении общего ЦД не появилось выраженного направления (рис. 4, Б, В, средний фрагмент). Коэффициент корреляции между движениями общего ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении для всей группы



обследуемых оставался низким. При этом среднее положение ЦД одной ноги изменялось в зависимости от нагрузки, приложенной к ноге. Среднее положение ЦД нагруженной ноги не изменялось существенно ни во фронтальном, ни в сагиттальном направлении. Среднее значение положения ЦД разгруженной ноги в сагиттальном направлении сдвигалось вперед.

Изменение условий стояния приводило к изменению характера движения ЦД отдельной ноги в зависимости от того, какую нагрузку она испытывала. При переносе тяжести на одну ногу движение ЦД ненагруженной ноги происходило более хаотично, чем движение

ЦД нагруженной ноги (рис.4, Б, В). ЦД нагруженной ноги перемещался вдоль выделенного направления, как и при стоянии с симметричной нагрузкой на ноги (рис. 4, В, правый фрагмент). Направление движения ЦД имело маленький угол наклона к переднезаднему направлению, коэффициент корреляции между движениями ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении был высоким (0.90 ± 0.25 для правой и 0.88 ± 0.31 – для левой ноги). ЦД ненагруженной ноги при стоянии с нагрузкой на правую ногу двигался по извилистой траектории (рис. 4, Б, левый фрагмент). Угол наклона линии выделенного направления изменялся от 3 до 80 градусов и при этом коэффициент корреляции между движениями ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении также был низким. Таким образом, линейная аппроксимация движения ЦД ненагруженной левой ноги не была надежной.

Кросскорреляционный анализ показал, что изменения как в сагиттальных, так и во фронтальных составляющих стабилограмм разных ног при стоянии с нагрузкой на одну ногу гораздо менее связаны, чем при стоянии с симметричной нагрузкой. Для сагиттальных составляющих движения ЦД коэффициент корреляции также достоверно уменьшался до 0.73 ± 0.10 ($p < 0.001$, парный t-тест) при стоянии с нагрузкой на правую ногу и до 0.79 ± 0.14 ($p < 0.001$, парный t-тест) при стоянии с нагрузкой на левую ногу.

В сагиттальной плоскости скорость движения ЦД нагруженной ноги возрастала по сравнению с обычным стоянием, но не изменялась во фронтальной. Напротив, скорость движения ЦД ненагруженной ноги в сагиттальной плоскости изменялась незначительно, но достоверно увеличивалась во фронтальной. Можно предположить, что при несимметричной нагрузке на ноги поддержание равновесия в сагиттальной плоскости осуществляется нагруженной ногой, а ненагруженная нога выполняла задачу поддержания стабильности во фронтальной плоскости.

2.2. Воздействие вибрации ахилловых сухожилий на вертикальную позу человека при несимметричной нагрузке на ноги.

Во второй серии предполагалось исследовать влияние вибрации мышц одной ноги на вертикальную позу. Вибрация Ахилловых сухожилий часто используется для исследования роли афферентной информации в механизмах поддержания вертикальной позы у человека (Eklund, 1969). Известно, что чувствительность к афферентным сигналам может сильно изменяться от выполняемой двигательной задачи. (Попов и др., 1982). Можно ожидать, что при стоянии с разной нагрузкой на ноги вибрация, приложенная к ноге с большей нагрузкой, будет оказывать большее влияние на положение тела, чем вибрация ноги с меньшей нагрузкой.

Материал и метод. В экспериментах принимали участие 11 практически здоровых обследуемых. Для стимуляции трехглавых мышц голени описанные ранее вибраторы, прикреплялись к голени при помощи резиновых лент и располагались над ахилловыми сухожилиями. Влияние вибрации исследовали в трех условиях стояния. В первом варианте эксперимента обследуемый стоял, равномерно нагрузив обе ноги. Во втором - большая часть веса тела была перенесена на правую ногу, а в третьем – на левую ногу. При этом разгруженная нога всей подошвой касалась поверхности стабилографа. Нагружая одну ногу, обследуемый сам определял величину распределения давления на ноги так, чтобы не возникало неустойчивости вертикальной позы. Длительность пробы составляла 40 с. Вибрацию включали через 20 с после начала записи. Для выявления влияния вибрации сравнивали движение ЦД в течение первых 20 с, которое рассматривали как фон, и движение ЦД за время вибрации. В каждом из трех условий стояния исследовали воздействие вибрации обеих ног, вибрации только правой или только левой ноги. Последовательность поз и условий вибрации чередовали в квазислучайном порядке. Для стабилограммы вычисляли среднее значение при спокойном стоянии и при приложении вибрации.

Результаты. Нагрузка на одну ногу при обычном стоянии составляла примерно половину веса. При переносе веса на одну ногу нагрузка на нее составляла 76-83% , а на разгруженную ногу – 17-24% . Включение вибрации с одной стороны при стоянии с нагрузкой на одну ногу не приводило к достоверному изменению распределения нагрузки.

Двусторонняя вибрация ахилловых сухожилий при стоянии с симметричной нагрузкой на ноги приводила к отклонению туловища назад и к смещению ОЦД назад. Если вибрация была приложена только к одной ноге, то также наблюдалось смещение ОЦД. Однофакторный дисперсионный анализ (фактор – вибрация с двух сторон, только справа и только слева) показал, что различия в смещении ОЦД, вызванного двусторонней вибрацией и вибрацией только правой или только левой ноги не достоверны ($F(2, 10)=2.13, p>0.16$).

При симметричной нагрузке на ноги смещение ЦД одной ноги при вибрации контралатеральной ноги было больше, чем при вибрации ипсилатеральной ноги. Двухфакторный дисперсионный анализ смещения ЦД одной ноги (первый фактор – правая или левая нога, второй фактор – вибрация ипси или контралатерального ахиллова сухожилия) показал, что различия по второму фактору были достоверны ($F(1, 6)=13.64, p<0.02$), т.е. вибрация вызывает большее смещение ЦД в ноге, к которой не приложена вибрация.

Влияние односторонней вибрации на положение ОЦД зависело от распределения нагрузки на ноги. При вибрации, приложенной к одной ноге, смещение ОЦД при симметричной нагрузке на ноги было больше, чем при стоянии с нагрузкой на одну ногу.

При стоянии с асимметричной нагрузкой смещение ЦД одной ноги при вибрации зависело как от нагрузки на ногу, так и от того, к какой ноге была приложена вибрация. При вибрации нагруженной ноги смещение ее ЦД назад было четко выражено. При этом ЦД контралатеральной ненагруженной ноги следовал за смещением ЦД нагруженной ноги. Если вибрация была приложена к ненагруженной ноге, то смещение ЦД этой ноги было незначительным, но при этом было выражено смещение ЦД контралатеральной нагруженной ноги. В одинаковых условиях приложения нагрузки и вибрации смещение ЦД правой ноги было больше, чем смещение ЦД левой ноги.

2.3. Влияние подвижной опоры под одной ногой на вертикальную позу человека при асимметричной нагрузке на ноги.

В третьей серии экспериментов изучались изменения в поддержании вертикальной позы в условиях, когда ноги были расположены на опорах разной степени подвижности, и при этом произвольно изменялась доля веса тела, приходящаяся на одну ногу. Известно, что в систему внутреннего представления включаются не только информация о работе двигательной системы, но также информация о подвижности, жесткости и других физических свойствах опорной поверхности (Ivanenko et al., 1997, Krizkova et al., 1993) и окружающих предметов (Jeka and Lackner, 1994). Перенос нагрузки на ногу позволяет создавать больший момент силы, по сравнению с моментом, создаваемым ненагруженной ногой. С другой стороны, можно предположить, что уменьшение роли ненагруженной ноги связано со снижением активности механорецепторов стопы этой ноги (Genthon and Rougier, 2010). Положение проекции центра тяжести можно более точно определить на основе афферентации от нагруженной ноги, чем по афферентации от ненагруженной ноги. Поскольку известно, что система поддержания позы для сохранения равновесия использует в первую очередь афферентные сигналы, дающие однозначную информацию о движении тела (Gurfinkel and Levik, 1993), то усиление участия нагруженной ноги в поддержании равновесия может быть связано с ослаблением афферентных сигналов от разгруженной ноги.

Результаты. В третьей серии экспериментов изучались изменения в поддержании

вертикальной позы в условиях, когда ноги были расположены на опорах разной степени подвижности, и при этом произвольно изменялась доля веса тела, приходящаяся на одну ногу. В экспериментах принимали участие 11 практически здоровых обследуемых. Когда обе ноги располагались на неподвижных опорах, и у обследуемого была инструкция равномерно нагрузить ноги, то доля веса, приходящаяся на правую ногу, не отличалась от доли веса, приходящуюся на левую ногу (в среднем по группе $51\pm 1\%$ и $49\pm 1\%$, соответственно, $p > 0.31$, парный Т-тест). Если под одной ногой находилась подвижная опора, то, несмотря на инструкцию о равномерной нагрузке на ноги, доля веса, приходящаяся на ногу, расположенную на неподвижной опоре, была больше, чем доля веса, приходящаяся на ногу, расположенную на подвижной опоре. Если ноги находились на опорах разной подвижности, то после переноса нагрузки на одну ногу доля веса, приходящаяся на эту ногу, изменялась в зависимости от того, подвижная или неподвижная опора была под ногой. Post-hoc тест выявил, что доля веса, перенесенная на нагруженную ногу, была меньше, если нога располагалась на подвижной опоре. Иными словами, если тяжесть переносили на ногу, расположенную на подвижной опоре, то нога, расположенная на неподвижной опоре разгружалась в меньшей степени. Перенос тяжести на ногу, находящуюся на неподвижной опоре, не изменял распределение нагрузки по сравнению со стоянием на неподвижных опорах.

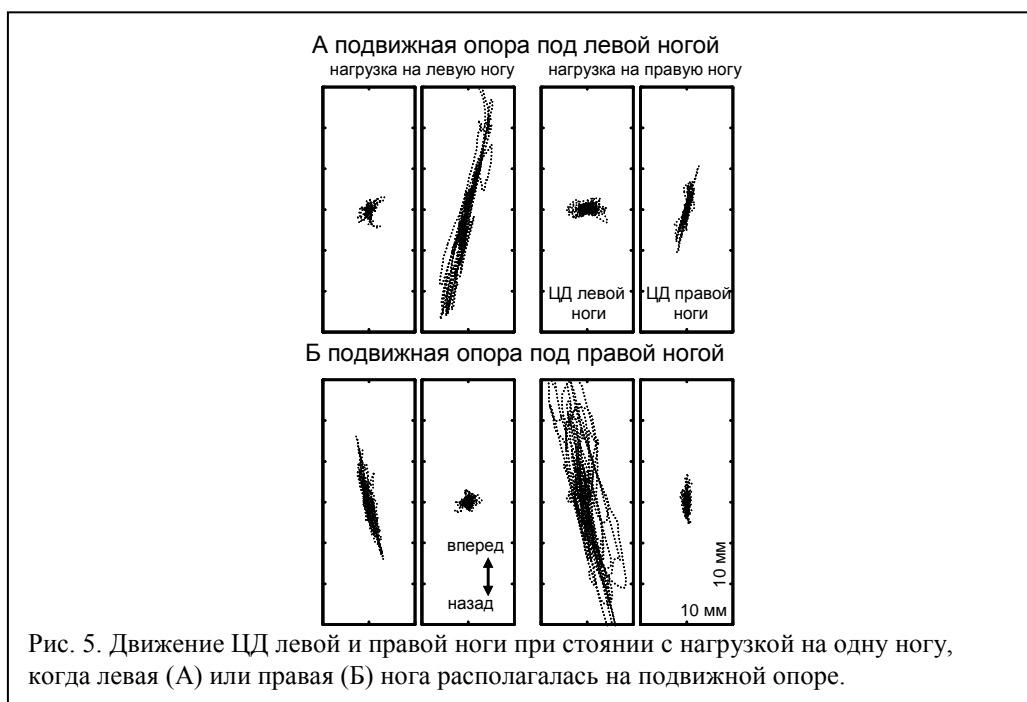
Смещение среднего положения ЦД одной ноги в сагиттальном направлении после переноса нагрузки на одну ногу зависело от устойчивости опоры под ногой. В условиях, когда обе ноги располагались на неподвижных опорах, после переноса тяжести на одну ногу среднее положение ЦД разгруженной ноги смещалось вперед по сравнению со стоянием с симметричной нагрузкой. После переноса тяжести на левую ногу среднее положение ЦД правой ноги смещалось на 10 ± 4 мм, смещение ЦД левой ноги было -3 ± 3 мм. Если тяжесть была перенесена на правую ногу, то среднее положение ЦД левой ноги смещалось вперед на 12 ± 7 мм, положение ЦД правой ноги смещалось назад на -3 ± 2 мм. Двухфакторный дисперсионный анализ (первый фактор – правая или левая нога, второй фактор – нагружена или разгружена нога) показал, что среднее положение ЦД разгруженной ноги сдвигалось вперед сильнее, чем нагруженной ноги ($F(1, 9)=15.70$, $p < 0.003$). При этом различия в смещении среднего положения ЦД правой и левой ноги не были достоверными ($F(1, 9)=0.03$, $p > 0.87$), т.е. эффекты не зависели от того, левая или правая нога была нагружена.

Когда одна нога находилась на подвижной опоре, а другая на неподвижной, перенос тяжести на одну ногу приводил к разному смещению средних положений ЦД ног в зависимости от того, находилась нагруженная нога на подвижной или на неподвижной опоре. Если нога находилась на подвижной опоре, то независимо от нагрузки на ногу среднее положение ее ЦД не изменялось. После переноса тяжести на ногу, находящуюся на неподвижной опоре, среднее положение ЦД как нагруженной, так и ненагруженной ноги не изменялось. При переносе тяжести на ногу, находящуюся на подвижной опоре среднее положение ЦД ноги, расположенной на неподвижной опоре смещалось вперед.

Изменения условий стояния и распределения нагрузки на ноги приводили к изменению движений как ОЦД, так и ЦД одной ноги. Если одна нога располагалась на подвижной опоре, то увеличивалось движение ОЦД. Скорость движения ОЦД в условиях, когда обе ноги располагались на неподвижной опоре, была меньше, чем в условиях, когда одна нога располагалась на подвижной опоре.

Движение ЦД одной ноги зависело не только от подвижности опоры под ногой, но от нагрузки на ногу, расположенную на подвижной опоре. Скорость движения ЦД разгруженной ноги, расположенной на неподвижной опоре, была больше, чем у нагруженной ноги на неподвижной опоре и у ноги с подвижной опорой при нагрузке и без нее (рис.5).

Когда обе ноги были расположены на неподвижных опорах, поддержание вертикальной позы происходило за счет управления ЦД обеих ноги. При переносе тяжести на одну ногу поддержание позы осуществляется в основном за счет управления положением ЦД нагруженной ноги. Вместе с тем ненагруженная нога принимает участие в управлении позой. На это также указывают результаты второй серии, в которой вибрация ахилловых



сухожилий ненагруженной ноги вызвала смещение ЦД нагруженной ноги. Когда ноги находятся на опорах разной степени подвижности, то поддержание равновесия производилось ногой на неподвижной опоре. Такой результат наблюдается как при симметричной нагрузке на ноги, так и при стоянии с нагрузкой на одну ногу. Даже если нога была разгружена, но находилась на неподвижной опоре, движение ее ЦД было больше по сравнению с нагруженной ногой на подвижной опоре. Полученные результаты показывают, что подвижность опоры является фактором, который определяет механизмы работы системы поддержания позы, и этот фактор является более существенным, чем распределение нагрузки на ноги. Таким образом, поддержание вертикальной позы происходит с учетом физических свойств опоры под ногами.

3. Координация позы и движения у стоящего человека

В следующей серии экспериментов исследовали влияние предварительной информации о произвольном движении на позные настройки, зависимость позных настроек от латентного периода произвольного движения и изменение позных настроек при изменении условий поддержания равновесия. Целью экспериментов было выяснить, какие компоненты активности этих мышц отражают действие системы регуляции позы, а какие системы управления движением.

Взаимодействие системы поддержания равновесия и системы произвольного движения изучали при выполнении быстрого подъема руки из положения стоя или сидя. Испытуемых просили по звуковому или световому сигналу (предваряемой за 1-3 сек до этого вербальной командой «внимание») по возможности быстрее начать поднимать доминантную руку с максимальной скоростью до горизонтального уровня.

Регистрировали тангенциальное ускорение перемещения руки в сагиттальной плоскости и с помощью стабиллографа положение и перемещение общего центра масс тела (ОЦМТ) в переднезаднем направлении – сагиттальную стабиллограмму (СГ). В части экспериментов

также регистрировали изменения угла в голеностопном суставе (ГСС) ипсилатеральной ноги с помощью потенциометрического датчика. Кроме того, регистрировали ЭМГ дельтовидной мышцы руки (ДМ), камбаловидной мышцы (КМ), передней большеберцовой мышцы (ПБМ), длинной головки двуглавой мышцы бедра (ДМБ), прямой мышцы бедра (ПМБ) ипсилатеральной ноги и ипсилатеральной крестцово-остистой мышцы (КОМ). Измеряли моменты начала и длительность соответствующих изменений электрической активности мышц, момент достижения максимума ускорения, исходное положение и момент первого максимума отклонения тела назад. Мощность вспышек ЭМГ вычисляли как интеграл от выпрямленной ЭМГ за соответствующий период времени. Для получения возможности группового усреднения ЭМГ, мощности нормировались по отношению к мощности соответствующей мышцы при подъеме испытуемым руки без груза при стоянии в обычных условиях. Регистрация всех аналоговых сигналов осуществлялась на компьютере через АЦП с частотой оцифровывания 2 кГц.

2.1. Влияние предварительной информации о массе груза на упреждающую мышечную активность при быстром подъеме руки у стоящего человека.

Целью первого этапа был анализ предпрограммируемых компонент ЭМГ активности при произвольном движении – каким образом ЦНС регулирует эти компоненты при изменении условий выполнения задачи и на основании какой исходной информации эти компоненты планируются. Для решения поставленной задачи мы выбрали быстрый подъем руки из положения стоя с различными параметрами движения, определяемыми наличием грузов разной массы в руке, и различной степенью предварительной информации об этих грузах.

В экспериментах принимали 7 практически здоровых мужчин в возрасте 22-59 лет. В руке испытуемый держал удобную для захвата пластмассовую коробку с грузом внутри. Масса коробки с грузом составляла 0,5, 1,0 или 1,5 кг. Проводилось три варианта эксперимента с различными условиями: Вариант 1 - Исходно обследуемый держал коробку с грузом на весу в опущенной вдоль тела руке; Вариант 2 - Коробка с грузом при том же положении руки находилась на подставке и испытуемый не знал массу коробки с грузом и не мог воспринимать ее с помощью проприоцепции; Вариант 3 - То же, что вариант 2, но обследуемый получал вербальную информацию о массе коробки с грузом.

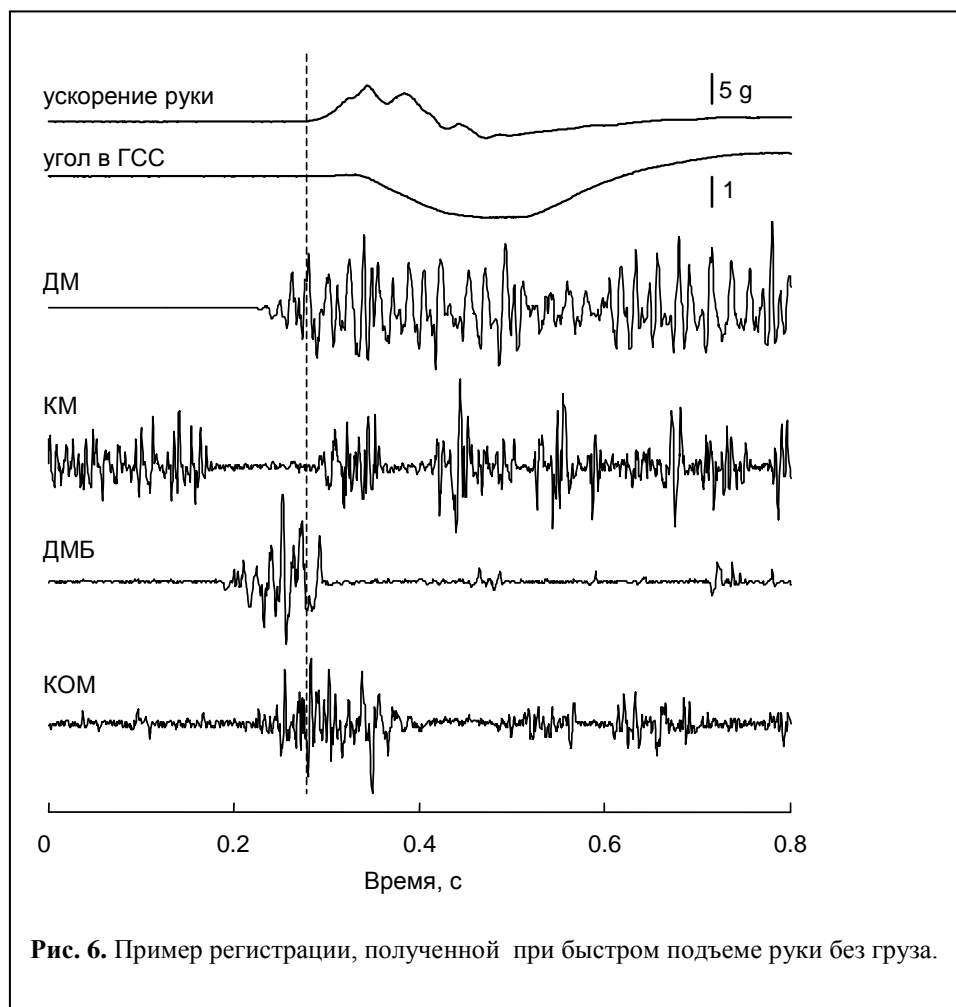
При обработке за нулевой момент времени принимался момент начала движения руки в каждой пробе, определяемый по началу увеличения ускорения руки, и все времена высчитывались относительно этого момента времени.

Рассмотрим изменения электрической активности постуральных мышц, которые начинаются до движения руки и не могут быть вызваны самим процессом реализации движения. Раньше всего происходило вытормаживание ЭМГ КМ (рис. 6). Оно начиналось в среднем примерно за 100 мс до движения руки, его длительность составляла около 140 мс. Оба параметра не зависели ни от варианта проведения эксперимента ни от массы поднимаемого груза. Эти результаты, по-видимому, свидетельствуют о том, что вытормаживание КМ является достаточно жесткой компонентой, которая не зависит от наличия предварительной информации о параметрах выполняемого движения, в нашем случае это масса поднимаемого груза.

Вспышка электрической активности ДМБ начиналась примерно за 70 мс до начала движения руки (Рис.6), ее начало не зависело ни от условий проведения эксперимента, ни от величины поднимаемого груза. Средняя длительность вспышки ЭМГ ДМБ при подъеме груза удерживаемого в руке была больше длительности вспышек при подъеме с подставки. При этом ни для одного из вариантов эксперимента длительность вспышки не зависела от величины поднимаемого груза. При подъеме руки с грузом, удерживаемом на

весу, мощность вспышки линейно нарастала с увеличением груза, но при обоих вариантах подъема груза с подставки мощность вспышки не зависела от величины груза. Таким образом, в отличие от вытормаживания ЭМГ КМ, при планировании величины активности вспышки ДМБ учитывается предварительная информация о массе груза, т.е. параметрах движения. При этом вербальной информации оказывалось недостаточно, и для учета параметров движения было необходимо наличие проприоцептивной информации.

Вспышка электрической активности КОМ начиналась примерно за 20 мс до начала движения руки с грузом и не зависела от условий проведения эксперимента и массы груза. При обоих вариантах подъема груза с подставки длительность не зависела от массы груза. При подъеме груза, удерживаемого на весу, длительность практически линейно нарастала



с увеличением массы груза: от 162 ± 12 мс для массы 0.5 кг до 187 ± 15 мс для массы 1.5 кг. Средняя мощность вспышки ЭМГ КОМ изменялась по-разному в разных вариантах подъема. При подъеме руки с грузом, удерживаемом на весу, мощность вспышки возрастала при увеличении массы поднимаемого груза, и эта зависимость носила практически линейный характер. При обоих вариантах подъема груза с подставки мощность вспышки не зависела от величины груза.

Следовательно, как и в случае ДМБ, программа движения регулировала вспышку ЭМГ КОМ, учитывая предварительную проприоцептивную информацию о параметрах предстоящего движения, и вербальной информации было для этого недостаточно. При этом регулировались как мощность вспышки активности мышцы, так и ее длительность.

Полученные в наших экспериментах результаты показали, что ЦНС в программе выполнения произвольных движений учитывает параметры предстоящего движения.

Причем это происходило на основе проприоцептивной информации. Наличие только вербальной информации о параметрах движения не приводило к изменениям в упреждающих мышечных активностях.

2.2. Зависимость времени начала упреждающих позных компонент от латентного периода подъема руки в вертикальной позе.

Основной целью следующего этапа исследований был анализ зависимости упреждающих позных компонент при подъеме руки у стоящего человека от латентного периода двигательного ответа (ЛП), определяемого по началу активации дельтовидной мышцы. Использовали два варианта эксперимента – при 1 варианте просили начинать поднимать руку как можно раньше. При выполнении 2 варианта обследуемых просили по возможности делать различные задержки в пределах 1 с от момента подачи сигнала к движению, при этом обследуемых просили по возможности полно использовать диапазон задержек.

В эксперименте принимали участие 6 практически здоровых мужчин. Детально анализировали упреждающие изменения ЭМГ активности только двух мышц – ДМБ и КОМ, так как они были хорошо выражены у всех обследуемых при всех ЛП активации ДМ. При коротких ЛП (примерно до 170 мс) время упреждения ДМБ и КОМ нарастало практически линейно, а затем при больших ЛП двигательного ответа оно практически не зависело от него. Обращает на себя внимание также значительное увеличение разброса точек при больших ЛП. Интересный результат был получен при сопоставлении времени задержки начала изменения активностей ДМБ и КОМ относительно сигнала к движению с временем задержки двигательного ответа ДМ. В начальный период (до ЛП примерно 170 мс) время задержки изменения активности этих постуральных мышц не зависело от ЛП активности ДМ. При ЛП свыше 170 мс время задержки активностей ДМБ и КОМ линейно нарастало с увеличением ЛП ДМ. Таким образом, время начала изменений ДМБ и КОМ определялось только величиной ЛП ДМ.

Таким образом, при коротких ЛП двигательного ответа ЦНС не успевает провести в полном объеме позную настройку перед началом движения, на что указывает отклонение тела назад при коротких ЛП.

Полученные результаты свидетельствуют в пользу параллельной модели взаимодействия двух систем. Об этом говорит как привязка времени задержки изменений активности ДМБ и КОМ к сигналу к движению, а не к началу активации ДМ при коротких ЛП двигательного ответа, так и значительный разброс времени упреждения активности постуральных мышц относительно активации ДМ при больших ЛП. Также в пользу этого свидетельствует тот факт, что невозможность проведения позной настройки в полном объеме не приводила к увеличению ЛП двигательного ответа.

2.3. Взаимодействие систем управления вертикальной позой и движением при быстром произвольном подъеме руки.

Для выяснения того, какие компоненты активности постуральных мышц отражают действие системы регуляции позы, а какие системы управления движением, мы создавали экспериментальные условия, в которых при выполнении быстрого подъема руки задача поддержания вертикальной позы облегчалась в различной степени.

В эксперименте принимали участие 6 практически здоровых мужчин. В эксперименте 1 исследовали подъем руки в положении стоя при различных вариантах фиксации тела в пространстве к неподвижному объекту (рис. 7). Проводилось 3 варианта фиксации (варианты 1-3). При варианте 1 фиксация осуществлялась на уровне таза (на уровне S2-S3 позвоночника), варианте 2 – на уровне груди (Th5-Th7) и варианте 3 – на обоих этих уровнях.

В эксперименте 2 обследуемый поднимал руку в положении сидя (рис. 7). Это было сделано для того, чтобы, во-первых, еще более упростить задачу удержания равновесия, во-вторых, чтобы снять саму задачу поддержания вертикальной позы. В положении сидя также выполнялось три варианта эксперимента (варианты 4-6). При варианте 4 обследуемый сидел на табурете с опорой на стопы, при этом оставались свободными верхняя часть тела и голова. Вариант 5 отличался от варианта 4 тем, что дополнительно верхняя часть туловища на уровне груди (Th5-Th7) фиксировалась к неподвижному объекту, подобно тому как это делалось в варианте 2, что снимало задачу стабилизации корпуса. При варианте 6 при тех же условиях, что и в варианте 4, под стопами отсутствовала опора, т.е. отсутствовала проприоцептивная информация о распределении давления на стопы.

Максимальное ускорение руки не зависело от варианта эксперимента. Не происходило и статистически значимых изменений в ЭМГ ДМ, осуществляющей движение, – не менялась ни длительность, ни мощность ее активности во время подъема руки.

При стоянии в нормальных условиях еще до начала движения (за 27 ± 15 мс), определяемого по началу активации ДМ происходило полное вытормаживание или существенное снижение фоновой активности КМ и наблюдались вспышки активности ДМБ и КОМ (за 39 ± 12 мс и 18 ± 11 мс, соответственно). После начала активации ДМ с разными временами задержки наблюдались вспышки активности на ПМБ (через 40 ± 31 мс), КМ (49 ± 27 мс), ТА (32 ± 51 мс) и вторые вспышки активности на ДМБ (304 ± 57 мс) и КОМ (268 ± 20 мс).

При использовании любого из типов фиксации при стоянии ЭМГ картина принципиально не менялась (рис. 7, А). Можно отметить только практически полное исчезновение почти у всех обследуемых упреждающего вытормаживания активности КМ. Количественные же изменения в КОМ и ДМБ происходили при любой из этих фиксаций, они имели у всех испытуемых сходный характер.

Анализ времени начала вспышек ДМБ показал, что фиксация приводила к достоверному уменьшению времени упреждения при вариантах 1 и 3, включающих фиксацию на уровне таза, по сравнению с обычным стоянием. Длительность вспышки при этом оставалась практически неизменной. Снижение мощности вспышки было только при сравнении варианта 3 с обычным стоянием. Анализ времени начала вспышек КОМ показал, что и для этой мышцы фиксация приводила к тому, что вспышка появлялась практически одновременно с началом активации ДМ (т.е. значительно позже, чем при обычном стоянии) при вариантах 2 и 3, включающих фиксацию на уровне груди, по сравнению с обычным стоянием. Длительность вспышки КОМ и ее мощность при этом менялись незначительно. Качественный анализ поздних, возникающих уже после начала движения, изменений активности зарегистрированных постуральных мышц показал, что, если удавалось выделить эти компоненты при обычном стоянии, они сохранялись и при различных вариантах фиксации тела при стоянии (рис. 7, А).

Эксперименты в положении сидя (варианты 4-6) выполнялись, чтобы снять задачу поддержания вертикальной позы. На рис. 7, Б представлены типичные примеры регистраций, полученных при различных вариантах эксперимента в положении сидя. При выполнении движения в положении сидя при всех трех вариантах эксперимента максимальное ускорение руки не зависело от варианта и не отличалось от ускорения при обычном стоянии. Такой же результат дало и сравнение длительностей вспышки ДМ.

Несмотря на то, что в положении сидя картина электрической активности постуральных мышц в основном сохранилась, произошли существенные количественные изменения. Упреждающее вытормаживание в КМ в положении сидя у всех обследуемых естественно отсутствовало, так как отсутствовала фоновая активность этой мышцы.

Первые вспышки активностей ДМБ и КОМ при всех вариантах эксперимента сидя сохранялись у всех обследуемых. При всех вариантах эксперимента в положении сидя первые вспышки ДМБ и КОМ начинались примерно в одно и тоже время. Эти вспышки появлялись значительно позже, чем при обычном стоянии и переставали быть упреждающими. По сравнению с обычным стоянием длительность вспышки активности ДМБ не зависела от варианта эксперимента и была короче по сравнению с длительностью при обычном стоянии. Ее мощность также не зависела от варианта эксперимента и резко падала по сравнению с обычным стоянием. Длительность вспышки активности КОМ не зависела от варианта эксперимента и примерно соответствовала длительности при обычном стоянии. Ее мощность при варианте 4 была примерно равна мощности при обычном стоянии, а при вариантах 5 и 6 снижалась, хотя и не достоверно. При всех вариантах большинство компонент, возникающих после начала движения, сохранялось (рис. 7,Б).

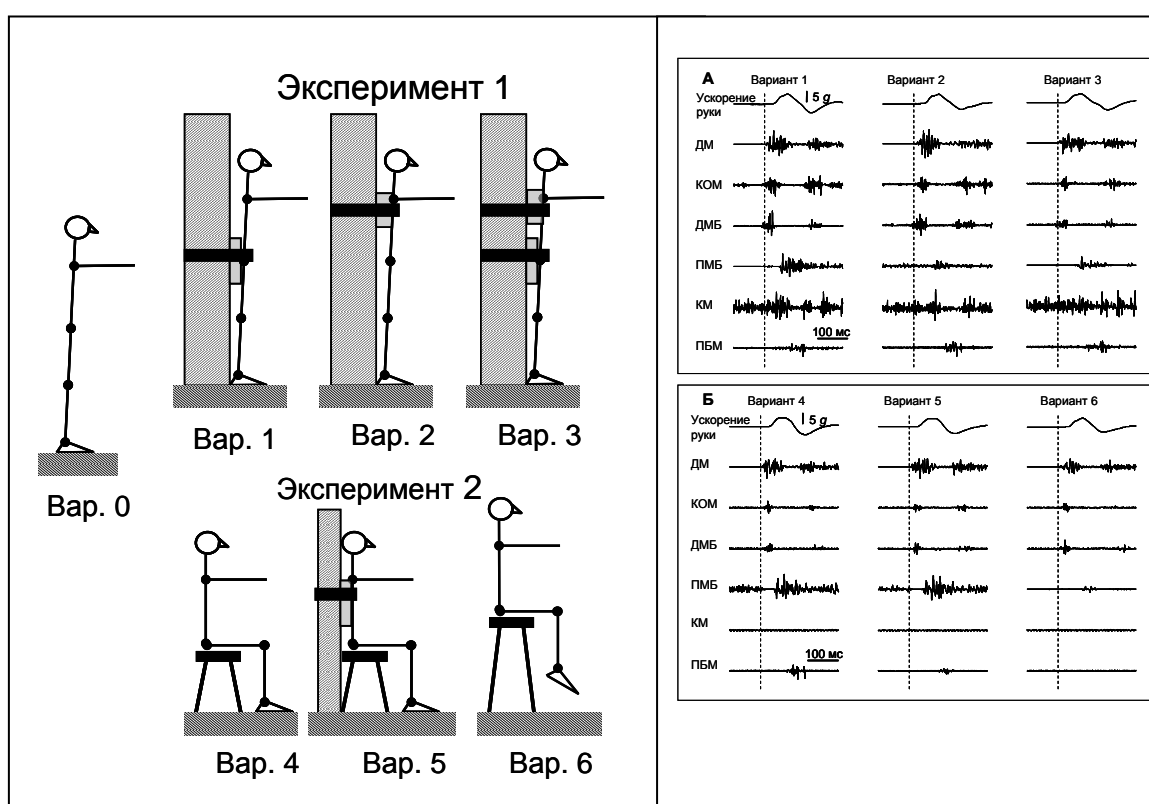


Рис. 7. Схема эксперимента и фрагмент регистрации, полученной во время подъема руки в разных вариантах эксперимента. Вертикальная пунктирная линия соответствует моменту начала активности ДМ. Направление изменения ускорения: вверх – вперед.

По-видимому, изменение активности постуральных мышц частично связано с работой системы управления произвольным движением потому, что упрощение или даже снятие задачи стабилизации и сохранения вертикальной позы не приводило к исчезновению выраженных, связанных по времени с движениями руки физических изменений активности постуральных мышц, обслуживающих голеностопные, коленные и тазобедренные суставы. Большая часть этих изменений сохранялась у большинства обследуемых практически при любых вариантах эксперимента. С этой точки зрения становятся более понятными результаты экспериментов в невесомости (Clement et al.,

1984), показавшие, что в течение довольно продолжительного времени часть этих компонент сохраняется и в отсутствие гравитации при резко изменившихся уровнях фоновой активности постуральных мышц. Система управления произвольным движением, на основании информации об исходной позе, а, возможно и информации от системы регуляции позы о предстоящих изменениях в активности постуральных мышц, планирует активность не только мышц, выполняющих движение, но и необходимые изменения в активностях постуральных мышцах с целью успешного выполнения движения и минимизации позных возмущений. Реализация же двух этих программ протекает параллельно и независимо.

3. Кортиковые влияния во время упреждающего изменения мышечной активности при бимануальной разгрузке.

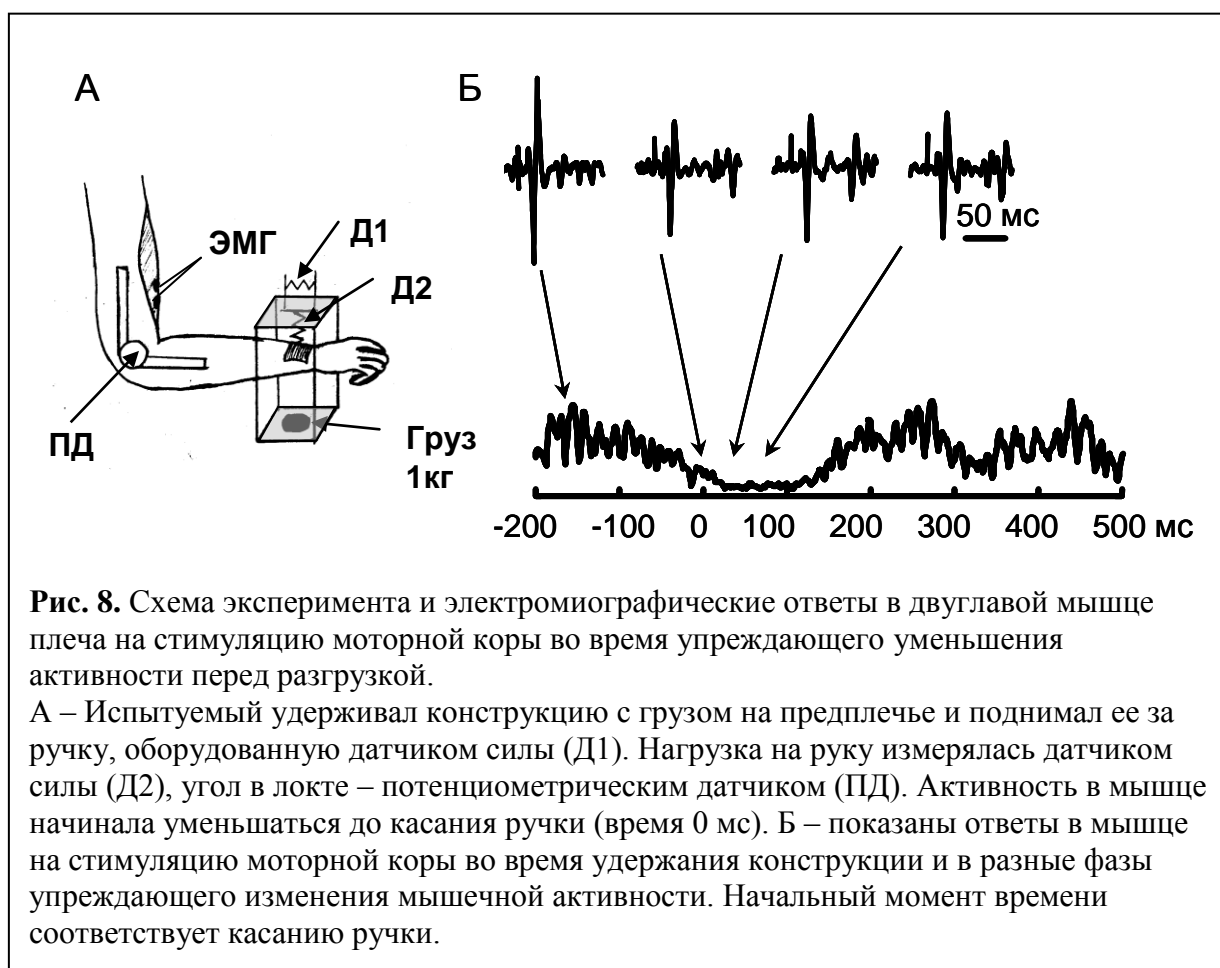
Исследование механизмов супраспинального влияния на мышцы при поддержании вертикальной позы осложнено тем, что регуляция равновесия многозвенного тела происходит с участием большого количества мышц. Для упрощения исследования механизмов позного контроля разработаны экспериментальные модели позных задач, которые осуществляются с участием меньшего количества мышц, и на основании ограниченного количества афферентных сигналов. В следующей серии экспериментов корковые влияния изучали во время упреждающего изменения активности сгибателей локтя при произвольной разгрузке предплечья. Предполагалось, что поскольку моторная кора управляет каждой мышцей независимо, то корковые влияния будут сильнее выражены в настройках, происходящих локально в небольшом количестве мышц. Кроме того, можно предположить, что корковые влияния во время упреждающего изменения мышечной активности будут сильнее выражены при выполнении нового необычного движения, по сравнению с выполнением привычного движения из повседневной жизни. Примером привычного движения была выбрана бимануальная разгрузка, в которой груз, удерживаемый одной рукой, испытуемый поднимал другой рукой. При этом рука, с которой снимают груз, остается неподвижной из-за того, что перед снижением нагрузки на руку наблюдается упреждающее уменьшение активности мышц, удерживающих руку (Hugon et al., 1982). Если разгрузка руки происходит внезапно, то упреждающего изменения активности нет, и наблюдается произвольное движение руки вверх. Движение руки происходит даже в случае, если сам испытуемый вызывает разгрузку не непосредственно, а размыкая цепь электромагнита, которым груз крепится к нагруженной руке. Только после повторения такой разгрузки несколько десятков раз, испытуемый обучается производить упреждающее изменение мышечной активности, которое соответствует времени и амплитуде разгрузки и в результате которого не наблюдается заметного движения разгружаемой руки (Massion et al., 1999). В следующей серии экспериментов сравнивали корковые влияния на мышцу во время привычного упреждающего изменения активности при движении из повседневной жизни и во время выученного упреждающего изменения активности при необычной разгрузке, сформированного в процессе двигательного обучения в течение эксперимента.

На рис. 8,А представлен схема экспериментальной установки. Испытуемый сидел в кресле с закрытыми глазами и должен был удерживать на весу в горизонтальном положении предплечье с грузом весом 1 кг, подвешенным на запястье. В серии экспериментов с привычной разгрузкой груз по звуковому стимулу убирал сам испытуемый (8 испытуемых). В серии с необычной разгрузкой подвешенный груз был присоединен к руке с помощью электромагнита, и разгрузка происходила из-за отсоединения груза при размыкании цепи электромагнита во время подъема испытуемым другой рукой груза 1кг. Формирование упреждающего торможения при необычной разгрузке происходило постепенно в течение выполнения 60 проб, разделенных на три экспериментальные серии по 20 проб каждая.

В этих экспериментах принимали участие 10 испытуемых. В эксперименте производили ТМС моторной коры и регистрировали ВМО в двуглавой мышце плеча нагруженной руки. Во время привычной разгрузки сигнал от захвата груза испытуемым использовали для запуска магнитного стимулятора с различными задержками (0, 20, 40 мс). При необычной разгрузке стимуляцию производили в момент размыкания цепи электромагнита. ТМС наносили в первых 5 пробах первой серии и последних 10 пробах третьей серии.

Величину ВМО измеряли как разницу между максимальным и минимальным значением ЭМГ в диапазоне 20-100 мс после артефакта от нанесения стимула. Уровень фоновой активности мышцы определяли как среднее значение выпрямленной ЭМГ в интервале -900-400 мс до начала разгрузки (ФОН1). Активность мышцы во время упреждающего торможения вычисляли на интервале -20-5 мс до нанесения ТМС (ФОН 2).

Во время привычной разгрузки уменьшение активности двуглавой мышцы плеча



разгружаемой руки начиналось за 20-50 мс до касания груза разгружающей рукой, в то время как уменьшение нагрузки на руку происходило через 20-50 мс после него. Таким образом, при активной разгрузке наблюдалось уменьшение активности в мышце до начала реальной разгрузки руки.

ВМО возникал в двуглавой мышце плеча с латентным периодом 16-18 мс (рис. 8,Б). Для оценки корковых влияний на двуглавую мышцу плеча во время удержания груза было проведено сравнение изменений ВМО на ТМС и изменений фоновой активности во время стационарного удержания руки с грузом и без него. ВМО при удержании руки без груза был в два раза меньше ($50 \pm 13\%$), чем в мышце нагруженной руки, при этом фоновая активность в мышцах ненагруженной руки также была меньше в два раза ($51 \pm 15\%$). Таким образом, величина ВМО на ТМС в стационарных условиях изменялась в той же степени, что и уровень фоновой мышечной активности.

Во время привычной разгрузки при касании ручки ВМО уменьшался до $57\pm 27\%$ по сравнению с ответом при стационарном удерживании груза. ВМО при приложении стимулов через 20 мс и 40 мс после момента захвата ручки уменьшался до $50\pm 32\%$ и до $63\pm 33\%$, соответственно. Уровень фоновой активности в эти моменты составлял $64\pm 34\%$, $55\pm 31\%$, $55\pm 33\%$ от уровня фоновой активности при стационарно нагруженной руке. Таким образом, при естественной разгрузке в разные моменты упреждающего уменьшения мышечной активности ВМО изменялся параллельно изменению фоновой активности. Отношение величины ВМО к фоновой активности в разные моменты упреждающего торможения не различалось.

При обучении упреждающему уменьшению мышечной активности во время необычной разгрузки в начале обучения амплитуда локтевого сгибания правой руки составляла в среднем для всех испытуемых 7.1 ± 1.0 град в первой серии и достоверно уменьшалась во второй и третьей сериях до 6.6 ± 1.1 град и 4.9 ± 0.6 град, соответственно. Постепенное уменьшение амплитуды сгибания в процессе обучения сопровождалось изменением упреждающей мышечной активности в двуглавой мышце плеча. В первой пробе первой серии ФОН2 существенно не отличался от ФОН1, однако уже в течение первой серии он уменьшался и в среднем по всей серии составлял $76\pm 25\%$ от ФОН1. При выполнении последующих проб ФОН2 достоверно уменьшался до 72 ± 25 и $55\pm 19\%$ во второй и третьей сериях, соответственно. Сравнение торможения мышечной активности при обычной и необычной разгрузках показало, что в третьей серии обучения его глубина примерно соответствовала торможению, наблюдаемому при естественной разгрузке. При этом начало торможения мышечной активности не было хорошо синхронизировано с моментом разгрузки и имело большую длительность.

Уже в самом начале обучения – в первой пробе с разгрузкой – ВМО уменьшался до 73% от ВМО при стационарной нагрузке, тогда как уровень фоновой ЭМГ существенно не изменялся. В первой серии обучения усредненный ВМО составлял $69\pm 30\%$, а в третьей – $57\pm 30\%$ от ВМО при стационарной нагрузке. ВМО в первой и третьей сериях был достоверно меньше, чем при стационарной нагрузке, но разница ВМО на ТМС между этими сериями не была значимой. При этом упреждающее торможение в двуглавой мышце плеча в процессе обучения становилось все более и более выраженным. Из-за этого в среднем по всем испытуемым нормированная величина ВМО/ФОН2 в третьей серии была достоверно больше, чем в первой серии, и существенно превышала ВМО на ТМС в контроле.

Полученные результаты показали, что при привычной бимануальной разгрузке корковые влияния уменьшались параллельно уменьшению мышечной активности. Во время формирования упреждающего уменьшения мышечной активности при необычной разгрузке корковые влияния не уменьшались, несмотря на то, что вытормаживание мышечной активности становилось все более выраженным. Таким образом, величина ВМО по отношению к мышечной активности возрастала, что может указывать на то, что корковые влияния связаны не только с уровнем мышечной активности, но и вовлечены в координацию торможения позной активности одной руки и движения другой руки.

6. Особенности настройки упреждающей активности в руке при ловле падающего груза.

Согласно представлениям Н.А.Бернштейна при управлении активностью мышц во время выполнения движения учитываются физические особенности взаимодействия двигательной активности с внешней средой. Одним из проявлений таких особенностей работы системы управления движениями являются упреждающие изменения мышечной активности, которые предшествуют движению и которые направлены на компенсацию предполагаемых возмущений позы.

6.1. Зависимость упреждающих изменений активности мышц руки и силы сжатия от

высоты падения при ловле падающего груза.

В первой серии настоящего исследования предполагалось изучить упреждающую активность в мышцах пальцев, удерживающих чашку, при падении в нее груза с разной высоты. Ожидалось, что изменение времени движения падающего груза позволит разделить активность в мышцах пальцев связанную с началом движения и активность, связанную с подготовкой к удару падающего груза.

Материалы и методы. В экспериментах принимали участие 9 здоровых обследуемых в возрасте 23-58 лет. Все они дали информированное согласие на участие в экспериментах.

Во время эксперимента обследуемый сидел в кресле. Его правое предплечье располагалось горизонтально на удобной подставке, плечо располагалось вертикально, а угол в локтевом суставе составлял примерно 90 градусов. Большим и указательным пальцами правой руки он удерживал жесткую металлическую скобу, соединенную гибким тросиком с коромыслом длиной 60 см, которое могло свободно вращаться вокруг оси, расположенной в центре (рис.9,А). В скобу были встроены тензометрические датчики, позволяющие измерять силу сжатия и вертикальную нагрузку. На коромысле была установлена чашка, над ней в электромагните удерживался груз цилиндрической формы (диаметр – 1.8 см, высота – 5 см, масса 120 г), который после размыкания цепи электромагнита падал в чашку. В разных пробах высота крепления электромагнита составляла 30, 50 и 70 см, что приводило к изменению времени падения груза и силы удара в конце падения. Задача обследуемого состояла в том, чтобы удержать скобу между пальцами после удара падающего груза. Проводили три варианта эксперимента: в первом варианте (Вариант 1) обследуемый смотрел на груз, удерживаемый электромагнитом, а цепь электромагнита размыкал экспериментатор. В этом варианте обследуемый видел

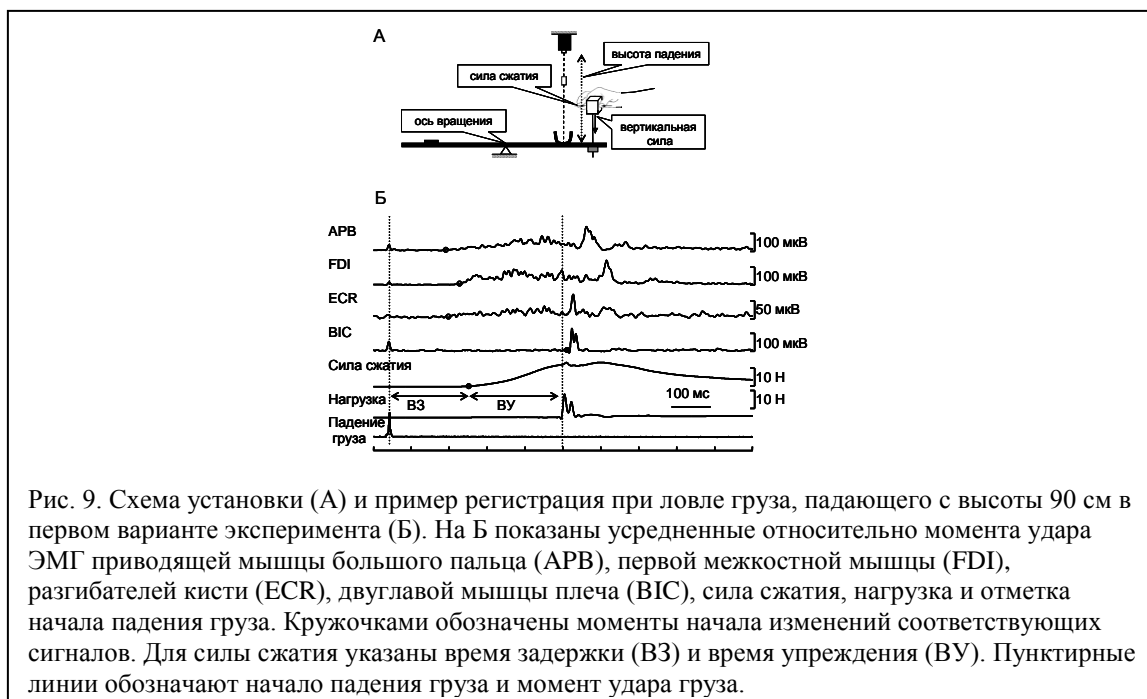


Рис. 9. Схема установки (А) и пример регистрация при ловле груза, падающего с высоты 90 см в первом варианте эксперимента (Б). На Б показаны усредненные относительно момента удара ЭМГ приводящей мышцы большого пальца (АРВ), первой межкостной мышцы (FDI), разгибателей кисти (ECR), двуглавой мышцы плеча (BIC), сила сжатия, нагрузка и отметка начала падения груза. Кружочками обозначены моменты начала изменений соответствующих сигналов. Для силы сжатия указаны время задержки (ВЗ) и время упреждения (ВУ). Пунктирные линии обозначают начало падения груза и момент удара груза.

начало падения груза и его движение. Во втором варианте эксперимента (Вариант 2) обследуемый сидел с закрытыми глазами и сам размыкал цепь электромагнита. В этом случае обследуемый не видел движение груза, но из предварительных проб мог оценить время падения и силу удара. В третьем варианте эксперимента (Вариант 3) обследуемый сидел с закрытыми глазами, а цепь электромагнита размыкал экспериментатор. Таким образом, обследуемый не знал момент начала падения груза и реагировал только на удар. Во всех вариантах эксперимента проводили несколько тренировочных проб. Последовательность выполнения вариантов менялась у разных обследуемых в случайном

порядке. В каждом варианте регистрировали 10-15 проб.

Регистрировали силу сжатия, момент размыкания электромагнита и момент удара. С помощью поверхностных электродов регистрировали электромиографическую активность (ЭМГ) приводящей мышцы большого пальца (adductor pollicis bravius – APB), первой межкостной мышцы (first digit interosseus – FDI), разгибателей кисти (extensor carpi radialis – ECR), двуглавой мышцы плеча (biceps brachii – BIC). ЭМГ зарегистрированных мышц выпрямляли и усредняли по всем пробам каждого варианта эксперимента для каждого обследуемого, принимая за начало отсчета момент удара. Силу сжатия также усредняли относительно момента удара. На усредненных сигналах измеряли время упреждения (ВУ) – интервал между началом увеличения сигнала и моментом удара. Временную задержку начала изменений (ВЗ) вычисляли как разницу между длительностью падения груза и временем упреждения (Рис.9,Б). Исходные величины ЭМГ и силы измеряли за 1 с до начала пробы на интервале 500 мс. ЭМГ до удара измеряли как интеграл выпрямленной ЭМГ от момента начала изменений до момента удара. Суммарную мышечную активность в пробе измеряли как интеграл ЭМГ на интервале от начала изменений до 2 с после удара, когда устанавливался стационарный уровень. Также измеряли силу сжатия в момент удара, максимальную силу после удара и стационарный уровень силы через 2 с после удара.

Результаты.

В первом варианте эксперимента обследуемый видел начало падения груза. Увеличение силы сжатия начиналось до удара, через 130-150 мс после начала падения груза (рис. 9,Б), но перед ударом груза. Начало увеличения силы сжатия могло быть как результатом реакции на начало падения груза, так как результатом подготовки к примерному моменту удара груза. Если бы увеличение силы сжатия было связано только с началом движения груза, то ВЗ увеличения силы сжатия не зависело бы от высоты падения груза. Однако, дисперсионный анализ показал, что ВЗ увеличивалось при увеличении высоты падения груза (ANOVA, $F(2, 16)=11.84$, $p<0.001$). Post-hoc тест показал, что ВЗ не различалось при падении с высоты 30 и 50 см, но достоверно увеличивалось в пробах с падением груза с высоты 70 см по сравнению с пробами с высотой падения груза 50 см (post-hoc Тьюки тест $p<0.05$). Таким образом, ВЗ увеличения силы сжатия при падении груза с большой высоты было привязано не только к началу падения груза. Анализ изменения силы сжатия до удара показал, что ВУ возрастало с увеличением высоты падения груза ($F(2, 16)=236.39$, $p<0.0001$). Вместе с тем прирост ВУ замедлялся с увеличением высоты. Поэтому был проведен дополнительный эксперимент, в котором высота падения груза была 50, 70, 90 и 105 см. ВЗ увеличения силы сжатия при падении груза с высоты 50 и 70 см не отличалось ($p>0.10$, парный t-тест). При падении с высоты 70, 90 и 105 см ВЗ достоверно возрастало с увеличением высоты падения ($F(2, 10)=18.48$, $p<0.0005$). ВУ увеличения силы сжатия увеличивалось при падении груза с высоты 70 см по сравнению с высотой падения 50 см ($p<0.002$, парный t-тест), но достоверно не изменялось на высотах 70, 90 и 105 см ($F(2, 10)=1.17$, $p=0.35$). Таким образом, можно сделать вывод, что при малых высотах падения груза ВУ увеличения силы сжатия определялось в основном моментом начала движения груза, а при больших – увеличение силы сжатия было привязано к моменту удара груза.

Во втором варианте эксперимента обследуемый знал время начала падения груза, потому что сам размыкал цепь электромагнита. В этом варианте обследуемый всегда удерживал чашку после удара. ВЗ увеличения силы сжатия возрастало с увеличением высоты падения груза ($F(2, 16)=15.72$, $p<0.0002$), но ВУ увеличения силы сжатия не зависело от высоты падения груза ($F(2, 16)=0.52$, $p=0.60$). Таким образом, увеличение силы сжатия было привязано к моменту удара.

Сравнение ВУ увеличения силы сжатия при высоте падения груза 70 см в вариантах 1 и 2 основного эксперимента показало, что различие ВУ в вариантах были недостоверными ($p>$

0.083). Вероятно, что при падении груза с высоты 70 см в вариантах 1 и 2 м увеличение силы сжатия было привязано к ожидаемому моменту удара.

В третьем варианте эксперимента обследуемый не видел ни начало падения груза, ни его движения. Время начала увеличения силы сжатия увеличивалось после удара груза, как реакция на этот удар. При этом время реакции не зависело от высоты падения.

Результаты проведенного исследования показали, что при ловле падающего груза в условиях наличия информации о падении груза сила сжатия и активность мышц увеличивалась перед прогнозируемым моментом удара падающего груза. Программирование упреждающих компонент мышечной активности осуществляется заранее на основе предварительной информации о кинематических и динамических параметрах выполняемого движения и на основе результатов выполнения тренировочных проб.

6.2. Влияние предварительной информации о массе на упреждающую мышечную активность при ловле падающего груза.

Во второй серии исследовали зависимость упреждающих изменений в зависимости от наличия предварительной информации о массе падающего груза.

Материалы и методы. В обследованиях принимали участие 10 человек – 6 мужчин и 4 женщины (средний возраст 33 ± 12 лет). Все они не имели истории неврологических заболеваний и дали информированное согласие на участие в эксперименте.

Во время эксперимента обследуемый должен был смотреть на электромагнит с грузом, и его задача состояла в том, чтобы удержать конструкцию между пальцев при падении груза. Использовали два груза, имеющие одинаковые размеры и не отличающиеся внешне, - масса первого составляла 100 г («тяжелый») и второго 40 г («легкий»). Исходно обследуемых просили сжимать скобу с небольшим усилием. Эксперимент состоял из 2 блоков по 3 серии в каждом. В начале каждого блока проводилось 2 контрольные серии по 20 проб, в каждой из которых падал груз одной и той же известной массы. Основная серия в каждом из блоков состояла из 30 проб, масса падающего груза в этих пробах менялась в случайной последовательности. В одном из блоков во время выполнения этой серии обследуемого предварительно вербально информировали о том, какой из грузов – легкий или тяжелый – будет падать в следующей пробе, в другом блоке такая информация отсутствовала..

Результаты.

Падение груза в чашку вызывало вертикальное ударное воздействие, максимальная сила которого достигалась примерно через 3 мс после касания груза чашки и составляла 7.47 ± 0.04 Н для легкого и 10.46 ± 0.21 Н для тяжелого груза.

В нормальных пробах увеличение силы начиналось за 196 ± 6 мс до момента удара, и ее максимум достигался через 54 ± 7 мс после удара. Время достижения максимума силы сжатия не зависело ни от массы груза ($F(1,9)=2.99$, $p>0.11$), ни от наличия или отсутствия предварительной информации о его массе ($F(2,18)=2.58$, $p>0.10$).

Дисперсионный анализ показал, что максимальная сила сжатия зависела от массы груза ($F(1,9)=41.50$, $p<0.0002$). В контрольных сериях максимальная сила сжатия при падении тяжелого груза (12.50 ± 4.76 Н) была больше, чем при падении легкого груза (5.93 ± 3.12 Н). В сериях с чередованием грузов максимальная сила сжатия зависела от наличия предварительной информации о массе груза ($F(2,18)=26.47$, $p<0.0001$). При использовании вербальной информации, как и в контрольных сериях сила сжатия при падении тяжелого груза (12.11 ± 4.76 Н) была достоверно больше ($p<0.0002$), чем при падении легкого груза (7.73 ± 2.25 Н). При этом максимальная сила сжатия достоверно не отличалась от результатов, полученных в контрольных сериях при падении груза соответствующей

массы. При отсутствии предварительной информации максимальная сила сжатия при падении тяжелого (10.60 ± 3.29 Н) и легкого грузов (10.55 ± 3.27 Н) не различалась ($p > 0.99$). В условиях такого эксперимента эта сила была значительно выше силы при падении легкого груза в контрольных сериях ($p < 0.0002$) и хотя была несколько ниже, чем при падении тяжелого груза в контрольных сериях, однако это различие было недостоверным ($p > 0.07$).

В наших исследованиях сила сжатия начинала увеличиваться примерно за 200 мс до удара груза об чашку. Это время не зависело ни от массы падающего груза, ни от условий проведения эксперимента. Максимальная величина силы сжатия определялась массой груза, и в контрольных сериях для ее настройки было достаточно проведения всего нескольких тренировочных проб, после чего максимальная сила сжатия при падении груза одной массы оставалась неизменной.

При наличии вербальной информации о массе падающего груза (тяжелый или легкий) развиваемая максимальная сила сжатия была такой же, как и в контрольных сериях при падении груза соответствующей массы. Таким образом, на основе предварительной вербальной информации устанавливалась сила сжатия, соответствующая ожидаемому удару. Результаты анализа ЭМГ полностью соответствовали результатам анализа силы сжатия. В контрольных сериях мощности всплеск обеих мышц при падении тяжелого груза были больше, чем при падении легкого груза. Подобное отличие наблюдалось и при использовании вербальной информации. При этом величина активности мышц была примерно равна активности этих мышц в контрольных сериях при падении груза соответствующей массы. При отсутствии предварительной информации о грузе мощности всплеск ЭМГ при падении тяжелого и легкого грузов не различались.

В отсутствие информации о массе падающего груза настройка силы сжатия происходила в ожидании более сильного воздействия, поэтому максимальная сила сжатия соответствовала силе, полученной в контрольной серии при падении тяжелого груза.

6.3. Зависимость упреждающего изменения силы сжатия при ловле падающего груза от результата предыдущей пробы.

В третьей серии проверялось предположение, что в отсутствие какой-либо информации о массе падающего груза, при планировании упреждающего увеличения силы используется опыт предыдущих проб.

Материалы и методы. Эксперимент состоял из двух серий по 80 проб, в которых масса падающего груза менялась в случайной последовательности, причем изменение массы груза происходило в 46 пробах (в 23 – от легкого к тяжелому и в 23 – от тяжелого к легкому). В 33 пробах масса груза была такой же, как и в предшествующей пробе.

В обследованиях принимали участие 8 человек – 5 мужчин и 3 женщины. Для каждого обследуемого вычисляли средние значения упреждающей силы сжатия: 1) при ловле груза одной массы, независимо от того какой была масса груза в предыдущей пробе; 2) при ловле груза любой массы в зависимости от того, какой была масса груза в предыдущей пробе; 3) отдельно при ловле легкого и тяжелого груза в зависимости от того, какой была масса груза в предыдущей пробе.

Результаты.

Падение груза в чашку вызывало вертикальное ударное воздействие, максимальная сила которого достигалась примерно через 4-5 мс после касания грузом дна чашки и составляла 7.39 ± 0.14 Н для легкого и 13.80 ± 0.14 Н для тяжелого груза.

Сила сжатия в момент удара, усредненная по всем пробам с падением груза одной массы, составляла для легкого груза 8.23 ± 2.61 Н и для тяжелого - 8.15 ± 2.89 Н, т.е. для проб с падением грузов разной массы не отличалась ($p > 0.65$, парный t-тест). У всех обследуемых

сила сжатия в момент касания грузом дна чашки зависела от того, какой груз падал в предыдущей пробе. В пробах, следующих за пробой с падением легкого груза, средняя сила сжатия составляла 7.52 ± 2.57 Н и была достоверно меньше ($p < 0.001$, парный t-тест) средней силы сжатия в пробах, следующих после пробы с падением тяжелого груза (8.63 ± 2.69 Н). Сила сжатия в пробах, следующих за пробой с падением легкого груза, была меньше, чем в пробах, следующих за падением тяжелого груза, независимо от того, какой груз легкий или тяжелый падал в анализируемой пробе ($F(1,7) = 0.013$, $p > 0.91$).

Таким образом, результаты проведенных экспериментов показали, что упреждающее увеличение силы сжатия планировалось с учетом силы сжатия, развиваемой в предыдущей пробе.

При ловле падающего груза с больших высот увеличение силы сжатия было связано с прогнозируемым моментом удара. Подготовка к удару при падении в чашку грузов разной массы достигается соответствующим увеличением уровня мышечной активности без изменения временных параметров. Вербальной информации о массе падающего груза было достаточно для правильной настройки силы сжатия. При падении неизвестного груза сила сжатия и мышечная активность планируются в ожидании падения тяжелого груза с учетом результата предыдущей пробы.

7. Об участии первичной моторной коры в программировании двигательной активности при ловле груза.

В данной серии путем сопоставления изменения активности мышц кисти и вызванного ТМС ответа в этих мышцах предполагалось прояснить роль первичной моторной коры в организации упреждающих изменений мышечной активности при ловле падающего груза.

Материал и методы. В обследованиях принимали участие 6 человек (5 мужчин и 1 женщина). Все они не имели истории неврологических заболеваний и дали информированное согласие на участие в эксперименте.

Во время эксперимента обследуемый сидел в кресле. Он должен был смотреть на электромагнит с грузом, и его задача состояла в том, чтобы удержать скобу между пальцев при падении груза в чашку. Перед началом обследования проводилось несколько тренировочных проб, чтобы избежать влияния процесса обучения.

Каждая серия обследований состояла из 30 проб. Во время выполнения каждой пробы производили ТМС с помощью стимулятора Schwarzer (одиночный прямоугольный импульс длительностью 200 мкс), чтобы стимуляция вызывала выраженный ответ в приводящей мышце большого пальца и первой дорсальной межкостной мышце при удержании скобы без падения груза. Во время эксперимента ТМС запускалась с временной задержкой от момента размыкания магнита, удерживающего груз. Задержку подбирали, так, чтобы в половине проб стимуляция происходила либо в момент начала падения груза (у 4 обследуемых), либо минимум за 50 мс до начала увеличения силы сжатия (у 2 обследуемых). В другой половине проб задержку старались подбирать так, чтобы стимуляция моторной коры происходила в момент увеличения силы сжатия или незадолго до начала ее увеличения.

Регистрировали силу сжатия, момент размыкания электромагнита и момент ТМС, а также ЭМГ приводящей мышцы большого пальца (adductor pollicis brevis – AdPB), первой дорсальной межкостной мышцы (first dorsal interosseous - FDI), разгибателя (extensor carpi radialis – ECR) и сгибателя кисти (flexor carpi radialis – FCR). Регистрация осуществлялась с помощью аппаратуры BIOPACK с частотой оцифровывания 1000 Гц.

Для каждой пробы определяли момент начала увеличения силы сжатия, который принимали за начало отсчета при построении графиков и измерялся момент стимуляции моторной коры относительно этого начала. Величину ответа каждой мышцы на ТМС

измеряли как разницу между максимальным и минимальным значением ЭМГ активности на интервале 15-40 мс после момента стимуляции. Поскольку величина ЭМГ ответа на ТМС зависит от фоновой активности, для сравнения результатов, полученных в отдельных пробах, также оценивалась разница между максимальным и минимальным значением этой активности на интервале 3-15 мс после стимула. Статистический анализ производили с помощью критерия Стьюдента.

Результаты. Основной задачей данной работы было протестировать корковые влияния на активность мышц до и в начале увеличения силы сжатия при ловле падающего груза. Поскольку момент начала увеличения силы не жестко привязан к началу падения груза количество успешных проб, когда ТМС производилась в интересующее нас время у разных обследуемых было различным. В тех пробах, в которых стимуляция производилась незадолго до начала увеличения силы сжатия, когда еще отсутствовали видимые изменения в мышечной активности, в мышцах AdPB и FDI наблюдались выраженные ответы на ТМС (интервал T1). В пробах, в которых стимуляция моторной коры производилась после появления активности в мышцах, но до начала увеличения силы, ответы на ТМС в мышцах AdPB и FDI резко возрастали (интервал T2).

На рис.10 показана зависимость амплитуд текущей активности и ответов на ТМС в мышцах AdPB (рис.10, А) и FDI (рис. 10, Б) от времени приложения стимула для проб, в которых ТМС производилась близко к моменту начала увеличения силы сжатия. Нулевая точка оси абсцисс соответствует моменту начала увеличения силы. Поскольку амплитуда ответа на ТМС зависит от наличия активности в мышцах, пробы были сгруппированы по времени, в которое производили ТМС.

Средние значения амплитуды ответов на ТМС и текущей активности в выбранные интервалы времени для мышцы AdPB показаны на рис. 10, В, для мышцы FDI – на рис. 10, Г. На этих рисунках также представлена средняя величина текущей активности для 15 проб, в которых ТМС производилась в начале падения груза (T0). В пробах, в которых ТМС производили в первом интервале, появлялся ответ в обеих мышцах, несмотря на то, что текущая активность не изменилась ни в AdPB ($p=0.16$), ни в FDI ($p=0.26$). Для этих проб средняя амплитуда ответа превышала среднюю текущую активность в 8.7 раз для AdPB ($p<0.001$) и в 7.6 раз для FDI ($p<0.001$). Появление ответов на ТМС без изменения текущей активности мышц скорее всего свидетельствует в пользу того, что усиление корковых влияний на активность мышц связано с увеличением возбудимости стимулируемых отделов первичной моторной коры.

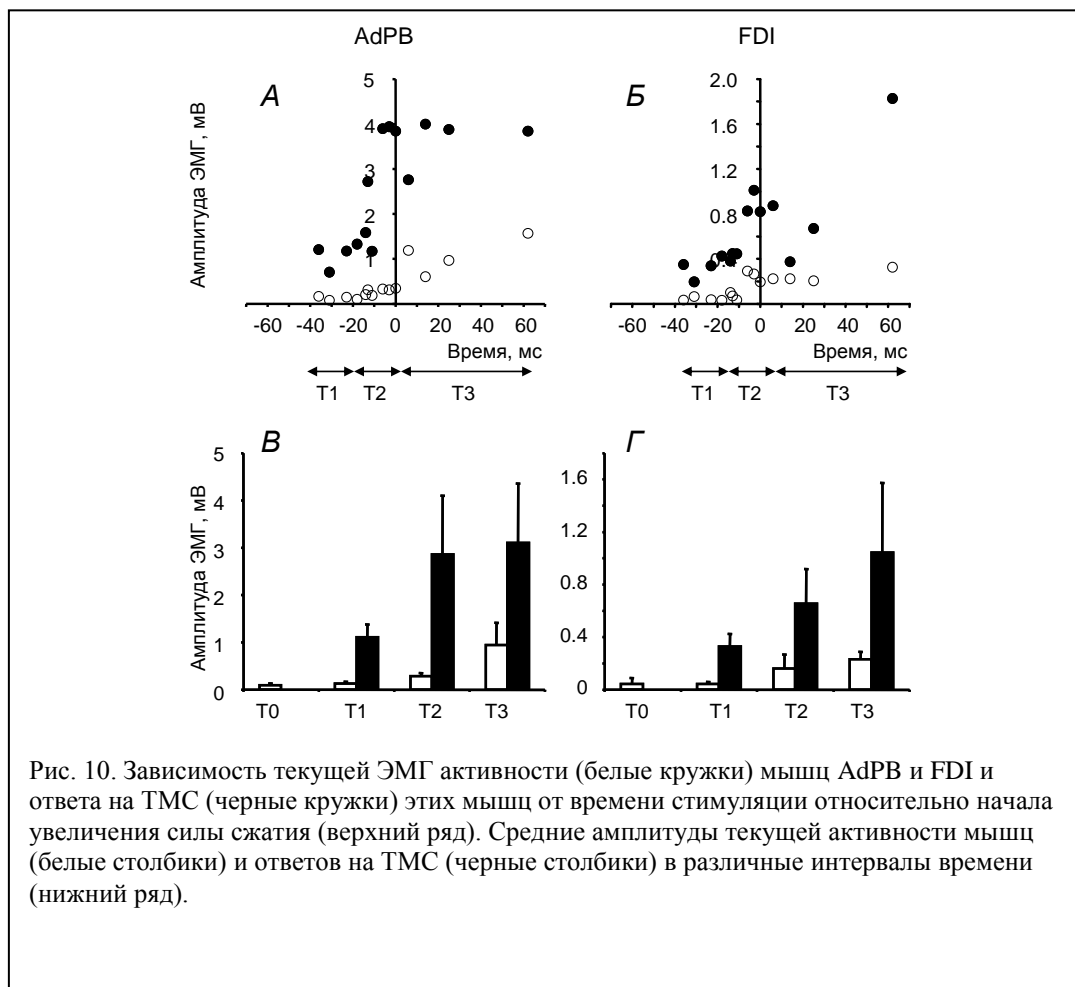
Для проб с ТМС во втором интервале средний ответ возрастал в AdPB в 2.6 раза ($p<0.03$) и в мышце FDI в 2.0 раза ($p<0.05$) по сравнению с пробами с ТМС в первом интервале. Увеличение текущей активности в AdPB при этом было слабее чем увеличение ответов на стимуляцию и составляло 2.2 раза, а в FDI было более значительным - 3.7 раза.

Для проб, в которых ТМС производили после увеличения силы сжатия (T3), увеличение ответов по сравнению с ответами в пробах с ТМС во втором интервале не было статистически значимым ни для AdPB ($p=0.75$), ни для FDI ($p=0.16$). И это несмотря на то, что текущая активность AdPB существенно увеличилась ($p<0.01$), увеличение текущей активности FDI хотя и происходило, но не было статистически значимым ($p=0.21$). Средняя величина ответов для этих проб превышала текущую активность в 3.3 раза в AdPB и в 4.5 раза в FDI. Эти результаты показывают, что и в эти интервалы времени, уже после начала изменения активности мышц, амплитуда ответа на ТМС не определяется текущей активностью в мышце.

Таким образом, до увеличения силы сжатия наблюдалось значительное увеличение амплитуды ответа на ТМС без существенного изменения текущей активности, а после увеличения силы сжатия ответ незначительно возрастал при существенном увеличении текущей активности в мышце. Очень похоже, что в течение всего анализируемого периода

времени возбудимость первичной моторной коры не была связана с изменениями мышечной активности.

Специфическое повышение активности в области моторной коры, связанной с мышцами пальцев, управляющих силой сжатия, скорее всего, отражает программирование наблюдаемой двигательной активности. В пользу такого предположения свидетельствуют



результаты работы, в которой было показано, что амплитуда упреждающего увеличения силы сжатия зависела от информации о массе падающего груза.

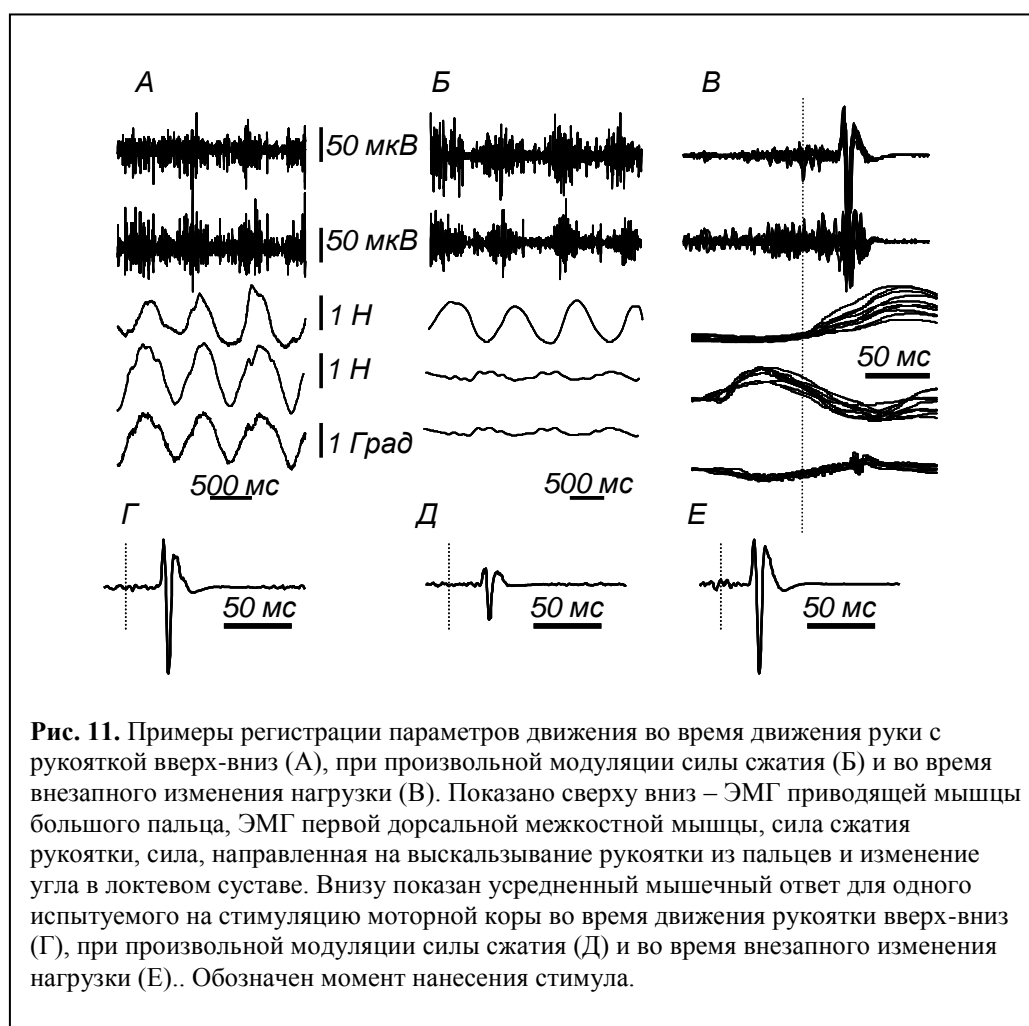
Сопоставление изменения активности мышц кисти и ответа в этих мышцах на ТМС соответствующего отдела первичной моторной коры выявило с одной стороны резкое увеличение ответов на ТМС при отсутствии изменений в электрической активности мышц, с другой стороны незначительное увеличение ответов при существенном увеличении активности мышц. Следовательно, изменения в возбудимости первичной моторной коры не определялись уровнем активности мышц. Мы полагаем, что повышенная возбудимость первичной моторной коры до начала двигательной активности отражает специфические процессы, связанные с ее непосредственным участием в программировании двигательной активности.

4. Кортиковые влияния на дистальные мышцы при инерционной нагрузке.

Можно предположить, что участие моторной коры в упреждающей мышечной активности проявляется сильнее в движениях, связанных с активацией дистальных мышц, находящихся под сильным влиянием со стороны моторной коры. Поэтому в настоящей работе предполагалось исследовать изменения ВМО при ТМС моторной коры во время упреждающего изменения активности в мышцах пальцев, удерживающих предмет при произвольном движении всей руки. В работах (Flanagan and Wing, 1993,1995) показано,

что при произвольном движении руки с грузом изменение силы сжатия груза происходит не в ответ на инерционное изменение нагрузки, а одновременно с такими изменениями. Таким образом, изменение силы сжатия учитывает предстоящее изменение нагрузки. Поскольку сила сжатия связана с активностью мышц пальцев, можно ожидать, что изменения ВМО в них во время такой преднастройки будут отражать участие моторной коры не только в управлении уровнем мышечной активности, но и в координации силы сжатия и прогнозируемого изменения нагрузки.

В исследовании принимали участие 13 здоровых испытуемых в возрасте от 22 до 55 лет. Испытуемый удобно сидел на стуле и удерживал большим и указательным пальцами правой руки рукоятку. Рукоятка была оборудована датчиками для измерения нормальной (сила сжатия) и тангенциальной (нагрузка) составляющих силы, приложенной к рукоятке.



Регистрировали угол в локтевом суставе и ЭМГ приводящей мышцы большого пальца (adductor pollicis brevis – APB) и первой дорсальной межкостной мышцы (first dorsal interosseous muscle – FDI). Параметры движения регистрировали в четырех двигательных задачах. В первой задаче испытуемый удерживал рукоятку с разными грузами на весу. При этом плечо располагалось вдоль туловища, а предплечье горизонтально так, что угол в локтевом суставе составлял примерно 90 град. Во второй задаче испытуемый, удерживая рукоятку, сгибал и разгибал руку в локтевом суставе. При этом рука с грузом совершала движение вверх-вниз с амплитудой 10 см и частотой 0.5 - 1 Гц. В третьей задаче испытуемый произвольно изменял силу сжатия неподвижной рукоятки. При этом в начале задачи модуляцию силы сжатия подбирали таким образом, чтобы она соответствовала

частоте и амплитуде, которые наблюдались при движении рукоятки вверх-вниз. В четвертой задаче испытуемый удерживал рукоятку на весу и предплечье горизонтально. В случайные моменты времени экспериментатор толкал предплечье вверх. Такое движение приводило к появлению инерционной нагрузки и рефлекторному изменению силы сжатия. Силу и амплитуду толчка подбирали так, чтобы изменение силы сжатия соответствовало изменениям, наблюдаемым во второй и третьей задачах.

ТМС моторной коры производили, используя для запуска магнитного стимулятора начало увеличения силы сжатия. Анализировали величину ВМО и уровень фоновой активности в мышце АРВ. Для того чтобы уменьшить вариации параметров между испытуемыми, проводили стандартизацию параметров: среднее значение ВМО и фоновой ЭМГ по всему эксперименту для каждого испытуемого принимали за единицу.

При движении рукоятки с грузом вверх-вниз наблюдалась модуляция силы сжатия одновременно с изменением инерционной нагрузки. ЭМГ в мышцах пальцев изменялась в соответствии с силой сжатия (рис. 11,А). При произвольной модуляции силы сжатия изменения мышечной активности были более выражены, чем при движениях вверх-вниз (рис. 11,Б). Внезапное движение предплечья, производимое экспериментатором, создавало дополнительную инерционную нагрузку. В ответ на это примерно через 40 мс после начала движения руки наблюдалось увеличение активности в мышцах пальцев, что приводило к увеличению силы сжатия рукоятки через 60 мс после возникновения инерционной разгрузки (рис. 11,В). Изменение мышечной активности при внезапном изменении нагрузки происходило рефлекторно, в то время как при модуляции силы сжатия мышечная активность изменялась произвольно.

При удержании рукоятки с присоединенными грузами разного веса наблюдалось параллельное увеличение активности в мышце и ВМО. По сравнению со стационарным удержанием рукоятки без груза в других двигательных задачах ВМО и уровень текущей активности росли в разной степени. При движении рукоятки вверх-вниз увеличение мышечной активности было в 2.92 ± 0.40 раза, при произвольной модуляции силы сжатия – в 2.31 ± 0.39 раза, а при внезапном изменении нагрузки – 7.20 ± 1.04 . Увеличение ВМО при движении вверх-вниз по сравнению с ВМО во время удержания рукоятки составило 2.95 ± 0.34 раза, при произвольной модуляции силы сжатия – 1.97 ± 0.30 и при внезапном изменении нагрузки – 2.94 ± 0.49 . Дисперсионный анализ выявил, что в ВМО и мышечная активность возрастала по-разному. При движении рукоятки вверх-вниз изменения мышечной активности и ВМО отличались от изменений при произвольной модуляции силы сжатия. ВМО вырос достоверно, а мышечная активность в этих задачах изменилась незначимо. Изменения мышечной активности отличались от изменений ВМО также при движении вверх-вниз и при внезапном изменении нагрузки. Активность в мышце при внезапном изменении нагрузки была больше, чем при движении вверх-вниз, в то время, как, изменения ВМО в этих задачах было недостоверным. Таким образом, ВМО возрастал пропорционально мышечной активности при произвольной модуляции силы сжатия, увеличение ВМО при движении вверх-вниз было больше, чем увеличение мышечной активности, а при внезапной нагрузке – меньше, чем увеличение мышечной активности.

Результаты проведенных экспериментов показали, что различия в ВМО и мышечной активности зависели от выполняемой двигательной задачи. Когда развиваемое усилие, приложенное для удержания рукоятки, определялось намерениями испытуемого, ВМО изменялся пропорционально мышечной активности. При удержании груза разной массы и произвольной модуляции силы сжатия ВМО возрастал пропорционально увеличению мышечной активности. Когда развиваемое усилие по удержанию рукоятки учитывало прогнозируемые изменения в нагрузке, ВМО в мышце АРВ возрастал в большей степени, чем мышечная активность. Полученные результаты позволяют предположить, что увеличение ВМО в АРВ отражает участие моторной коры не только в увеличении активности мышц, но и в координации силы сжатия рукоятки и прогнозируемого

изменения инерционной нагрузки.

5. Исследование корковых влияний моторной коры при удержании груза в положении устойчивого и неустойчивого равновесия.

Для более подробного исследования механизмов участия моторной коры в процессе поддержания равновесия были изучены корковые влияния на мышцы рук при удержании предмета в положении устойчивого и неустойчивого равновесия. Известно, что при подъеме предмета двумя пальцами наибольшая возбудимость моторной коры наблюдается перед захватом предмета (Lemon et al., 1995), что указывает на то, что моторная кора принимает участие в формировании правильной конфигурации пальцев для развития силы, соответствующей форме и весу предмета. Повседневный опыт свидетельствует, что после подъема предмета внимание, направленное на его удержание, ослабевает. При этом контроль координации силы сжатия и веса удерживаемого предмета осуществляется, вероятно, в автоматическом режиме на основании афферентной информации от кожных рецепторов (Westling and Johansson, 1984). Можно предположить, что во время стационарного длительного удержания груза участие моторной коры в управлении активностью мышц пальцев изменяется. Для проверки этого предположения методом ТМС исследовали динамику изменения амплитуды вызванных мышечных ответов (ВМО) мышц кисти в течение первых трёх минут удержания испытуемыми лёгкого груза. Изменение роли моторной коры в задаче удержания груза оценивалось по изменению амплитуды ВМО на ТМС моторной коры.

Испытуемый сидел в удобной позе, его левое предплечье лежало на подставке. В первой серии испытуемый должен был удобно взять и удерживать в течение 3 минут ручку с грузом так, чтобы кисть была примерно в горизонтальном положении (рис. 12,А). Во второй серии испытуемый выполнял две задачи. Первая состояла в удержании груза, закрепленного внизу на 30 см линейке (рис. 12,Б), т.е. находившегося в состоянии устойчивого равновесия. Во второй задаче линейка с грузом была сориентирована вверх, т.е. груз находился в состоянии неустойчивого равновесия (рис. 12,В). Ручка была снабжена датчиками для регистрации силы сжатия и веса удерживаемого груза.

В первой серии регистрировали активность в мышцах *adductor pollicis brevis* (APB), *first digital interosseus* (FDI) и *abductor digital minimi* (ADM). Во второй серии кроме активности мышц пальцев APB, FDI регистрировали ЭМГ флексоров и экстензоров кисти (*flexor carpi radialis* – FCR, *extensor carpi radialis* - ECR).

За величину фоновой активности принимали среднее значение выпрямленной ЭМГ на интервале -50– -5 мс до стимула. Величина ВМО на ТМС измерялась как разница между максимальным и минимальным значением ЭМГ на интервале 10-40 мс после нанесения стимула. Величину фоновой ЭМГ и амплитуду ВМО нормировали для каждой серии. Для этого соответствующий параметр для каждого стимула делили на среднюю величину этого параметра в данной серии. Такие нормированные параметры усредняли по всем пробам каждого испытуемого отдельно для каждого стимула в серии. Усредненные значения использовали для статистического анализа. Для обнаружения закономерного изменения амплитуды ВМО и фоновой ЭМГ производили линейный регрессионный анализ, в котором аргументом был параметр ЭМГ, а переменной номер стимула в серии.

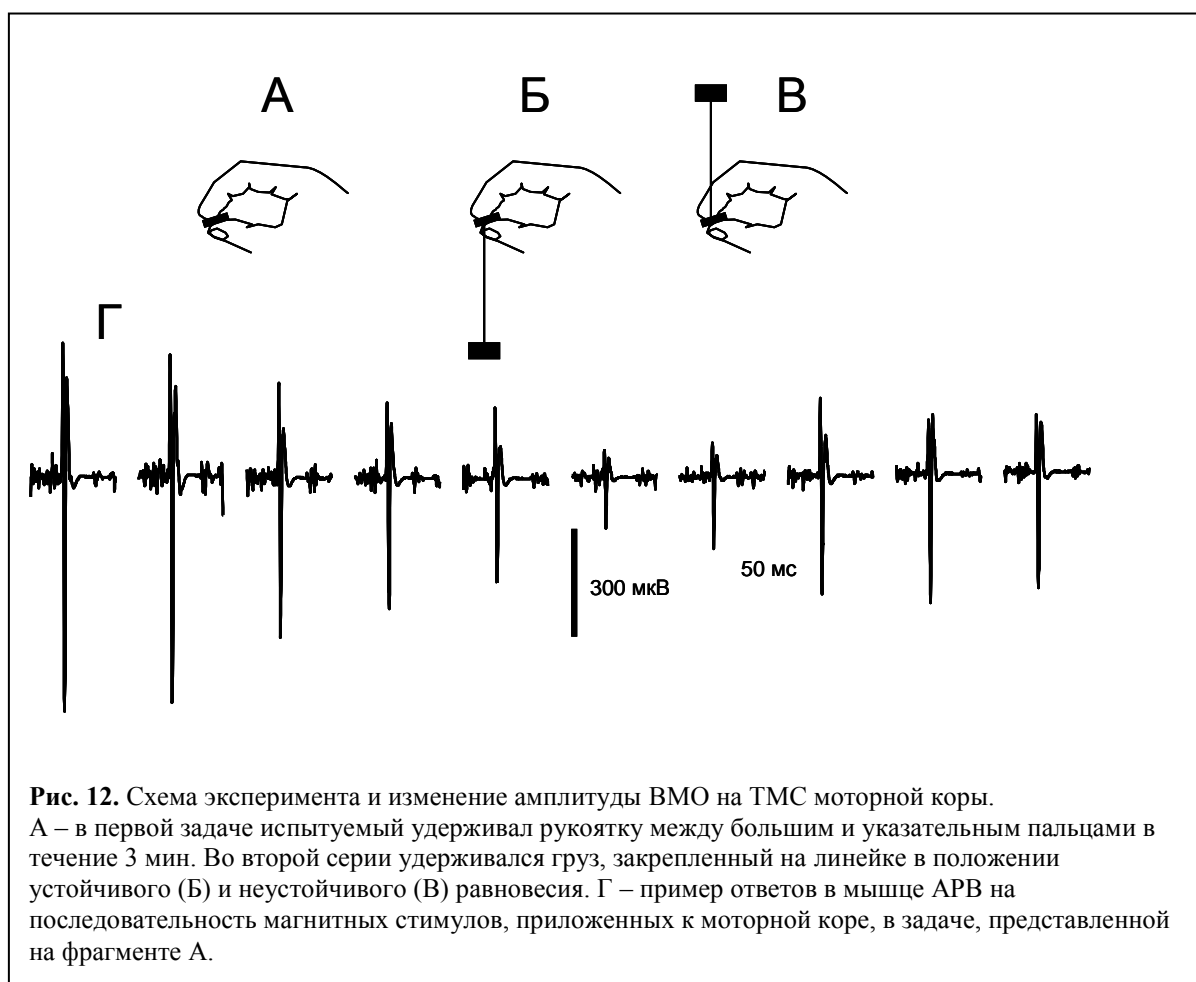
В первой серии опытов участвовали 10 испытуемых. На рис. 12, Г показаны ВМО на последовательные стимулы, приложенные к моторной коре, для одной серии у одного испытуемого. Первый стимул был нанесен сразу после доклада испытуемого о том, что он удерживает груз. На рисунке видно, что амплитуда ВМО была наибольшей для первых стимулов, а реакция на последующие стимулы постепенно уменьшалась. Наиболее резкое уменьшение амплитуды было после второго и третьего стимула. ВМО на последующие стимулы изменялись в меньшей степени, и эти изменения не носили закономерного

характера.

Усредненные по всем пробам ВМО изменялись одинаково для всех испытуемых. ВМО был большим для первых стимулов и постепенно уменьшался на последующие стимулы более чем в два раза (до $43 \pm 21\%$, среднее \pm стандартное отклонение) от начального уровня.

Заметим, что уровень фоновой активности в АРВ также снижался со временем, однако это уменьшение составило менее 30% (в среднем до $77 \pm 21\%$). Для анализа различий в изменении ВМО и фоновой активности был проведен линейный регрессионный анализ, в котором в качестве переменной использовали номер стимула. Оба параметра достоверно уменьшались с ростом номера стимула. При этом уменьшение с номером стимула было быстрее для ВМО, чем для фоновой активности. Следовательно, изменения ВМО и фоновой активности в мышце АРВ происходят различным образом. Для мышц FDI и ADM также было получено, что фоновая активность уменьшалась медленнее, чем амплитуда ВМО.

Во второй серии экспериментов принимали участие 7 испытуемых. При удержании груза в положении неустойчивого равновесия испытуемые сжимали рукоятку с большей силой, чем при удержании груза в состоянии устойчивого равновесия. Из-за этого фоновая



активность дистальных мышц АРВ и FDI в серии удержания груза в положении устойчивого равновесия была меньше, чем при удержании груза в состоянии неустойчивого равновесия, несмотря на то, что вес груза был одинаков. Вместе с фоновой активностью возрастал и ВМО на ТМС.

При ТМС моторной коры ВМО был наибольшим на первый стимул и уменьшался на последующие стимулы при удержании груза как в положении устойчивого, так и

неустойчивого равновесия. Регрессионный анализ показал, что при удержании груза в положении устойчивого равновесия изменения ВМО в мышце APB с номером стимула происходили быстрее, чем изменения фоновой активности. При удержании груза в положении неустойчивого равновесия эти различия не были достоверными. Такая же картина наблюдалась в мышце FDI. Таким образом, в дистальных мышцах изменение ВМО и фоновой активности происходило по-разному при удержании груза в положении устойчивого и неустойчивого равновесия.

Для флексоров и экстензоров предплечья, хотя наблюдались различия между изменениями ВМО и фоновой активности, но различия при удержании груза в положении устойчивого и неустойчивого равновесия не были значимыми. Таким образом, для мышц FCR и ECR изменение ВМО и фоновой активности с номером стимула происходило сходным образом в первой и второй задачах.

Известно, что разряды в пирамидном тракте при ТМС возникают из-за действия стимула на кортикоспинальные нейроны, находящиеся в активном состоянии близком к порогу срабатывания, а не непосредственно на нисходящие аксоны (Edgley et al., 1997). Учитывая, что фоновая активность и ВМО изменялись в разной степени, можно предположить, что изменение ВМО отражает постепенное изменение возбуждения в моторной коре, связанного с управлением активностью мышц пальцев. Данные по изменению ВМО при удержании груза в положении устойчивого равновесия указывают на то, что в начале двигательной задачи, в которой взаимодействием с предметом постоянно, роль моторной коры состоит не только в управлении активностью мышц пальцев, но и в настройке низкоуровневых механизмов для автономного управления мышечной активностью. Затем участие моторной коры в данной задаче уменьшается. Если необходим непрерывный контроль взаимодействия с предметом, моторная кора находится в состоянии повышенной активности в течение всей задачи, что проявилось в небольшом изменении ВМО при удержании груза в положении неустойчивого равновесия. Таким образом, в изменении корковых влияний на дистальные мышцы при удержании груза в положении неустойчивого равновесия просматривается аналогия усилению коркового контроля мышц ног при стоянии на неустойчивой опоре. В обоих исследованиях участие моторной коры в контроле мышечной активности возрастает при появлении непредсказуемости во взаимодействии с внешними объектами, когда необходим непрерывный контроль мышечной активности в связи с изменениями силы, необходимой для сохранения положения предмета.

Общее заключение.

Результаты проведенных исследований показывают, что система поддержания позы эффективно адаптируется к изменению условий выполнения позных задач. Во время стояния на неустойчивой опоре вибрационная стимуляция мышц голеностопного сустава в меньшей степени влияет на работу системы регуляции позы, по сравнению со стоянием на неподвижной опоре, поскольку изменения этих сигналов не могут однозначно рассматриваться как перемещение тела. Система поддержания равновесия использует афферентные сигналы из других афферентных источников, дающих непосредственную информацию о нарушении равновесия, например, на сигналы от контакта с внешним неподвижным объектом. Таким образом, система позной регуляции определяет приоритеты использования афферентных сигналов из разных источников. При этом для регуляции позы на неустойчивой опоре могут быть использованы даже небольшие модуляции, связанные с отклонением от равновесия, которые не были существенными при стоянии в обычных условиях. Внутренняя модель взаимодействия с внешней средой адаптируется к усложнению условий выполнения позной задачи при участии моторной коры. На это указывает усиление влияния моторной коры на постуральные мышцы при стоянии на подвижной опоре, по сравнению со стоянием в обычных условиях.

Настройка системы позного контроля включает в себя не только приоритет использования источников афферентной информации, но и программирование упреждающих позных изменений. Упреждающие изменения в постуральных мышцах при произвольном движении или внешнем воздействии определяются на основе предыдущего опыта. В наших экспериментах упреждающие изменения в мышцах ног сохранялись даже в условиях, снимающих задачу поддержания позы, что соответствует результатам экспериментов при космических полетах, когда упреждающие изменения в постуральных мышцах сохранялись в невесомости в течение некоторого времени (Clement et al., 1984).

Информация о параметрах предполагаемого воздействия на позу по-разному влияет на программирование упреждающей активности постуральных мышц, в зависимости от степени влияния моторной коры на их активность. Известно, что моторная кора контролирует активность мышц туловища и ног в меньшей степени, чем активность мышц рук. При быстром произвольном подъеме руки упреждающая активность в постуральных мышцах ног и туловища программируется автоматически с учетом проприоцептивной информации о массе поднимаемого груза. В отсутствие проприоцептивной информации только вербальная информация о массе поднимаемого груза не была достаточна для программирования параметров упреждающей активности. Напротив, предварительной вербальной информации о массе падающего груза было достаточно для программирования упреждающей активности мышц руки при ловле груза. При этом формирование нового двигательного навыка, включающего упреждающие изменения активности мышц, происходит при увеличенной активности моторной коры. Таким образом, позные настройки к изменению внешних условий включают в себя сложный комплекс изменений использования афферентных сигналов разной модальности и нисходящих влияний для достижения результата при выполнении двигательных задач.

Выводы

1. Сенсомоторное взаимодействие при выполнении позных задач представляет собой сложный комплекс механизмов, обеспечивающих адаптацию к условиям поддержания позы, определяющих выбор подходящих источников афферентной информации и координирующих активность разных уровней управления движениями. Это взаимодействие осуществляется с использованием системы внутреннего представления, вырабатывающей внутренние модели собственного тела и окружающего пространства.
2. Влияние афферентных сигналов на позу изменяется в зависимости от возможности однозначной интерпретации информации о положении тела, содержащейся в этих сигналах. Так, влияние афферентных сигналов из источников, существенных при стоянии в обычных условиях, уменьшалось в усложненных условиях. Информация от других афферентных источников, не оказывавшая влияния на позную регуляцию в обычных условиях, в усложненных условиях использовалась для стабилизации вертикального положения.
3. При поддержании вертикальной позы на неподвижной опоре с асимметричным распределением нагрузки на ноги, нагруженная нога участвует в поддержании равновесия более активно, чем разгруженная. При стоянии с подвижной опорой под одной ногой поддержание равновесия осуществляется ногой, находящейся на неподвижной опоре, не зависимо от нагрузки на нее. Увеличение роли нагруженной ноги в поддержании равновесия связано как с возможностью развивать больший момент силы, так и с возможностью получать адекватную информацию о положении тела от афферентации, поступающей от ноги. При этом афферентная информация о положении тела более важна, чем развиваемый момент силы.

4. Поддержание вертикальной позы при стоянии на неустойчивой опоре происходит при активном участии моторной коры.
5. У стоящего человека упреждающая активность в постуральных мышцах при быстром подъеме руки с грузами разного веса программируется в соответствии с поднимаемым грузом только в случае, если имелась проприоцептивная информация о его массе. Если испытуемый получал только вербальную информацию о массе, то параметры упреждающей активности не зависели от массы поднимаемого груза.
6. Упреждающая активность постуральных мышц при произвольном подъеме руки определяется работой как системы управления позой, так и системы выполнения произвольного движения. Ранняя активация мышц перед началом движения связана с работой системы управления позой, а часть активности, происходящая одновременно с подъемом руки, связана с работой системы управления произвольным движением.
7. Участие моторной коры в упреждающем уменьшении активности мышц при бимануальной разгрузке проявляется во время привычного движения в меньшей степени, чем во время обучения новому необычному движению.
8. Упреждающие изменения активности мышц руки и силы сжатия, развиваемой пальцами, при ловле груза определяются временем и силой предполагаемого удара падающего груза. При этом амплитуда упреждающих изменений определяется как предварительной информацией о массе падающего груза, так и результатом предыдущей пробы. Начало упреждающего изменения активности определяется влияниями из моторной коры.
9. Влияние моторной коры на мышцы руки, удерживающей стержень с грузом в положении устойчивого равновесия, было большим в начале выполнения двигательной задачи, а затем уменьшалось. При выполнении более сложной задачи, состоявшей в удержании стержня в положении неустойчивого равновесия, такого уменьшения не было.
10. Моторная кора принимает активное участие в координации силы, возникающей из-за движения руки с предметом, и силы, с которой рука удерживает предмет, во время произвольного движения руки. Во время движения, вызванного внешним воздействием на руку, раннее увеличение силы сжатия происходит без вовлечения моторной коры.

Список основных публикаций по теме диссертации

1. Иваненко Ю.П., Талис В.Л., Казенников О.В., Позные вибрационные реакции на неустойчивой опоре у человека. Физиология человека 1999, т. 25, № 2, с. 107-113.
2. Ivanenko Y.P., Talis V.L., Kazennikov O.V. Support stability influences postural responses to muscle vibration. Eur J Neurosci. 1999, 11(2), 647-654.
3. Солопова И.А., Казенников О.В., Денискина Н.В., Иваненко Ю.П., Левик Ю.С. Сравнение ответов мышц ног на транскраниальную магнитную стимуляцию при стоянии на устойчивой и неустойчивой опоре. // Физиология человека, 2002, т.28, №6, с. 80-85.
4. Солопова И.А., Денискина Н.В., Казенников О.В., Иваненко Ю.П., Левик Ю.С. Исследование возбудимости спинальных мотонейронов при стоянии в обычных и усложненных условиях. Физиология человека, 2003, 29, № 3, 189-191.

5. Solopova I.A., Kazennikov O.V., Deniskina N.B., Levik Y.S., Ivanenko Y.P. Postural instability enhances motor responses to transcranial magnetic stimulation in humans *Neuroscience Letters*, 2003, 337, 25-28.
6. Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л., Гришин А.А., Иоффе М.Е. Участие моторной коры в бимануальной реакции разгрузки: исследование с помощью транскраниальной магнитной стимуляции. *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П.Павлова*, 2004, 54, №6, 759-766.
7. Kazennikov O, Solopova I, Talis V, Grishin A, Ioffe M. TMS-responses during anticipatory postural adjustment in bimanual unloading in humans. *Neurosci Lett*. 2005; 383(3), 246-50.
8. Казенников О.В., Шлыков В.Ю., Левик Ю.С. Особенности поддержания вертикальной позы при дополнительном контакте с внешним объектом на движущейся и неподвижной платформе *Физиология человека*, 2005, 31, №1, 65-71.
9. Талис В.Л., Солопова И.А., Казенников О.В. Кортикоспинальная возбудимость при прямых и переключенных реакциях на стимуляцию мышечных афферентов у человека: исследование методом транскраниальной магнитной стимуляции *Сенсорные системы*, 2005, 19, №3, 269-277.
10. Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л., Иоффе М.Е. Преднастройка перед бимануальной реакцией разгрузки: роль моторной коры в двигательном обучении. *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П.Павлова*, 2006, 56, №5, 603-610.
11. Kazennikov O, Solopova I, Talis V, Ioffe M. Anticipatory postural adjustment: the role of motor cortex in the natural and learned bimanual unloading. *Exp Brain Res*. 2008, 186, №2, p. 215-223.
12. Липшиц М.И., Казенников О.В. Роль проприоцептивной информации в программировании упреждающих позных компонент произвольного движения. *Физиология человека*. 2008, т.34, №1, С.82-88.
13. Казенников О.В., Шлыков В.Ю., Левик Ю.С. Использование дополнительных афферентных сигналов системой регуляции вертикальной позы человека. *Физиология человека*. 2008, т.34, №2, С.195-199.
14. Липшиц М.И., Казенников О.В. Зависимость времени начала упреждающих позных компонент от латентного периода подъема руки в вертикальной позе. *Физиология человека*. 2008, т.34, №4. с.88-96.
15. Казенников О.В., Шлыков В. Ю., Левик Ю.С. Реакция на возмущение вертикальной позы у человека при различных условиях стояния и наличии контакта с дополнительной опорой. *Физиология человека*, 2009, Т. 35, № 2, 47-52.
16. Казенников О.В. Кортикоспинальные влияния на дистальные мышцы рук при инерционной нагрузке *Журнал Высшей Нервной Деятельности им. И.П.Павлова*. 2009, Т. 59, № 3, С. 288-295.
17. Казенников О.В., Шлыков В. Ю., Левик Ю.С. Связь позных колебаний на неустойчивой опоре и изменения силы сжатия, удерживаемого в руке предмета. *Физиология человека*, 2009, Т. 35, № 3, 137-139.
18. Липшиц М.И., Казенников О.В. Взаимодействие систем управления вертикальной позой и движением при быстром произвольном подъеме руки. *Физиология человека*, 2009, Т. 35, № 4, с. 88-96.
19. Talis VL, Kazennikov OV, Solopova IA, Ioffe ME. Interhemispheric motor cortex influence during bimanual unloading. . *J.Integrative Neurosci*. 2009 Dec;8(4):409-16.
20. Казенников О.В., Липшиц М.И. Влияние предварительной информации о массе на упреждающую мышечную активность при ловле падающего груза // *Физиология человека*. 2010. Т. 36. №2. С. 87.
21. Казенников О.В., Липшиц М.И. Зависимость упреждающего изменения силы сжатия при ловле падающего груза от результата предыдущей пробы. //

Физиология человека. 2010. Т. 36. №3. С. 142-144.

22. Казенников О.В. Зависимость упреждающих изменений активности мышц руки и силы сжатия от высоты падения при ловле падающего груза. // Физиология человека. 2011. Т. 37. №3. С. 42-49.
23. Казенников О.В., Киреева Т.Б. Влияние дополнительной двигательной задачи для рук на поддержание равновесия во фронтальной и сагиттальной плоскостях у стоящего человека. // Физиология человека. 2011. Т. 37. №2. С. 48-51.
24. Казенников О.В., Липшиц М.И. Об участии первичной моторной коры в программировании двигательной активности при ловле груза. // Физиология человека. 2011. Т. 37. №5. С. 42-49.
25. Казенников О.В., Киреева Т.Б., Шлыков В.Ю. Особенности поддержания вертикальной позы при неравномерной нагрузке на ноги // Физиология человека. 2013. Т. 39. № 4. С. 65-73.
26. Казенников О.В., Киреева Т.Б., Шлыков В.Ю. Воздействие вибрации ахилловых сухожилий на вертикальную позу человека при несимметричной нагрузке на ноги // Физиология человека. 2014. Т. 40. № 1. С. 82-89.
27. Казенников О.В., Киреева Т.Б., Шлыков В.Ю. Влияние подвижной опоры под одной ногой на вертикальную позу человека при асимметричной нагрузке на ноги // Физиология человека. 2014. Т. 40. № 3. С. 57-65.
28. Talis V.L., Ivanenko Y.P., Kazennikov O.V. Do support instability influence postural reactions to muscle vibration? In: "From Basic Motor Control to Functional Recovery". N.Gantchev & G.N. Gantchev (Eds.), Academic Publishing House, Sofia, 1999, pp. 98-102.
29. Solopova I.A., Deniskina N.B., Kazennikov O.V., Levik Y.S., Ivanenko Y.P. Involvement of the human motor cortex in postural control. MCC 2003 From Basic Motor Control to Functional Recovery-III, Varna. Ed.N.Gantchev, 60-67.
30. Новожилов И.В., Терехов А.В., Забелин А.В., Левик Ю.С., Шлыков В.Ю., Казенников О.В. Трехзвенная математическая модель для задачи стабилизации вертикальной позы человека // Математическое моделирование движений человека в норме и при некоторых видах патологии - М.: Издательство мех-мат ф-та МГУ. - 2005. - С. 7-20
31. Казенников О.В., Эльгин С.М. Степень устойчивости опоры учитывается при планировании упреждающей активности постуральных мышц во время выполнения произвольных движений. В сборнике Информационные технологии и системы ИТиС'07 Москва, ИППИ РАН, 2007, с.344-345.