

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем передачи информации
им. А.А.Харкевича

На правах рукописи

КАЗЕННИКОВ Олег Васильевич

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

03.01.09 – математическая биология, биоинформатика

диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2015

Введение	3
Постановка задачи	13
Материалы и методы	39
Результаты и их обсуждение	43
1. Поддержание позы активности в усложненных условиях	43
1.1 Постуральные эффекты вибрации мышц ног при стоянии на опорах разной устойчивости	43
1.2. Сравнение однозвенной и трехзвенной модели для задачи стабилизации вертикальной позы человека: математическая модель и результат эксперимента.	50
1.3. Особенности поддержания вертикальной позы при дополнительном контакте с внешним объектом на движущейся и неподвижной платформе	56
1.4. Использование дополнительных афферентных сигналов системой регуляции вертикальной позы человека на неустойчивой опоре.	65
2. Особенности поддержания вертикальной позы при разных условиях стояния для ног ...73	
2.1. Особенности поддержания вертикальной позы при неравномерной нагрузке на ноги	76
2.2. Воздействие вибрации ахилловых сухожилий на вертикальную позу человека при несимметричной нагрузке на ноги.	89
2.3. Влияние подвижной опоры под одной ногой на вертикальную позу человека при асимметричной нагрузке на ноги.	101
3. Кортиковые влияния на активность мышц ног при стоянии на устойчивой и неустойчивой опоре	113
4. Координация позы и движения у стоящего человека	120
4.1. Влияние предварительной информации о массе груза на упреждающую мышечную активность при быстром подъеме руки у стоящего человека.	120
4.2. Зависимость времени начала упреждающих позных компонент от латентного периода подъема руки в вертикальной позе.	133
4.3. Влияние позных ограничений на упреждающую активность при быстром произвольном подъеме руки.	147
5. Кортиковые влияния во время упреждающего изменения мышечной активности при бимануальной разгрузке	165
5.1. Кортиковые влияния на упреждающее изменение мышечной активности при привычной бимануальной разгрузке.	166
5.2. Кортиковые влияния на упреждающее изменение мышечной активности во время формирования нового двигательного навыка при необычной бимануальной разгрузке.	175
6. Особенности настройки упреждающей активности в руке при ловле падающего груза	184
6.1. Зависимость упреждающих изменений активности мышц руки и силы сжатия от высоты падения при ловле падающего груза.	186
6.2. Влияние предварительной информации о массе на упреждающую мышечную активность при ловле падающего груза	197
6.3. Зависимость упреждающего изменения силы сжатия при ловле падающего груза от результата предыдущей пробы.....	205
7. Об участии первичной моторной коры в программировании двигательной активности при ловле груза	209
8. Кортиковые влияния на дистальные мышцы при инерционной нагрузке	217
9. Исследование корковых влияний моторной коры при удержании груза в положении устойчивого и неустойчивого равновесия	224
Обсуждение	236
Выводы	254

<i>Список основных публикаций по теме диссертации</i>	257
<i>Список цитируемой литературы</i>	269

Введение

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, 1886). Исследование механизмов управления движениями осложнено взаимодействием подсистем управления на разных уровнях и необходимостью управлять не только самим движением, но и постуральным обеспечением этого движения. Поддержание вертикального положения тела у человека представляет собой очень сложную задачу из-за механической неустойчивости многозвенной системы, 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 зрительной, вестибулярной и проприоцептивной афферентных систем. На основании интеграции этих разномодальных сигналов 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 с использованием 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, 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 и разной степени цефализации функций. 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 прояснения 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:

XIV Съезд всесоюзного физиологического общества им. И.П.Павлова. Баку, 1983, XV Съезд всесоюзного физиологического общества им. И.П.Павлова. Кишинев, 1987. 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.; IV всероссийской с международным участием конференции по управлению

движением, приуроченной к 90-летию юбилею Кафедры физиологии русского 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; 5-ой Российской, с международным участием, конференции по управлению движением, 3-5 февраля 2014 г. Петрозаводск; VIII Всероссийской с международным участием конференции с элементами школы по физиологии мышц и мышечной деятельности . Москва , 2 - 4 февраля 2015 г.

Публикации: по материалам диссертации опубликовано 63 работы (в том числе 27 в журналах, рекомендованных ВАК).

Постановка задачи

Вопрос о том, каким образом построена система регуляции позы, интересен и важен как для изучения механизмов управления мышечной активностью, так и для создания новых технических систем управления движениями, так как система регуляции вертикальной позы обладает целым рядом качеств, недостижимых в современных технических системах.

Биомеханика вертикальной позы

Задача поддержания равновесия тела в общем случае сводится к тому, чтобы противодействовать сложению тела в суставах из-за действия силы тяжести и обеспечить удержание проекции общего центра масс на опорную поверхность в пределах определенной области опорного контура. Выполнение этой задачи осложняется взаимодействием движений в разных суставах, из-за чего движение в одном суставе вызывает движение в другом (Hollerbach and Flash, 1982). Решение подобной задачи для многозвенной подвижной системы, которую представляет собой тело человека, может достигаться различными способами с использованием различных регуляторных механизмов, направленных на стабилизацию тех или иных параметров.

Вертикаль, опущенная из общего центра масс тела, при стоянии проходит несколько впереди оси голеностопных и коленных суставов и несколько позади оси тазобедренных. Следовательно, на эти суставы действуют моменты сил тяжести вышерасположенных звеньев тела, а это делает необходимым для удержания позы стояния напряжение многих мышц туловища и ног. Для равновесия вертикального положения тела необходимо, чтобы сумма всех действующих сил и моментов была равна нулю. Вместе с тем, при отклонениях от равновесия вес тела создает статический момент в некоторых суставах. Таким образом, поддержание равновесия в

вертикальном положении сопровождается мышечной активностью и представляет собой активный процесс. Учитывая, большое количество суставов, составляющих вертикальное положение тела, задача сохранения равновесия при удобной стойке представляет собой сложную регуляторную задачу (Гурфинкель и др., 1965). Поддержание вертикальной позы носит активный характер. Основная коррекция позных возмущений и колебаний осуществляется за счет изменения активности мышц, обслуживающих голеностопные суставы, так как в этом суставе создается наибольший момент, действующий на тело. Поддержание стационарного положения тела в вертикальном положении обеспечивается тонической активностью мышц. Тоническая активность связана как со свойствами постуральных мышц, так и с активностью нервных центров, поддерживающих непрерывную импульсацию мотонейронов. Максимальное напряжение при стоянии развивают мышцы голеностопного сустава, меньшее — мышцы коленного и тазобедренного суставов. У одних мышц активность поддерживается на более или менее постоянном уровне, а другие, например передняя большеберцовая мышца, активируются периодически. Последнее обусловлено небольшими колебаниями тела, постоянно происходящими при стоянии в сагиттальной плоскости.

Колебания тела при стоянии являются не просто проявлением механической неустойчивости тела, находящего в неустойчивом положении, а отражают работу системы регуляции позы по компенсации возмущений. Возмущения могут быть результатом, как внешнего воздействия, так и результатом работы различных систем организма и движений частей тела. Величина этих колебаний может быть использована для оценки работы регуляторных механизмов. Для оценки колебаний тела при стоянии широко применяется стабิโลграфия. Стабิโลграмма дает координаты центра давления, создаваемого ногами, и не отражает прямо какой-нибудь один параметр тела, такой как изменение угла в каком-нибудь суставе.

Небольшие отклонения тела (до 1 град в голеностопном суставе) могут

быть скомпенсированы за счет вязко-упругих свойств мышц (Гурфинкель и др., 1974). Большие по величине колебания тела и внешние возмущения компенсируются на основании использования сенсорной информации о величине, скорости, а, возможно, и ускорении тела или отдельных его частей.

Рефлекс на растяжение

Традиционная точка зрения, основанная на результатах экспериментов с анестезированными животными, заключается в том, что основным механизмом системы регуляции вертикальной позы является механизм рефлекса на растяжение, впервые описанный Лидделом и Шеррингтоном (1924). Этот спинальный рефлекс заключается в увеличении активности исходно напряженной мышцы в ответ на ее растяжение и направлен на стабилизацию длины мышцы. Позднее были показаны сегментарные моносинаптические пути, через которые действует рефлекс на растяжение. По мере накопления сведений о функциях каждого из элементов системы рефлекса на растяжение все большее число исследователей отводило рефлексу на растяжение роль основного механизма в системе регуляции вертикальной позы человека и движений.

Рассмотрим регуляцию вертикальной позы с точки зрения стабилизации углов в суставах. Шеррингтон придавал большое значение в обеспечении позы статическим рефлексам, которые « формируют одну функциональную систему, достигающую одного общего результата, а именно, противодействия силе тяжести в тех частях тела, вес которых должен соответствующим образом поддерживаться для сохранения выпрямленной позы» (Sherrington, 1910).

Мускулатура области голеностопных суставов наиболее активна при поддержании позы, как у животных, так и у человека. Но, если положение тела четвероногих животных достаточно хорошо определяется положением конечностей, и поэтому задача стабилизации тела может быть сведена к стабилизации положения ног, то у человека такая однозначная связь между

углами в голеностопных суставах и положением всего тела отсутствует. Обычно при спокойном стоянии смещение общего центра масс тела вперед сопровождается тыльным сгибанием в голеностопном суставе и активацией растягиваемых при этом трехглавых мышц голени. Перемещение общего центра масс тела назад совпадает с подошвенным сгибанием в голеностопном суставе и со снижением или отсутствием электрической активности этих мышц. Сторонники теории регуляции позы человека, основанной на рефлексе на растяжение, указывают, что активация мышц области голеностопных суставов при изменении угла и растяжении мышцы будет возвращать центра масс тела в равновесное положение. Такая точка зрения естественно приводит к выводу, что стабилизация равновесного положения в целом достигается посредством стабилизации взаимного положения образующих его звеньев, определяющих данную позу, а основным механизмом регуляции вертикальной позы является локальный механизм рефлекса на растяжение.

Однако из-за значительной корреляции перемещений общего центра масс тела с изменением углов в голеностопных суставах не удается установить, связаны ли изменения активности мышц и с их растяжением или укорочением или они регулируются более сложным образом с учетом информации о перемещении общего центра масс тела. Использование периодических возмущений позы ритмическими наклонами опорной платформы позволило получить разные по величине фазовые сдвиги между перемещением корпуса и изменениями угла в голеностопном суставе, т.е. разделить их влияние на активность мышц голени (Gurfinkel et al., 1976; Гурфинкель и др., 1981). Было показано, что трехглавые мышцы голени активировались при отклонениях корпуса вперед, а передние большеберцовые – при отклонениях корпуса назад, при этом не было прямой связи с изменением угла в голеностопном суставе. Более того, ритмические разряды в мышцах сохранялись и при фиксации голеностопных суставов в условиях стабилизации длины мышц. Таким образом, реакции мышц на

отклонение тела от положения равновесия не является следствием изменения их длины (Gurfinkel et al., 1976; Гурфинкель и др., 1981). Кроме того, у стоящего человека наблюдается синхронная активация мышц обеих ног голеностопного сустава, при этом угол в голеностопном суставе одной ноги может уменьшаться, а другой увеличиваться. Таким образом, активация мышц происходит не из-за изменений угла, а вызывается системой управления позой. (Bonnet et al., 1976).

На недостаточность рефлекторной модели позного контроля указывает также гибкость позных реакции на возмущение позы при изменении условий стояния (Macpherson, 1991; Horak and Macpherson, 1996). Например, при обычном стоянии основная реакция на позные возмущения наблюдается в мышцах ног. Однако если обследуемый держится рукой за внешний предмет, то в реакцию на такое же возмущение будут вовлечены мышцы рук (Nashner and McCollum, 1985). Таким образом, в позные реакции вовлечены не только сегментарные механизмы, но также супраспинальные структуры для соответствующего выбора реакции на возмущение.

Источники сенсорной информации

В решение задачи поддержания позы вовлечено большое число различных афферентных и рефлекторных систем, образующих многосвязную систему управления. Наиболее важными являются зрительные (Berthoz et al., 1979; Amblard et al., 1985; Bronstein, 1986; Van Asten et al., 1988; Peterka and Benolken, 1995), вестибулярные (Britton et al., 1993), проприоцептивные (Kavounoudias et al., 2001) и соматосенсорные входы (Mittelstaedt, 1996; Jeka et al., 1998, Creath et al., 2008). Функции различных входов перекрываются, и система способна по-разному использовать ту или иную информацию в зависимости от конкретных условий (Козловская, 1976, Mergner et al., 2003).

Источником афферентной информации об отклонении тела от вертикального положения может быть проприоцептивная афферентация от

поясничного отдела позвоночника, тазобедренного сустава и информация от проприоцептивного аппарата стоп о распределении давления на них (Гурфинкель и др., 1981, Иваненко и Талис, 1995). Особое значение имеет афферентная информация от рецепторов опорной поверхности стопы. Кроме того, что эти рецепторы дают информацию о распределении давления, наличие опоры само по себе дает представление об ориентации тела. Известно, что опорная афферентация от подошв не просто дает информацию о давлении на стопы, но и оказывает влияние на настройку спинномозговых нейронных механизмов. Устранение опоры в условиях невесомости во время космических полетов приводит к развитию сенсорных, соматосенсорных, вестибуломоторных и вегетативных расстройств. Напротив, имитация опоры, обусловленная давлением на рецепторные зоны обеих стоп, подавляла дискомфорт, сопровождалась появлением чувства "тяжести" в нижних конечностях, возникновением ощущения "верх - низ". Также показано, что стимуляция опорных зон стоп активизирует структуры локомоторного генератора, и что вызываемый этим раздражением эффект, включает запуск не только ритмической, но и неритмической (возможно, позной) компоненты ходьбы (Томиловская и др., 2013). ЦНС использует эти важные входы даже тогда, когда опорная поверхность неустойчивая. Сенсомоторные входы дают информацию об ориентации отдельных звеньев тела друг относительно друга, а через афферентацию от стоп об ориентации всего тела относительно гравитационной вертикали.

Представление о внутренней модели тела и его взаимодействии с внешними объектами помогает проанализировать влияние изменений афферентных сигналов на процесс поддержания равновесия.

Можно предположить, что интерпретации сенсорных сигналов происходит на основании внутреннего представления. При определенных условиях афферентация от внешнего объекта может существенно изменить систему внутреннего представления и повлиять на восприятие движения. Например, введение лево-правой зрительной инверсии через призматические

очки изменяло движение руки, вызванное вибрацией, на противоположное (Popov et al., 1995). Из-за того, что обычно голова движется относительно туловища, вращение корпуса у обследуемого с закрытыми глазами и головой, закрепленной относительно внешнего пространства, описывалось как вращение головы. Если обследуемый стоял на вращающейся платформе и держался за неподвижный внешний объект, то вращательное движение тела воспринималось отчетливо. Однако, при удерживании податливого объекта обследуемый описывал ситуацию, как будто корпус неподвижен, а внешний объект вращается относительно него (Gurfinkel et al., 1993). Результаты, полученные при гальванической стимуляции вестибулярного аппарата, также указывают на то, что позная реакция зависит не от реального положения головы, а от внутреннего представления об ее положении (Попов и др., 1986, Fitzpatrick and McCloskey, 1994). Можно предполагать, что работа системы поддержания позы также в значительной мере определяется внутреннем представлении о расположении тела и его взаимодействии с внешними предметами.

Дополнительная сенсорная информация, связанная с положением и движением тела, приводит к уменьшению позных колебаний. Легкое касание внешним предметом поверхности разных частей тела у стоящего человека создает дополнительный афферентный сигнал, который используется системой регуляции позы и приводит к уменьшению позных колебаний. Влияние тактильного контакта можно наблюдать при касании головы, шеи (Krishnamoorthy et al., 2002; Norrsell et al., 2001; Rogers et al., 2001), что указывает на то, что дополнительная информация о движении тела от любой части тела может быть использована для уменьшения позных колебаний. Тактильный контакт кончика пальца с внешним предметом приводит к уменьшению позных колебаний (Jeka and Lackner, 1994, 1995). При этом стабилизация позы не связана с силой взаимодействия с предметом. Уменьшение позных колебаний наблюдается даже при очень маленьких силах, которые не могут быть причиной механической стабилизации позы.

Влияние на позу были описаны даже при касании податливого предмета: уменьшение позных колебаний наблюдалось, когда обследуемого просили сохранять контакт пальца с занавеской (Riley et al. 1999). Сенсорная информация от туловища или шеи оказывает больший эффект на стабилизацию вертикальной позы: касание внешним предметом головы или шеи в большей степени уменьшает позные колебания, чем касание внешнего предмета пальцем (Krishnamoorthy et al. 2002). Исследование условий использования дополнительной сенсорной информации для поддержания вертикального положения может прояснить механизмы адаптации системы регуляции позы к изменению афферентных сигналов при разных условиях стояния.

Система внутреннего представления (схема тела)

В настоящее время поддержание равновесия рассматривается не как система, состоящая из набора рефлексов, а как сложный двигательный навык, работающий на основе интеграции множества сенсомоторных процессов (Massion 1992, Gurfinkel 1994, Гурфинкель 1994). Система управления позой осуществляет управление положением тела относительно внешнего пространства, вырабатывая соответствующие напряжения мышц на основе зрительной, вестибулярной и проприоцептивной информации о направлении силы тяжести, свойствах опорной поверхности и внешнего пространства.

В начале 20 века было высказано предположение о том, что на основании сенсорной информации от разных частей тела в ЦНС создается представление о теле, его расположении в пространстве и взаимном расположении частей тела (Head and Holms, 1911). Понятие схема тела была введена как результат исследования последствий повреждений теменной коры (Head and Holmes, 1911). Было предположено, что в мозге существует внутреннее представление о самом себе и о взаимодействии с внешними объектами. Позднее было высказано предположение о том, что такое

внутреннее представление может быть использовано не только для восприятия тела и его положения в пространстве, но и для организации двигательного поведения, включая как движения для достижения цели, так и сохранение положения тела (Massion 1992, Gurfinkel 1994, Гурфинкель 1994).

В двигательном поведении организм должен выступать как единое целое, возникающим ситуациям должны соответствовать целесообразные действия, хорошо скоординированные в пространстве и времени (Wise et al., 1991; Wolpert et al., 1998). Для реализации таких функций мозг должен уметь формировать внутреннее представление об актуальном окружении (модель мира), а также иметь представление о собственном теле, его структурной организации, его сенсорных и моторных возможностях и т.п. (модель самого себя). Концепция внутренней модели позволяет по-новому взглянуть на такие ключевые вопросы организации движений, как межмодальная интеграция, сенсомоторное взаимодействие, связь регуляции позы и движений и пространственной ориентации (Гурфинкель и Левик, 1995). Необходимость использования моделей в управлении движениями связана со следующими особенностями сенсомоторной системы:

1. Большинство рецепторов расположено на подвижных звеньях тела - следовательно, они собирают информацию в собственных локальных системах координат. Для того чтобы воспользоваться этой информацией, ее нужно преобразовать в единую систему координат, или, как минимум, обеспечить возможность двухсторонних преобразований координат.

2. В процессе управления движениями мозг оперирует с величинами, которые не содержатся непосредственно в первичных сигналах рецепторов. К таким величинам относятся длины кинематических звеньев тела, положение общего центра масс.

3. ЦНС должен располагать самыми общими сведениями о кинематической структуре тела: количество звеньев, описание их последовательности, число степеней свободы и объем движений в суставах.

Эти сведения тоже не содержатся в первичной сенсорной информации.

4. Ход выполнения движения оценивается путем сравнения реальной афферентации с ожидаемой. Для многозвенных кинематических цепей, оснащенных рецепторами многих модальностей, эфферентная копия также оказывается достаточно сложной, и чтобы ее построить нужно знать структуру кинематических цепей, передаточные характеристики рецепторов, их локализацию и т.д.

Положение частей тела используется для правильного построения движения. Например, тактильное раздражение кожи одной конечности может давать цель для движения другой, при этом цель движения изменяется с изменением положения руки, что не влияет на точность движения. (Blakemore et al., 2000; Fukson et al., 1980). По-видимому, такое внутреннее представление непрерывно отслеживается при произвольном движении в околоперсональном пространстве (Head and Holmes, 1911): например, зрительные рецептивные поля нейронов теменной коры изменяются при движении руки (Graziano and Gross 1993). Очевидно, что в течение жизни происходит изменение внутреннего представления, связанное с изменением размеров тела. При этом частое использование предметов приводит к тому, что они также могут быть включены во внутреннее представление (Iriki et al. 1996, Maravita and Iriki 2004, Bonifazi et al., 2007). Например, при нарушении устойчивости используемая трость включается в схему тела, что позволяет увеличить устойчивость позы (Horak 2006). Пластические изменения внутреннего представления, как правило, занимают длительное время (Clement et al. 1984), но могут происходить быстро, вероятно, посредством переключения между параллельно существующими несколькими системами внутреннего представления (Braun et al. 2001).

Внутреннее представление интегрирует множество сенсорных входов для описания тела в пространстве. Таким образом, внутреннее представление преобразовывает сенсорную информацию разной модальности в единое

представление о положении тела (Lackner, 1988). С помощью различных экспериментальных приемов можно добиться расхождения в представлении о положении тела или части тела, вызванного сигналами разной модальности. Например, при мышечной вибрации можно вызвать иллюзию положения руки, которое физически не может быть. Другим примером может быть иллюзия, возникающая при вибрации руки, касающейся носа. В этом случае иллюзорное движение руки вызывает впечатление удлинения носа (Lackner, 1988).

Исследования схемы тела содействовали выработке интегративного подхода к решению основных задач нейробиологии поведения (Paillard and Brouchon, 1968). По-видимому, понятие о системе внутреннего представления важно не только для пространственно-ориентированных движений, но также для поддержания равновесия, особенно при поддержании равновесия в необычных условиях (Gurfinkel et al., 1995). Согласно гипотезе, высказанной В.С. Гурфинкелем, на основе внутреннего представления происходит выработка внутреннего представления о референтной вертикали, используемой для регуляции отклонений от положения равновесия. Заметим, что внутреннее представление о положении тела достаточно консервативно: для изменения позных реакций в условиях невесомости во время космического полета происходит в течение нескольких дней (Clement et al. 1984). При возвращении на землю восстановление нормальных позных реакций происходит быстрее.

Упреждающая позная активность

При спокойном стоянии изменение мышечной активности наблюдается после отклонения от положения равновесия. При ожидаемом воздействии на положение тела изменение работы постуральных мышц происходит до начала возмущения позы. Например, при внезапном перемещении платформы со стоящим обследуемым в ответ на нарушение равновесия возникает реакция восстановления вертикальной позы. Но если движение

платформы вперед-назад происходит в течение некоторого времени, то изменение положения тела происходит одновременно с движением. Таким образом, система поддержания равновесия заранее настраивается на предполагаемое воздействие на позу (Horak et al., 1989, Dietz et al., 1993, Gurfinkel et al., 1976, Schieppati et al., 2002).

Анализ координации позы и движения также указывает на то, что позный контроль не может быть организован только на уровне рефлексов. Во время произвольного движения задачей позного контроля является не только сохранить равновесие, но и обеспечить достижение цели произвольного движения. Еще в сороковых годах 20 века была предложена модель, связывающая позные настройки и достижение цели произвольного движения (Hess 1943). В рамках этой модели система позного контроля была разделена на часть, связанную с достижением цели произвольного движения, и часть, связанную с обеспечением стабильности при выполнении движения. Сохранение равновесия и стабильного положения тела или отдельных его частей создает референтную систему для планирования и выполнения произвольного движения. При движении части тела возникают внутренние реактивные силы, нарушающие равновесие. Для компенсации такого нарушения позы необходима активация мышц, выполняющих позные функции. В 1967 году было показано, что при быстром подъеме руки у стоящего человека перед активацией мышц, выполняющих произвольное движение, происходит активация мышц ног для компенсации позных возмущений, вызванных подъемом руки (Беленький и др. 1967). Подготовка к нарушению позы, вызванному произвольным движением, наблюдается за 100 мс до начала движения (Беленький и др. 1967, Lee 1980, Benvenuti et al., 1997, De Wolf et al., 1998). При этом подготовка к возмущению пропорциональна ожидаемому воздействию, а не только амплитуде произвольного движения (Zattara and Bouisset, 1986, Aruin and Latash 1995a, 1995b, Slijper et al., 2002, Bouisset et al., 2000a,b). Действительно, при подъеме груза большой величины упреждающая активность будет больше. Однако

даже небольшое движение может сопровождаться упреждающей активностью большой амплитуды, и величина упреждающей активности определяется именно ожидаемым возмущением позы (Aruin and Latash 1995b). Например, при стрельбе из ружья произвольное движение состоит в нажатии курка, а упреждающая активность связана с отдачей от выстрела.

Возможно, что упреждающее изменение позной активности перед произвольным движением направлено на сохранение взаимных положений различных частей тела для сохранения равновесия всего тела (Bouisset and Zattara, 1987). Во время упреждающей активности моменты сил, генерируемые в различных суставах, пропорциональны инерционным силам, возникающим из-за произвольного движения (Friedli et al. 1988). Таким образом, при произвольном движении система поддержания равновесия заранее компенсирует возможное смещение проекции общего центра масс тела.

Такая картина наблюдается как при движениях, направленных на существенное перемещение самого центра масс с изменением опорного контура, таких, как например, подъем на носки (Липшиц и др., 1981, Nardone and Scieppatti 1988) или к перемещениям больших масс тела без изменения опорного контура, таким как сгибание тела в тазобедренном суставе (Alexandrov et al., 1998), но также и при движениях отдельных звеньев тела, не связанных с перемещением больших масс, таких как быстрый подъем руки (Беленький и др., 1967, Aruin and Latash 1995a, Bouisset et al., 2000). При всех подобных движениях происходят как изменения в тонической активности мышц (вытормаживание или увеличение активности), так и фазические изменения, выражающиеся, как правило, в сравнительно кратковременных вспышках ЭМГ. Все эти изменения принято подразделять на две части – упреждающие, которые начинаются до начала движения, и стабилизирующие, которые происходят во время движения и направлены на компенсацию двигательных возмущений и стабилизацию конечного положения (Crenna et al., 1987, Cordo et al., 1982). Такая последовательность

мышечной активности вырабатывается в процессе онтогенеза и представляет собой достаточно жесткую программу, что доказали эксперименты, выполненные в невесомости (Clement et al., 1984). Такое деление на упреждающие и компенсаторные компоненты активности довольно распространено в литературе, хотя первые можно называть упреждающими только потому, что они начинаются до движения, часто же основная часть этой активности приходится на само движение. Поэтому правильным нам представляется деление программируемые до начала движения изменения активности и изменения на основе обратных связей, использующие информацию о текущем состоянии системы. Поэтому представляется важным провести 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.

Можно говорить о том, что система позного контроля представляет собой многоуровневую систему, которая на высших уровнях обеспечивает согласование позы и произвольного движения. Такой подход был предложен Н.А.Бернштейном (Бернштейн 1967). Он включает в себя как врожденные рефлекторные механизмы, так и новые двигательные навыки, приобретенные при обучении (Clement et al., 1984; Gurfinkel et al., 1988; Lestienne and Gurfinkel, 1988, Gurfinkel and Levik, 1991, Гурфинкель и Левик ,1991, Гурфинкель и др., 1991). На высшем уровне создается схема внутреннего представления, на основе которой происходит управление движением с учетом кинематики и динамики, выполняемого движения.

Важным вопросом, занимающим исследователей произвольных движений человека, выполняемых при поддержании вертикальной позы, является вопрос организации взаимодействия двух систем – управления позой и управления произвольным движением. Такая координация необходима, так как практически любое произвольное движение, выполняемое человеком в вертикальной позе, приводит к изменению

конфигурации тела, сдвигу общего центра масс тела. Очевидно, что для сохранения устойчивости и успешного выполнения планируемого движения необходима работа не только мышц, выполняющих движения, но и хорошо согласованная активность постуральных мышц. При этом успешная работа постуральных мышц в силу целого ряда факторов (большие задержки и т.д.) вряд ли возможна только на основе обратных связей, т.е. реакций на возмущения, возникающие при выполнении движения. И действительно уже первые работы (Беленький и др. 1967) показали, что изменения активности постуральных мышц происходят одновременно или даже с заметным упреждением по отношению к активности мышц, реализующих движение. Существует довольно большое количество экспериментальных работ, на основании которых были предложены две основные модели взаимодействия – параллельная и иерархическая (Massion 1992). Большинство экспериментальных данных при локальных произвольных движениях (Horak and Nashner, 1986, Lee et al., 1987, Benvenuti et al., 1997) свидетельствуют в пользу параллельной схемы управления. Более детальный анализ зависимости упреждающих позных компонент от времени задержки двигательного ответа может помочь продвинуться в понимании взаимодействия систем регуляции позы и управления движениями, поэтому он и ставился в качестве задачи исследований. Для выяснения того, какие компоненты активности постуральных мышц отражают действие системы регуляции позы, а какие системы управления движением, упреждающая активность была исследована в экспериментальных условиях, в которых при выполнении быстрого подъема руки задача поддержания вертикальной позы облегчалась в различной степени.

Позная активность при поддержании положения отдельных частей тела

Поддержание позы не сводится к поддержанию вертикального

положения у стоящего человека. Особенности работы системы управления позой проявляются при управлении тонической мышечной активностью для сохранения положения отдельных частей тела. Примером, когда положение сегмента тела стабилизируется во время выполнения произвольного движения, является упреждающая активность в сгибателях плеча при бимануальной разгрузке (Hugon et al., 1982; Dufosse et al., 1985; Paulignan et al., 1989). В этой задаче разгрузки обследуемый сидел, удерживая предплечье в горизонтальном положении. На его руке располагался груз. В одном варианте эксперимента сам обследуемый по сигналу снимал груз другой рукой. При снятии груза предплечье сохраняло положение, потому что перед разгрузкой происходило уменьшение активности в мышцах, удерживающих предплечье в горизонтальном положении. Такая упреждающая активность сохранялась даже у пациента с дегенерацией всех чувствительных волокон (Forget and Lamarre, 1990). Это изменение активности наблюдалось до начала движения контралатеральной руки, что означает, что оно генерируется, предваряя движение, а не на основе обратных связей. Такое изменение активности заучивается в детстве наряду с другими привычными движениями. Если груз снимал другой человек, то наблюдалось непроизвольное движение предплечья вверх. Таким образом, при бимануальной разгрузке наблюдается упреждающее изменение активности мышц аналогичное тому, которое наблюдалось в мышцах ног при подъеме руки у стоящего человека (Dufosse et al. 1985, Kaluzny and Wiesendanger, 1992, Massion et al., 1999). Результаты исследований показывают, что координация движений рук в задаче бимануальной разгрузки основана на центральных механизмах. Можно предположить, что механизмы реализации упреждающего изменения активности мышц в разных условиях связаны с работой общих центральных структур, независимо от того, в каких частях тела упреждающая активность наблюдается. Поэтому изучение того, какие структуры мозга участвуют в организации упреждающей активности во время бимануальной разгрузки, поможет прояснить механизмы

взаимодействия системы поддержания равновесия и системы выполнения произвольного движения.

Координация силы сжатия и нагрузки при удержании предмета в статических условиях и при движении руки

При статическом удержании предмета между большим и указательным пальцами происходит настройка активности мышц пальцем таким образом, что сила сжатия предмета лишь на небольшую величину превышает вертикальную силу, действующую на предмет (Johansson and Westling 1984,1988; Cole and Abbs 1988; Flanagan and Tresilian 1994). При изменении нагрузки изменение силы сжатия линейно возрастает с увеличением нагрузки (Kinoshita et al. 1995). Координация между силой сжатия и вертикальной силой нагрузки развивается в детском возрасте (Forssberg et al. 1991; Blank et al. 2001) и является признаком нормального развития моторных функций (Gordon 2001). Сила сжатия изменяется с увеличением веса предмета (Johansson and Westling 1984; Winstein et al. 1991), внезапным изменением силы нагрузки (Cole and Abbs 1988; Eliasson et al. 1995, Serrien et al. 1999), при изменении силы трения между пальцами и предметом (Cole and Johansson 1993; Cadoret and Smith 1996; Burstedt et al. 1999), при изменении силы тяжести в космическом полете или параболическом полете (McIntyre et al. 1998; Hermsdorfer et al. 1999a; Augurelle et al. 2003), при изменении инерционной силы при движении руки с предметом (Flanagan and Wing 1993, 1995; Flanagan et al. 1993; Flanagan and Tresilian 1994; Kinoshita et al. 1996) при перемещении тела во время ходьбы (Gysin et al. 2003, Diermayr et al., 2008). Во время манипуляций с предметом сила сжатия больше у людей пожилого возраста (Vandervoort et al. 1986; Kinoshita and Francis 1996; Cole and Rotella 2002) и больных с различными неврологическими заболеваниями (Gordon and Duff 1999; Babin-Ratté et al. 1999; Hermsdorfer et al. 1999b; Serrien and Wiesendanger 1999; Fellows et al. 1998, 2001). Местная анестезия кожи пальцев снижает точность координации силы сжатия и нагрузки, но характер зависимости силы сжатия от нагрузки сохраняется (Nowak et al. 2001; Monzee

et al. 2003; Nowak and Hermsdörfer 2003). Эти данные указывают на то, что связь между силой сжатия и нагрузкой строится на основе внутреннего представления о предстоящем изменении силы нагрузки (Johansson and Westling 1984; Flanagan and Wing 1995), а механизм, использующий обратную связь по афферентным сигналам от кожных рецепторов, запускает механизмы коррекции при внезапном изменении силы сжатия или ошибочной оценки предстоящего воздействия.

Поскольку механизмы координации силы сжатия и нагрузки не являются врожденными, а развиваются в детстве (Forssberg et al. 1991, 1992), можно предположить, что первичная моторная кора и соматосенсорные корковые области участвуют в управлении такой координацией (e.g., Ehrsson et al. 2000, 2001; Nikosaka et al. 1985; Jeannerod et al. 1984; Kinoshita et al. 2000; Kruger and Porter 1958; Lemon et al. 1995; Passingham et al. 1983; Peele 1944; Porter and Lemon 1993; Schieber and Poliakov 1998). Исследования с использованием функциональной магнитно-резонансной томографии также показывают такую возможность (Ehrsson et al. 2000, 2001; Kuhtz-Buschbeck et al. 2001). Однако, временное разрешение томографических исследований не позволяет оценить роль моторной коры в координации упреждающего изменения мышечной активности с предполагаемым изменением нагрузки. Использование транскраниальной магнитной стимуляции позволяет оценить роль определенного участка коры головного мозга в конкретный момент выполняемого движения.

Нервный контроль позы

Функция высших отделов ЦНС в регуляции позы состоит в координации локальных и нелокальных регуляторных механизмов. Следует подчеркнуть, что такое разделение условно и разные части нервной системы в той или иной степени вовлечены в поддержание позы.

В ранних исследованиях Шеррингтона было показано, что у собаки с после острой перерезки спинного мозга отсутствуют спинальные рефлексy и

способность поддерживать вес тела (Sherrington, 1910, 1931). После прекращения спинального шока можно наблюдать активность в экстензорных мышцах, достаточную для поддержания туловища (Sherrington, 1915, 1920). При этом поддержание веса тела было возможно только при соответствующем положении ноги. Эта мышечная активность была связана с проявлением рефлекса на растяжение. Поддержание туловища у спинального животного нестабильно и может прекращаться самопроизвольно или в ответ на внешний стимул. При более высокой перерезке ствола мозга на межколликкулярном уровне у животного проявлялась децеребрационная ригидность, связанная с устранением тормозного влияния со стороны высших отделов мозга. Тонус экстензорных мышц был повышен, конечности выпрямлены, голова запрокинута (Sherrington, 1898). Если поставить такое животное, то оно сохраняло стоячее положение. Шеррингтон рассматривал децеребрационную ригидность как карикатурное проявление нормальной позной активности. Если спинной мозг сохраняет связь не только с продолговатым мозгом и мостом, но также со средним мозгом, то такое мезэнцефалическое животное способно сохранять нормальную позу, восстанавливать нарушение позы, т.е. проявлять выпрямительные, лабиринтные и шейные тонические рефлексы. По-видимому, сенсомоторной интеграции на уровне ретикулярной формации моста и красного ядра достаточно для сохранения основных механизмов поддержания позы у животных. Животное с удаленной корой способно поддерживать вес тела и реагировать на нарушение позы. В экспериментах на декортицированных кошках и собаках показано, что у таких животных позные реакции почти такие же как у интактных. Поэтому обычно регуляция позы приписывалась процессам, происходящим на уровне мозгового ствола, без особого участия коры головного мозга. Магнус считал, что регуляция позы осуществляется структурами, расположенными в стволе мозга и относительно независима от прямых произвольных влияний (Magnus, 1926; Sherrington, 1910). Такая точка зрения поддерживается также наблюдениями, что позные реакции на

возмущение запускаются автоматически, непроизвольно, и начинаются быстрее произвольных реакций (Chan et al., 1979; Matthews, 1991), а также менее вариабельны, чем произвольные реакции.

Привычная точка зрения на участие моторной коры в управлении движениями состоит в том, что основное влияние моторная кора оказывает на индивидуализированные движения в дистальных суставах (Porter and Lemon, 1993). Считается что участие моторной коры слабо выражено в движениях, связанных с работой автоматических механизмов, таких как ходьба или поза. Однако следует указать, что хотя позные реакции начинаются раньше, чем произвольные, но поздняя часть этих реакций может находиться под влиянием высших моторных центров. Наблюдения на животных и человеке с повреждениями моторной коры и сохранным стволом мозга показали изменение позных реакций на позное возмущение. Животное с повреждением моторной коры не может инициировать шаг в ответ на возмущение (Bard, 1958; Chan et al., 1979; Diener et al., 1985; Geurts et al., 2005; Magoun and Ranson, 1938; Rademaker, 1931). Кроме того, позные реакции, которые охватывают мышцы многих сегментов тела, сильнее зависят от выполняемой двигательной задачи по сравнению со спинальными рефлексамии (Horak and Macpherson, 1996). Таким образом, можно предположить, что кора головного мозга участвует в регуляции механизмов поддержания позы.

На участие коры головного мозга в позных реакциях указывает их изменение при сложных двигательных задачах. Например, вычисления в уме, повышенное внимание, состояние опасности изменяют течение позных реакций (Brauer et al., 2002; Brown et al., 1999; Carpenter et al., 2004; Maki et al., 2001; McIlroy et al., 1999; Norrie et al., 2002; Quant et al., 2004a; Zettel et al., 2005). Изменение позных реакций также наблюдается в эксперименте с изменением намерений или предварительных инструкций обследуемому (Buchanan and Horak, 2003; Burleigh et al., 1994; Burleigh and Horak, 1996; McIlroy and Maki, 1993), при обучении и изменении позных реакций на

основании предыдущего опыта (Diener et al., 1988; Horak and Nashner, 1986; Horak et al., 1989; Maki and Whitelaw, 1993; McIlroy and Maki, 1993; Quintern et al., 1985), при изменении начальных условий выполнения движений (Chong et al., 1999; Henry et al., 2001; Tjernstrom et al., 2002; Zettel et al., 2002a,b). Поскольку вычисления в уме, повышенное внимание и двигательная память, скорее всего, связаны с работой коры головного мозга (Dehaene et al., 2004; Kaiser and Lutzenberger, 2005; Naghavi and Nyberg, 2005), то можно предполагать, что кора участвует в поддержании вертикальной позы. Наблюдения на больных с инсультом показывают, что нарушения внимания отражается на поддержании равновесия, у пациентов с рассеянным вниманием чаще наблюдаются потеря равновесия и падения (Hyndman and Ashburn, 2003). Регистрация ЭЭГ показывает, что дополнительная умственная нагрузка влияет на величину корковых потенциалов, связанных с позным возмущением и на амплитуду колебаний, вызванных возмущением (Brown et al., 1999; Quant et al., 2004). Пациенты с нарушением интеллектуального развития подвержены большому риску падений (Buchner and Larson, 1987; Hauer et al., 2003; Kose et al., 2005). Таким образом, позные реакции зависят от активности коры головного мозга.

Недавние эксперименты с регистрацией активности нейронов моторной коры у свободно движущейся кошки показали, что эта активность сильно модулируется в соответствии с проявлением позных реакций (Beloozerova et al. 2003b, 2005), что прямо указывает на то, что моторная кора участвует в позном контроле у животных. По-видимому, модуляция нейронов моторной коры, связанная с позными реакциями, обусловлена обратными связями от сенсорных сигналов о позных нарушениях. Также известно, что нейроны моторной коры у кошки проявляют ритмическую активность в ритме шага при локомоции в условиях, требующих повышенной точности к траектории движения или месту постановки лапы (Beloozerova and Sirota, 1993, Armstrong. and Drew, 1984). Таким образом, моторная кора участвует в коррекции спинальных автоматизмов. Такое

участие может быть связано с тем, что моторная кора является структурой вовлеченной в коррекцию двигательных программ на основе системы внутреннего представления.

Данные, полученные при использовании транскраниальной магнитной стимуляции моторной коры у человека во время позных реакций, не позволяют прояснить роль моторной коры в регуляции позы. В одних работах результаты указывают на преимущественно спинальный характер позных реакций (Keck et al. 1998). В других вероятно участие моторной коры в таких реакциях (Lavoie et al. 1995, Taube et al. 2006). Следует учитывать, что изменение амплитуды разряда в мышцах может быть связано как с активностью в моторной коре, так и с увеличением возбудимости мотонейронов спинного мозга. (Shubert et al., 1997, Morita et al., 2000, Maertens et al., 1992, Leukel et al., 2008).

Традиционно принято считать, что нарушения схемы тела связаны, главным образом, с поражениями теменной доли (Head and Holmes, 1911), что подтверждается результатами визуализации нейронной активности и (Bonda et al., 1995; Parsons et al., 1995; Ehrsson et al., 2004, 2005) . Однако, схема тела, по-видимому, не является столь жестко локализованной системой. Многочисленные исследования указывают на то, что базальные ганглии, мозжечок, премоторная кора, дополнительная моторная кора участвуют в процессе преобразования сенсомоторных сигналов (Shadmehr and Krakauer, 2008, Alexander and Crutcher, 1990). Материал наблюдений над больными с повреждениями спинного мозга показывает, что эта структура содержит, по крайней мере, некоторые элементы схемы тела. Исследование с помощью магнито-резонансного изображения также показало, что в создание внутреннего представления вовлечены наряду с теменной корой первичная моторная кора и первичная сенсорная кора, мозжечок. (Diedrichsen et al., 2005).

Моторная кора участвует в движениях очень разного характера. В

работе Эвартса было показано, что активность нейронов моторной коры связана с силой, развиваемой мышцей (Evarts 1968). В других работах было показано, что активность нейронов связана с направлением движения руки (Georgopoulos et al. 1982), с положением руки (Georgopoulos et al. 1984; Paninski et al. 2004), со скоростью (Moran and Schwartz 1999), ускорением (Georgopoulos et al. 1982), с расстоянием, на которое перемещается рука, с моментами и силами, которые она производит (Cabel et al. 2001; Cheney and Fetz 1980; Kalaska et al. 1989), с различными комбинациями этих параметров (Ashe and Georgopoulos 1994; Fu et al. 1995; Fu et al. 1993). Таким образом, активность в моторной коре может определять и контролировать почти любой параметр движения и посылать соответствующие команды в спинной мозг. При этом вовсе необязательно, что активность моторной коры полностью должна определять картину мышечного возбуждения, необходимого для выполнения задачи (Drew 1993). Управления мышечной активностью осуществляется с помощью модуляции работы автоматизмов спинного мозга (Georgopoulos and Grillner 1989). По-видимому, особая роль моторной коры в управлении связана с участием в выработке двигательных программ с использованием системы внутреннего представления о конфигурации тела и о предполагаемом движении. Можно предположить, что моторная кора кроме управления мышечной активностью также участвует в организации системы внутреннего представления.

Моторная кора у человека может участвовать не только в управлении мышечной активностью дистальных мышц, но и в настройке нервных автоматизмов, таких как поддержание вертикальной позы и локомоция. Участие моторной коры в управлении активностью мышц ног оказывается разной в зависимости от устойчивости позы (Obata et al., 2009). Моторная кора у приматов и человека участвует в выполнении движений, которые у более простых животных осуществляются на уровне спинного мозга. В частности, исследование рефлекса на растяжение указывает на то, что более поздние компоненты мышечной активности при этом рефлексе

модулируются моторной корой (Shemmell et al., 2009). В данной работе была предпринята попытка прояснить участие моторной коры в настройке и выполнении позных задач. Для этого была использована транскраниальная магнитная стимуляция.

Транскраниальная магнитная стимуляция

Транскраниальная магнитная стимуляция была предложена для стимуляции коры головного мозга в 1985 году (Barker et al., 1985). Она представляет собой неинвазивный способ активации нейронов коры головного мозга, практически не приводит к каким-нибудь неприятным ощущениям и может быть применена для исследования активности коры головного мозга у здоровых, для диагностики повреждений нервной системы у больных, как в острый период, так и во время реабилитации. Разрабатываются специальные программы использования ТМС для восстановления после функций после заболеваний (Profice et al., 2007). Принцип работы ТМС основан на проникновении магнитного поля в мозговую ткань, что приводит к возникновению токов, вызывающих разряды как в телах нейронов, так и в их аксонах. Для стимуляции коры мозга через катушку стимулятора, приложенную к голове обследуемого пропускают короткий (50-200 мкс) импульс тока большой амплитуды (сотни ампер). Глубина действия магнитного поля обычно составляет несколько сантиметров и зависит от конструкции катушки и от направления тока, индуцируемого в ткани мозга. Использование круглой катушки приводит к активации большой области коры, а катушка в виде восьмерки вызывает более локальный эффект. Смещение стимулирующей катушки на доли сантиметра сильно изменяет эффект стимуляции.

Ток, индуцируемый изменением магнитного поля, может вызвать разряды как в нисходящих кортикоспинальных аксонах (Di Lazzaro et al., 1998a, 2004), так и в кортико-кортикальных и таламо-кортикальных аксонах, приводящих транссинаптически к активации нейронов, дающих нисходящие

аксоны (Di Lazzaro et al., 2002). В нисходящем залпе в кортикоспинальном тракте можно выделить первую волну активности, связанную с прямой активацией кортикоспинальных аксонов. За ней с интервалом 1.5 мс следуют волны, связанные с синаптической активацией нейронов, проецирующихся в кортикоспинальный тракт (Patton and Amassian, 1954, Di Lazzaro et al., 2002). Скорость проведения нисходящего залпа составляет 60-70 м/с. При индуцированном токе порог для транссинаптической активации кортикоспинальных нейронов ниже, чем для непосредственного возбуждения их аксонов. При стимуляции моторной коры нисходящий залп в кортикоспинальном тракте приводит к моносинаптической активации мотонейронов спинного мозга и синхронному разряду в соответствующих мышцах. Таким образом, изучая амплитуду разряда в мышцах можно получить данные об активности в моторной коре. Изменение амплитуды разряда в мышце связано как с величиной разряда в кортикоспинальном тракте, отражающей возбуждение в коре головного мозга, так и с изменением возбудимости мотонейронов. При одном и том же уровне мышечной активности изменение величины разряда, вызванного ТМС моторной коры, указывает на изменение активности нейронов моторной коры. Было показано, что при выполнении двигательных задач с разным уровнем сложности в задачах требующих большей координации или точности величина вызванного ответа в мышцах увеличивается (Flament et al., 1992). Эти результаты соответствуют данным полученным при регистрации нейрональной активности при выполнении двигательных задач разной сложности, в которой было показано, что модуляция нейронов моторной коры наблюдаются во время аккуратного взятия предмета и отсутствует во время взятия предмета всей рукой (Muir and Lemon, 1983; Maier et al., 1993). Различия в изменении величины мышечной активности и амплитуды мышечного ответа может указывать на изменение активности моторной коры. Например, было показано, что перед взятием предмета ответы на ТМС в мышцах руки увеличиваются в большей степени, чем мышечная

активность. Такой результат указывает на участие моторной коры в координации движения пальцев перед взятием предмета (Lemon et al., 1995).

Использование ТМС во время поддержания позы и координации позной активности и произвольного движения позволит продвинуться в понимании роли моторной коры в поддержании позной активности.

Таким образом, при выполнении позных задач наблюдается сложное взаимодействие супраспинальных влияний на механизмы позного контроля и афферентной информации от источников разной модальности. Целью данной работы было изучить особенности сенсомоторного взаимодействия в процессе согласования позы и движения в зависимости от конфигурации тела, доступных источников афферентной информации, механических условий выполнения позных задач.

Также ставилась цель изучить изменение корковых влияний на мышцы, вовлеченные в выполнение позных задач, при изменении условий поддержания позы и во время упреждающих изменений перед произвольным движением.

Материалы и методы

Для решения поставленных научных задач были проведены несколько серий экспериментов. Методика, используемая в каждой серии, описывается в соответствующей главе. В данной главе отметим лишь существенные методические подходы для выполнения поставленных задач.

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 (глава 1.1). 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 стабилеографическом исследовании обследуемого 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 (глава 2). 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 стабилографа, каждый из которых регистрировал усилие, приложенной к ноге и положение центра давления каждой ноги.

В некоторых сериях экспериментов также использовали медленное перемещение опоры с обследуемым в переднезаднем направлении, что позволило повлиять на восприятие афферентной информации о движении тела при точечном скользящем контакте с внешним объектом и исследовать влияние изменения такого восприятия на стабильность поддержания позы (глава 1.2-1.3). 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 позые 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 (глава 4). 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 обследуемый удерживал реку с чашкой, в которую падал груз (глава 6). 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. При ТМС синхронный разряд в кортикоспинальных волокнах возникает из-за действия стимула на фоне 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, ВМО на ТМС

возрастает в большей степени, чем фоновая активность в мышце (Flament et al., 1993, Lemon et al., 1995). Поэтому в проведенных экспериментах сравнивали текущую электрическую мышечную активность (ЭМГ) и ВМО на стимуляцию 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 (глава 3),
- при изучении упреждающего торможения активности в мышцах руки при бимануальной разгрузке (глава 5),
- при упреждающем изменении активности мышц пальцев, во время ловли падающего груза (глава 7)
- 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 (глава 8).
- при стационарном удержании рукой предмета в положении устойчивого и неустойчивого равновесия, (глава 9)

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 обследуемые были информированы о процедуре исследований и дали согласие на участие в экспериментах.

Результаты и их обсуждение

1. Поддержание позной активности в усложненных условиях

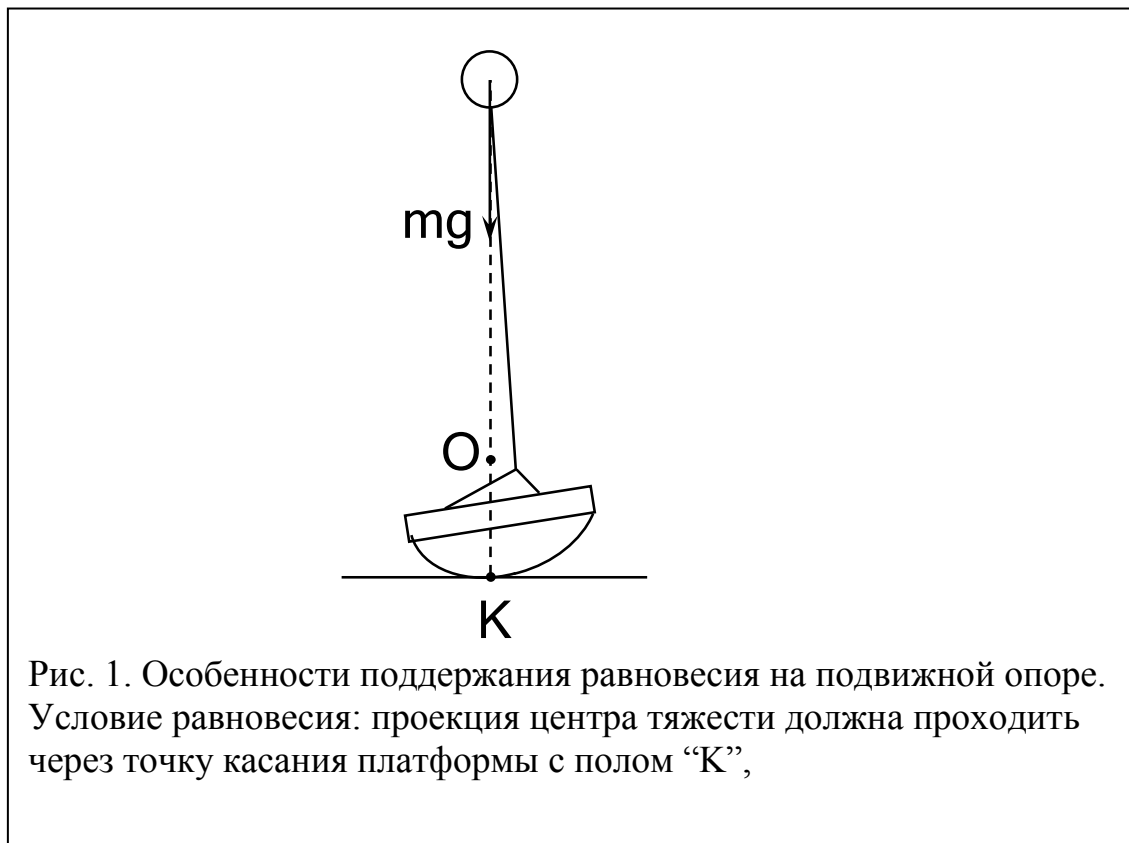
1.1 Постуральные эффекты вибрации мышц ног при стоянии на опорах разной устойчивости

Сенсомоторное взаимодействие требует согласование афферентной информации от источников различной модальности, учитывая степень их надежности и возможность однозначной интерпретации. В связи с этим представляет интерес изучение стояния на неустойчивой опоре. Изменение степени устойчивости 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, на положение тела может измениться. В серии экспериментов сравнивали влияние вибрации мышц голени на отклонение от равновесия при стоянии на твердом полу и неустойчивой опоре.

Материалы и методы. В экспериментах приняли участие 8 здоровых обследуемых в возрасте от 20 до 45 лет, ознакомленных с методами исследования и давших согласие на их применение. Обследуемый стоял на подвижной платформе, основание которой имело цилиндрическую поверхность. Высота платформы всегда равнялась 6 см, а радиус цилиндрического основания 30, 60 и 120 см. Таким образом, подвижная платформа в форме пресс-папье могла совершать вращательно-поступательное движение. Общая масса платформы равнялась примерно 2 кг.

Обследуемый стоял с закрытыми глазами, центр стоп совпадал с центром платформы. Регистрировали: угол поворота платформы, угол в голеностопном суставе, горизонтальное перемещение верхней части корпуса и ЭМГ активность мышц голени. За положительное направление изменения углов и перемещения корпуса принимали отклонение тела вперед.

Продолжительность вибрационной стимуляции мышц составляла 20 с. Для количественной оценки эффекта вибрации мы сравнивали изменение среднего положения угла наклона платформы, угла в голеностопном суставе и горизонтальное перемещение грудной точки. Для этого сравнивали



последние 15 с вибрации (с 5 по 20 с) с 10 с периодом до вибрации. Таким образом, переходный процесс, который обычно занимал несколько секунд после включения вибраторов, исключался при оценке средних значений.

Для вибростимуляции трехглавых мышц голени использовались вибраторы, представлявшие собой электродвигатели постоянного тока ДПМ-

30-N1-01, снабженные эксцентриками. Вибраторы прикреплялись к голени при помощи резиновых лент и располагались над Ахилловыми сухожилиями обеих ног. Использовалась вибрация умеренной интенсивности, предназначенная для избирательной активации афферентов Ia группы. Применявшаяся частота равнялась 40 Гц, амплитуда колебаний составляла 0.8 мм и не зависела от силы прижатия вибраторов.

ЭМГ-активность *m. soleus* и *m. tibialis anterior* регистрировали поверхностными электродами, расположенными на левой ноге обследуемого. Угол наклона платформы измеряли тензометрическим, а угол в голеностопном суставе - потенциометрическим датчиком следующей конструкции. Металлическая пластина, согнутая в соответствие с формой передней поверхности голени, плотно прижималась к голени (*planum tibia*) левой ноги резиновыми ремешками. С помощью нерастяжимой нити она соединялась с потенциометром, расположенным впереди обследуемого на металлической опоре, установленной прямо на платформе. Таким образом, наклон голени относительно платформы вызывал поворот потенциометра. Возвращающая сила обеспечивалась легкой пружиной.

Перемещение верхней части корпуса в переднезаднем направлении измеряли с помощью тензометрического датчика, соединенного легкой эластичной нитью с "грудной точкой". Натяжение и жесткость нити были малы (0.8 Н и 7 Н/м соответственно) и не влияли на позу обследуемого.

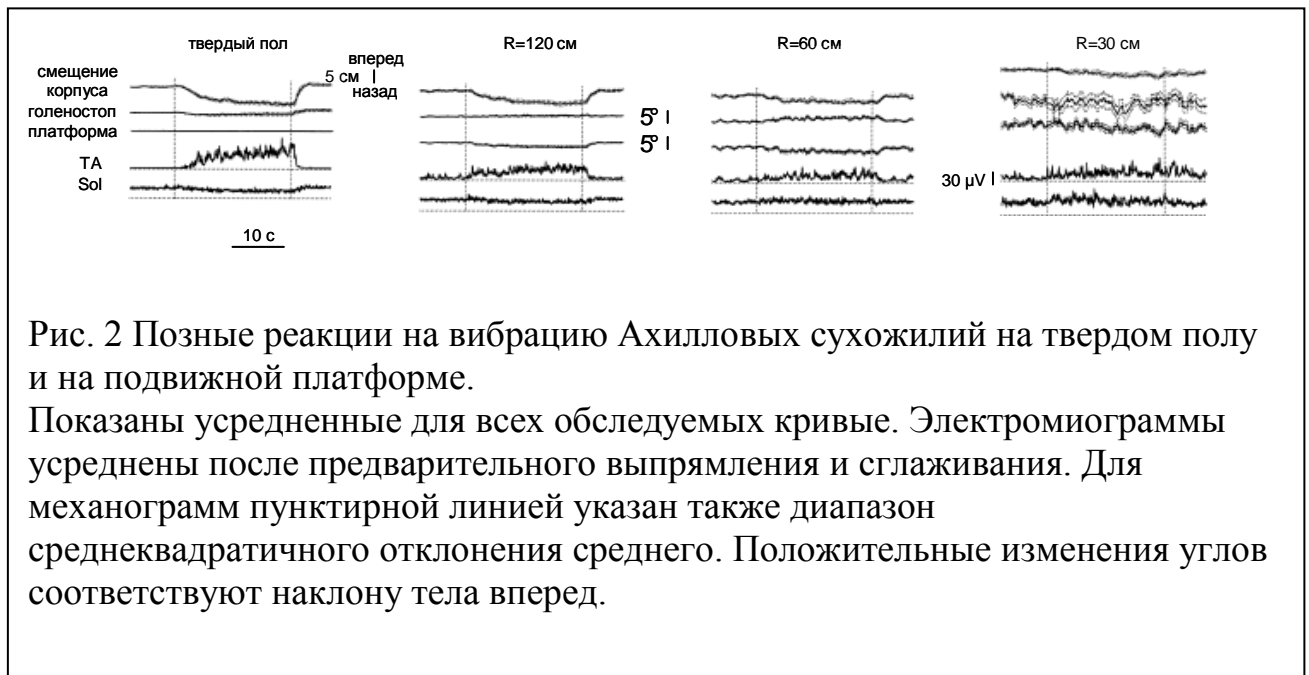
Регистрируемые сигналы вводились через АЦП в ЭВМ. Частота оцифровывания миограмм и механограмм составляла 500 и 20 Гц соответственно.

Числовые данные приведены в виде среднего \pm среднеквадратичное отклонение.

Результаты. Условие равновесия на подвижной опоре следующее: положение проекции центра масс должно примерно совпадать (с точностью до малых колебаний) с точкой (точнее с линией) контакта платформы с

полом, чтобы не было опрокидывающего момента силы тяжести (Рис. 1). Подвижная опора указанной конструкции обладает существенным свойством, благодаря которому и возможно сохранение равновесия: поворот платформы вызывает горизонтальное смещение стоящего на ней человека вперед или назад. Поэтому для сохранения равновесия любое отклонение тела нужно сопровождать "подстановкой" опоры под смещающийся вперед или назад центр масс. Горизонтальные смещения платформы в направлении сдвига центра масс были следствием активных движений в голеностопном суставе (Ivanenko et al., 1997).

На твердом полу, при вибрации, приложенной к Ахилловым



сухожилиям, наблюдалось смещение корпуса назад, уменьшение уровня активности в камбаловидной мышце и возрастание активности в передней большеберцовой мышце (рис.2). В среднем у 8 обследуемых отклонение верхней части корпуса составило -5.6 ± 1.9 см, а изменение угла в голеностопном суставе $-0.7 \pm 1.7^\circ$. Малое изменение угла в голеностопном суставе объяснялось тем, что у части обследуемых (у 3 из 8 человек)

отклонение корпуса назад осуществлялось в основном за счет разгибания в тазобедренном, а не голеностопном суставе. При этом изменение угла в голеностопном суставе носило часто двухфазный характер: сначала угол наклона корпуса и угол в голеностопном суставе изменялись параллельно друг другу, затем на фоне продолжающегося медленного отклонения корпуса назад изменение угла в голеностопном суставе замедлялось или даже меняло знак, т.к. начиналось разгибание в тазобедренном суставе. Таким образом, отклонение общего центра масс тела всегда монотонно шло назад. Соответственно это сопровождалось уменьшением активности камбаловидной мышцы.

В отсутствие вибрации колебания угла в голеностопном суставе, оцениваемые как среднеквадратичное отклонение от среднего уровня, составляли на твердом полу $0.2 \pm 0.1^\circ$, на платформе радиуса 120 см – $0.2 \pm 0.2^\circ$, радиуса 60 см – $0.7 \pm 0.4^\circ$ и радиуса 30 см – $3.4 \pm 2.6^\circ$. Таким образом, на платформе большого радиуса колебания угла в голеностопном суставе и колебания платформы были относительно малы, что видно даже на усредненных кривых (Рис. 2). Субъективно стоять на платформе радиуса 120 см было легче, чем на платформе радиуса 30 см.

Проведенное исследование показало, что вибрационная активация мышечных рецепторов оказывает наибольшее влияние в устойчивом положении тела и практически не эффективна в крайне неустойчивом положении.

Выраженность вибрационных реакций на подвижной опоре зависело от ее конструкции. На платформе радиуса 30 см вибрационные реакции в среднем были очень слабые. Изменений угла наклона платформы и угла в голеностопном суставе почти не наблюдалось. Однако реакции были хорошо выражены на платформах большего радиуса (табл. 1). Как и на твердом полу, наблюдалось смещение корпуса назад и уменьшение уровня активности *m. soleus* (Рис. 2).

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.

Обсуждение.

Вместо больших нарушений равновесия, которых можно было

Таблица 1

Изменение угла наклона платформы, горизонтального положения верхней части корпуса и угла в голеностопном суставе, после включения вибрации Ахилловых сухожилий.

	Изменение угла наклона платформы, град	Смещение грудной точки, см	Изменение голеностопного угла, град
R=30 см	-1.3 (S.D. 1.6)	-1.7 (S.D. 1.9)	-0.5 (S.D. 4.5)
R=60 см	-1.5 (S.D. 1.5)	-2.3 (S.D. 1.8)	1.6 (S.D. 0.9)
R=120 см	-1.2 (S.D. 0.6)	-4.0 (S.D. 1.8)	0.4 (S.D. 0.8)
Твердый пол	-	-5.6 (S.D. 1.9)	-0.7 (S.D. 1.7)

бы ожидать на неустойчивой опоре (как это происходит, например, при гальванической стимуляции лабиринтов (Day et al., 1997), влияние вибрации постуральных мышц на подвижной опоре лишь ослабевало. В работе Гурфинкеля и др. (Гурфинкель и др., 1996) было высказано предположение, что вызванный вибрацией искусственный афферентный поток заблокирован

в случае неустойчивой во фронтальном направлении позы и что его блокирование определяется состоянием системы равновесия. Наши данные подтверждают это предположение и свидетельствуют о том, что влияние устойчивости позы принципиально сходно для сагиттального и фронтального направлений и, по-видимому, отражает общие закономерности функционирования системы поддержания равновесия.

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. Поэтому при стоянии на неустойчивой опоре изменение афферентного потока при приложении вибрации к мышцам голени приводило к меньшему отклонению корпуса от вертикального положения, чем при стоянии на твердом полу. Таким образом, на неустойчивой опоре изменилось влияние афферентной информации, поступающей от мышц голеностопного сустава, на поддержание вертикальной позы. Вероятно, что при стоянии на неустойчивой опоре система регуляции позы для определения движения тела в меньшей степени использует афферентные сигналы от мышц голеностопного сустава, но выделяет из афферентных сигналов даже небольшие модуляции, связанные с отклонением от равновесия.

1.2. Сравнение однозвенной и трехзвенной модели для задачи стабилизации вертикальной позы человека: математическая модель и результат эксперимента.

Для выяснения возможностей адаптации системы позного контроля к изменению подвижности в суставах было проведено математическое моделирование позных колебаний при аппроксимации тела однозвенным и трехзвенным перевернутым маятником и сравнение результатов моделирования с экспериментом. В многозвенной системе движения в одном звене могут влиять на движение в других звеньях, что предъявляет дополнительные требования к системе поддержания позы. Обычно при математическом моделировании процессов, связанных со стабилизацией вертикальной позы человека, применяется модель перевернутого маятника (Гурфинкель и др., 1965, Winter et al., 2001). Модель подразумевает, что при исследовании указанной задачи наиболее существенным показателем является отклонение центра масс человека от вертикали. Согласно модели перевернутого маятника, тело человека заменяется жестким стержнем, проходящим через центр масс человека и ось вращения голеностопного сустава. Таким образом, модель не учитывает подвижность в коленном и тазобедренном суставах. На основании модели перевернутого маятника был выдвинут и проверен ряд принципиальных гипотез о механизмах работы системы управления человека (Collins and De Luca, 1995; Gurfinkel et al., 1995; Morasso et al., 1999). Неприменимость указанной модели для анализа движений человека в условиях быстрых возмущений (Horak and Nashner, 1986) поставила исследователей перед необходимостью использовать более сложную модель, учитывающую подвижность в трех суставах: голеностопном, коленном и тазобедренном (Alexandrov et al., 2005). В данной работе предлагается трехзвенная модель, учитывающая основные особенности строения тела человека. Описаны результаты серии

экспериментов, позволяющих сравнить колебания человека при стабилизации вертикальной позы в двух условиях: при спокойном стоянии (СС) и при стоянии с ограниченной подвижностью (ОП) в коленном и тазобедренном суставах. Проводится сравнение полной трехзвенной модели, приближенной трехзвенной модели и модели перевернутого маятника.

Материалы и методы. В эксперименте принимали участие 7 человек мужского пола в возрасте от 15 до 50 лет, рост 180 ± 7 , вес - 70 ± 8 кг. Все обследуемые были проинформированы о порядке проведения эксперимента и дали свое согласие на участие в нем. Обследуемые стояли на стабилोगрафе с закрытыми глазами. Регистрировали стабิโลграммы в условиях сводного стояния (СС) и ограниченной подвижности (ОП) с фиксацией коленного и тазобедренного суставов и позвоночника. Фиксацию производили с помощью широкой доской, прикрепленной к спине сзади, и планок вдоль каждой ноги спереди (рис. 3,а). В обоих условиях стояния руки были фиксированы вдоль туловища.

Длительность регистрации составляла 200 с, с частотой оцифровки 50 Гц. В каждом условии было сделано по 3 пробы. Спектральную плотность сагиттальной стабילוграммы получали с помощью обработки Велча с окном 4096 точек и перекрытием 50%. Позные колебания описывали, выбирая максимум на спектре в соответствующем диапазоне частот. Для сравнения частот при СС и ОП использовали дисперсионный анализ.

Модель. Для анализа движения в сагиттальной плоскости была построена трехзвенная математическая модель тела (рис. 3, б). Массовые и вязкоупругие характеристики суставов были взяты из литературы (Winter et al., 1998; Копылов и др., 2003). Для моделирования управляющих мышечных усилий использовали зависимость силы от длины, определяемой согласно модели равновесной точки (Фельдман 1979). Для качественных оценок также

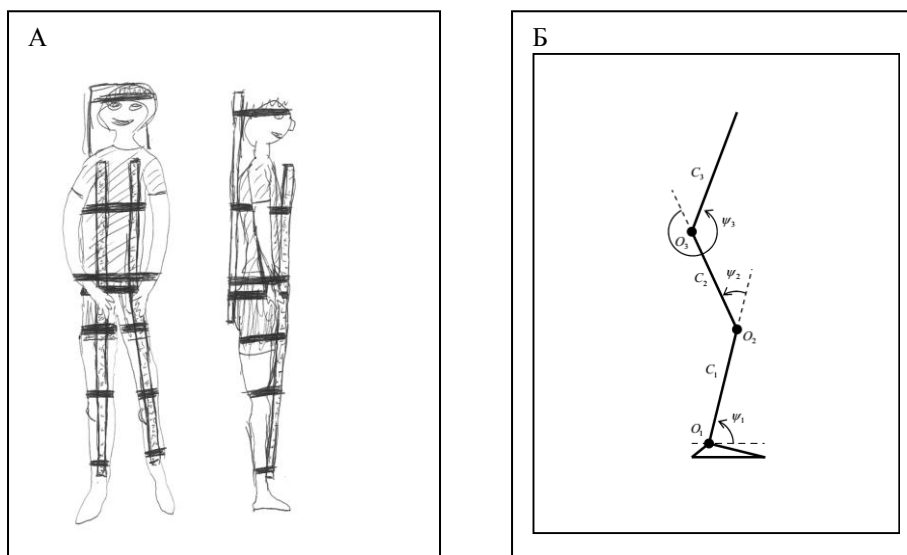


Рис. 3. Фиксация тела обследуемого и трехзвенная модель позы человека.

использовали упрощенную модель без временных задержек и шумов мышечных усилий. Матричное уравнение, связывающее углы (ψ), инерционные (A) и гравитационные (G) моменты, а также пассивные (K) и активные (M) мышечные усилия в модели имело вид

$$A\psi'' - G\psi + K\psi = M \quad (1).$$

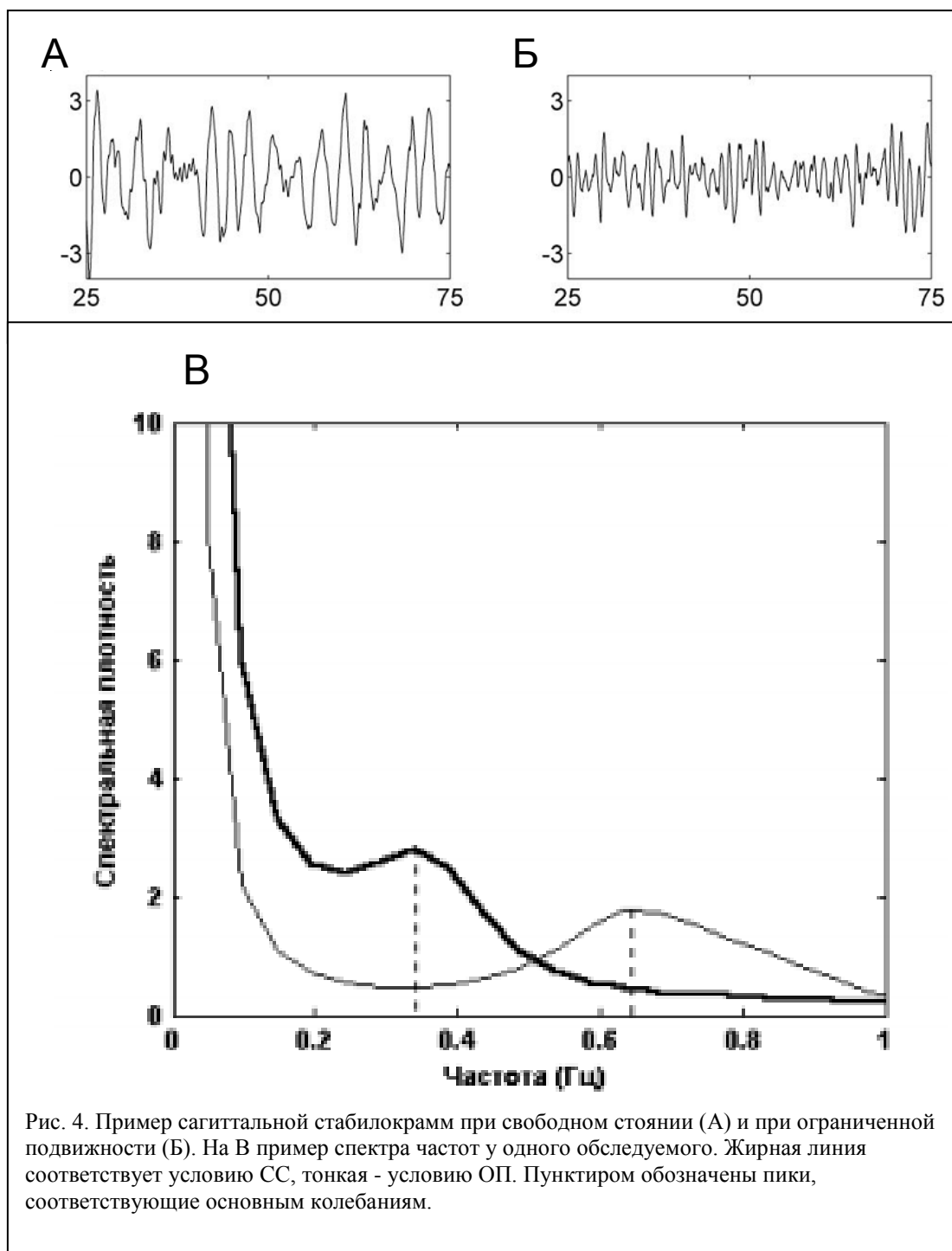
Фиксация суставов сводили это уравнение к скалярному:

$$A_{11}\psi_1'' - G_{11}\psi_1 + K_{11}\psi_1 = M_1 \quad (2)$$

Где ψ_1 - угол в голеностопном суставе, M_1 - момент силы в голеностопном суставе индекс $(\cdot)_{11}$ указывает на самый верхний левый элемент матрицы.

Результаты. Все обследуемые без труда стояли в обоих условиях эксперимента. При этом они не замечали большой разницы в стоянии в условиях СС и ОП. Два обследуемых нашли, что СС легче, чем ОП, два других наоборот, остальные не заметили различий. На рис. 4 представлены позные колебания сагитальной стабиллограммы после удаления медленного дрейфа при увеличенном масштабе времени. Видно, что в стабиллограмме доминируют колебания в определенном диапазоне частот. Колебания при

зафиксированных суставах происходят с большей частотой, чем у свободностоящего обследуемого. Спектральный анализ показывает, что максимум частоты колебаний у свободного обследуемого составляет 0.34 ± 0.08 Гц. Таким образом, основную мощность колебаний составляют



колебания около основной моды. При этом колебания с более высокими частотами также наблюдаются, но составляют небольшую часть спектра.

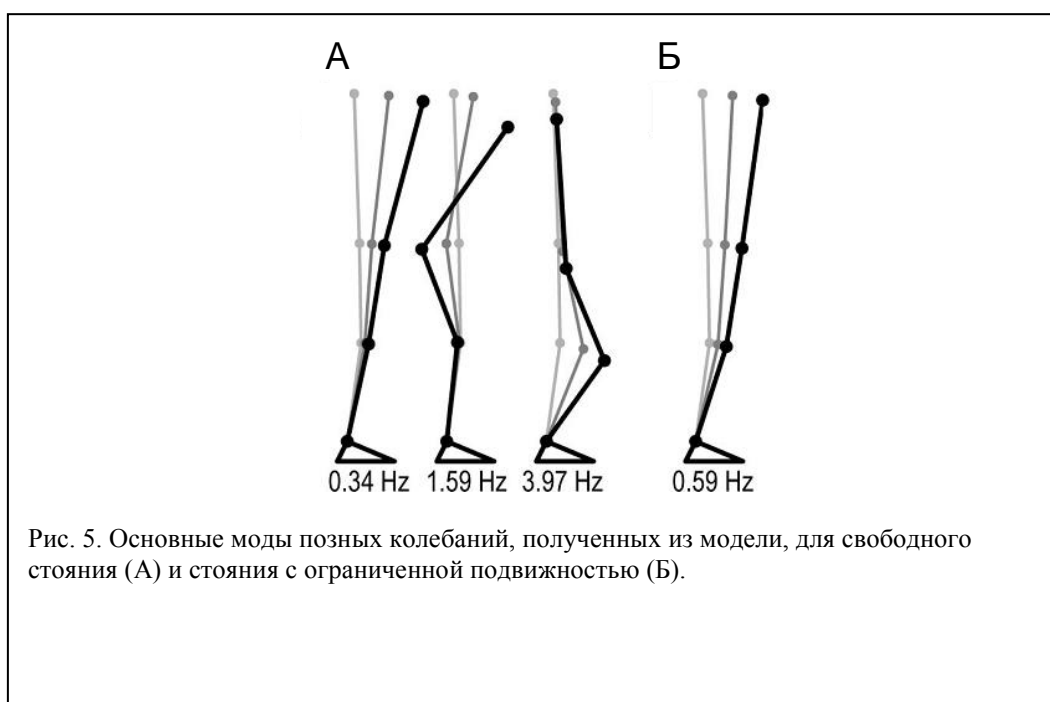
При фиксации суставов максимум спектра смещается в область более высоких частот (0.57 ± 0.17 Гц). При этом ширина моды указывает на более

Таблица 2. Сравнение собственных частот при различных моделях вертикальной позы.

Модели	Собственные частоты		
	низшая	средняя	высшая
трехзвенная	0.4 Гц	3 Гц	9 Гц
приближенная трехзвенная	0.4 Гц	-	-
перевернутого маятника	0.6 Гц	-	-

широкий диапазон позных колебаний. (рис. 4,В). Дисперсионный анализ показал достоверность увеличения частоты колебаний в разных условиях стояния ($F(1,26) = 93.36$, $p < .001$).

Результаты эксперимента соответствуют предсказанию моделирования (см



приложение). Предсказание частот колебательных мод показано в табл. 2. Частота колебаний при СС соответствует трехзвенной модели, а частота колебаний при ОП – однозвенному перевернутому маятнику. На рис. 5 схематически изображены основные моды колебаний для СС (рис. 5, А) и ОП

(рис. 5, Б).

Выводы

При свободном стоянии основная частота сагиттальной стабิโลграммы составляла 0.34 ± 0.08 Гц. При стоянии с зафиксированными суставами основная частота увеличивалась до 0.57 ± 0.17 Гц.

Для аппроксимации позных колебаний было достаточно описывать позу стоящего человека с помощью трехзвенного перевернутого маятника, а мышечные усилия на основе модели управления мышечной активностью посредством обратных связей и изменения порога рефлекса на растяжение (теория равновесной точки).

Заключение.

После фиксации суставов движение тела хорошо описывается моделью однозвенного перевернутого маятника с одной основной модой колебаний. При свободном стоянии аппроксимация тела трехзвенным перевернутым маятником соответствует наблюдаемым изменениям сагиттальной стабילוграммы, которые являются результатом суперпозиции трех основных мод колебаний. Ограничение подвижности ведет к изменению спектра колебаний, но позволяет системе позного контроля поддерживать вертикальную позу.

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

В следующей серии экспериментов проверяли может ли система поддержания позы замещать проприоцептивную информацию от мышц ног в условиях, не позволяющих ее однозначную интерпретацию, информацией от других источников, дающих надежную информацию о положении тела. Для этого изучали поддержание равновесия на подвижной опоре при стоянии на неподвижной платформе и на платформе, которую передвигали с маленькой скоростью, в условиях, когда обследуемый касался пальцем внешнего объекта. 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 обследуемым двигают с малой скоростью, при которой не происходит нарушение устойчивости, то возникает неоднозначность в восприятии скользящего контакта обследуемого 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. Целью исследования было изучить изменение влияния контакта с внешним объектом на величину позных колебаний в зависимости от степени надежности получаемой афферентной информации.

Материалы и методы. Опыты были выполнены на обследуемых без каких-либо неврологических заболеваний. Все обследуемые были информированы о содержании экспериментов и дали согласие на участие в них. В первой серии принимали участие 7 мужчин и 3 женщины в возрасте 23-52 года, во второй серии 8 мужчин и 3 женщины в возрасте 23- 55 лет. Восемь обследуемых принимали участие в обеих сериях экспериментов, в разные дни. Обследуемые стояли на платформе компьютерного стабиланализатора «Стабилан» (окб «РИТМ», Россия), с частотой оцифровки стабилографического сигнала 50/с.

В первой серии обследуемый с закрытыми глазами удерживал вертикальное положение на неустойчивой опоре в виде пресс-папье с цилиндрической нижней поверхностью. Высота опоры составляла 10 см, радиус опорной поверхности – 30 см. Неустойчивая опора располагалась на стабилографе, который в свою очередь помещался на платформе. Платформу можно было двигать при помощи мотора с кривошипно-шатунным механизмом в передне-заднем направлении с амплитудой 70 мм и периодом 30 с. Скорость движения платформы была настолько медленной, что при стоянии на устойчивой опоре обследуемый не мог уверенно определить направление движения, хотя ощущал, что платформа, на которой он стоит, двигается. При стоянии на неустойчивой опоре для поддержания равновесия обследуемый наклоняет опору так, чтобы проекция центра тяжести совпадала с линией касания ее цилиндрической части с полом (Иваненко и Талис, 1995, Ivanenko et al., 1997). Сагиттальная стабилограмма, которая представляет собой координату центра давления, дает положение линии касания, т.е. сагиттальную координату центра тяжести. Заметим, что при стоянии на неустойчивой опоре движение в голеностопном суставе связано с наклоном опоры, который можно вычислить, поделив перемещение линии касания на радиус опорной поверхности. Таким образом, сагиттальная стабилограмма отражает активные движения в голеностопном суставе, связанные с поддержанием равновесия на неустойчивой опоре.

Движение центра давления регистрировали в течение 20 секунд при свободном стоянии на неустойчивой опоре (рис. 6,А, фрагмент а), затем в течение 20 секунд при прикосновении к гладкой планке поверхностью

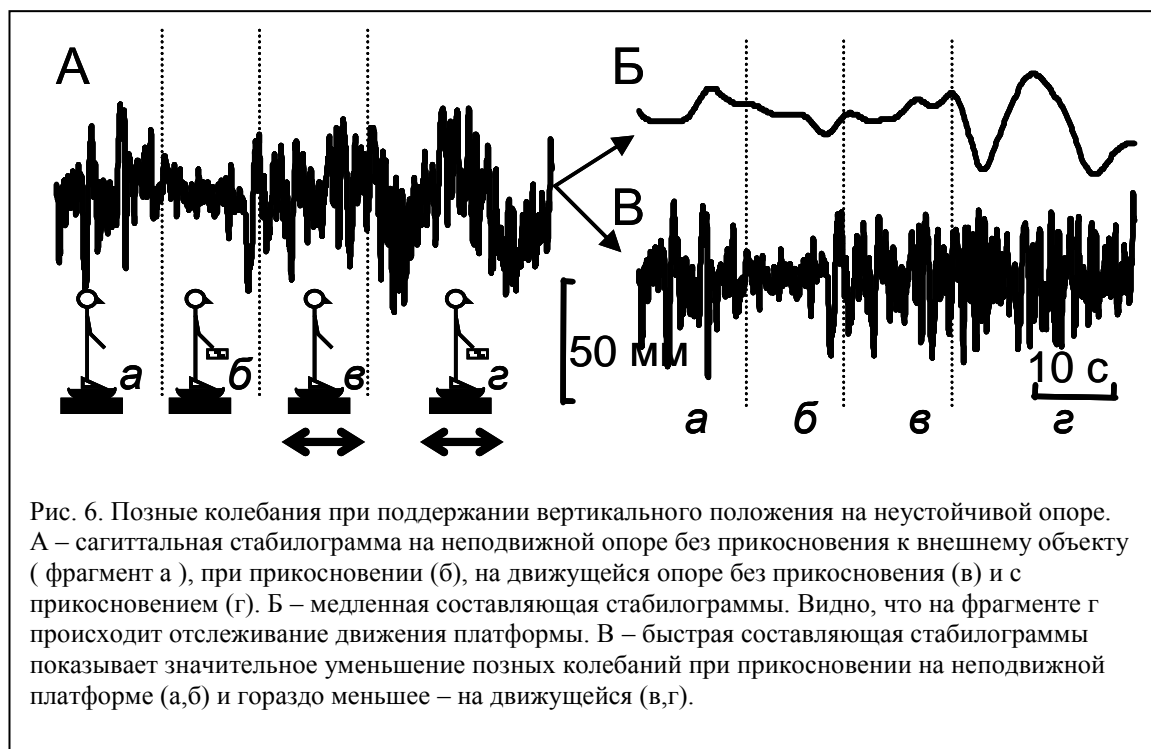
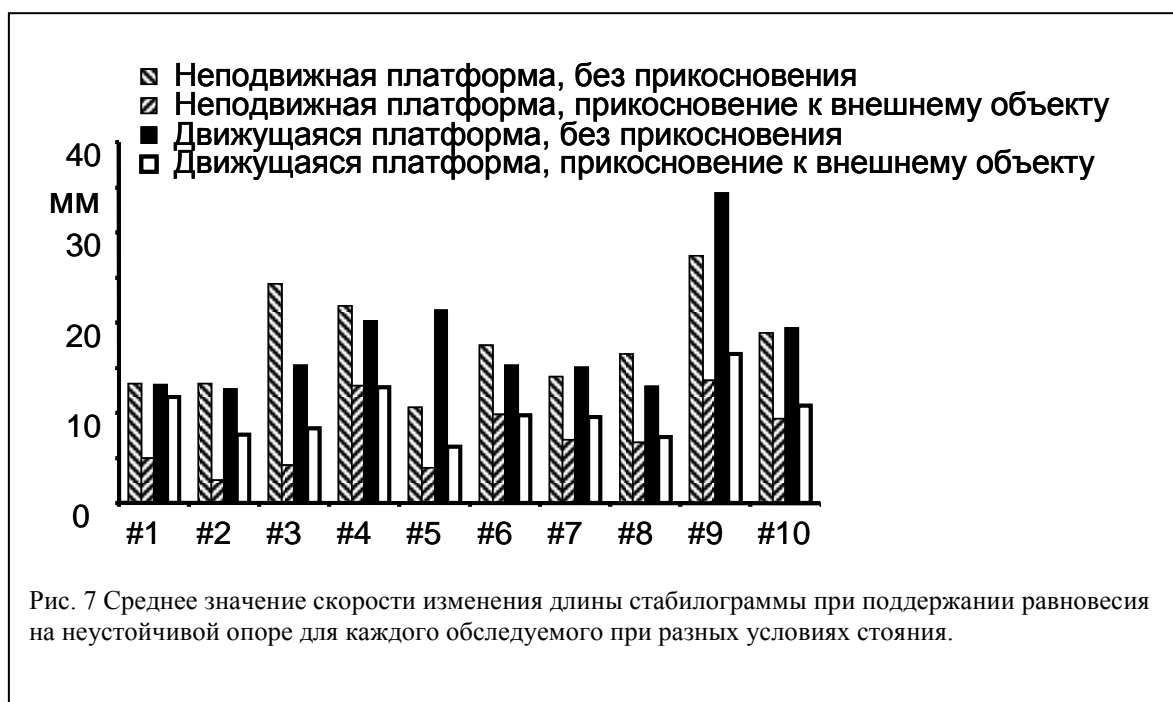


Рис. 6. Позные колебания при поддержании вертикального положения на неустойчивой опоре. А – сагиттальная стабิโลграмма на неподвижной опоре без прикосновения к внешнему объекту (фрагмент а), при прикосновении (б), на движущейся опоре без прикосновения (в) и с прикосновением (г). Б – медленная составляющая стабิโลграммы. Видно, что на фрагменте г происходит отслеживание движения платформы. В – быстрая составляющая стабิโลграммы показывает значительное уменьшение позных колебаний при прикосновении на неподвижной платформе (а,б) и гораздо меньшее – на движущейся (в,г).

указательного пальца (рис. 6,А, фрагмент б). Регистрацию производили как при неподвижной платформе (рис. 6,А, фрагмент а, б), так и при ее движении (рис. 6,А, фрагмент в, г). Из сагиттальной стабิโลграммы выделяли две компоненты: медленное изменение положение центра давления (рис.6,Б) и относительно быстрые колебания около этого положения (Рис. 6,В). Медленную составляющую получали после пропускания стабิโลграммы через фильтр низких частот с частотой среза 0.1 Гц. Быструю составляющую получали после вычитания из стабิโลграммы медленной компоненты. Медленная составляющая сагиттальной стабิโลграмма изменялась синфазно с движением платформы (Jeka et al., 1997, 1998), поэтому для нее вычисляли амплитуду этого синфазного движения. Как показатель быстрых колебаний для быстроизменяющейся компоненты вычисляли среднеквадратичное отклонение от нулевой линии. Значение этого параметра использовали в статистическом анализе. Данные представлены в тексте как (среднее

значение \pm стандартное отклонение). Уровень статистической значимости для принятия различий был установлен 0.05.

Во второй серии у обследуемого, стоящего с закрытыми глазами на стабиллографической платформе, вызывали позные реакции, прикладывая



вибрацию к мышцам голени. Исследовали изменения реакций при медленном движении платформы. Обследуемый должен был стоять, не сопротивляясь возможным отклонениям корпуса при мышечной вибрации. Спереди справа от обследуемого на высоте 1 метр от пола в сагиттальном направлении была жестко закреплена гладкая планка, которую обследуемый по команде мог коснуться внешней поверхностью указательного пальца. При этом прикосновение должно было быть легким. На то, что сила контакта была очень слабой, указывает то, что при движении платформы палец скользил по поверхности планки, а фронтальная стабиллограмма была одинаковой при прикосновении и без него. Измерения показали, что сила прикосновения составляла менее 1 N. К задней поверхности голени крепились вибраторы для стимуляции камбаловидной мышцы (*m.soleus*). Вибрация к мышце прикладывалась на 10 секунд, когда платформа

находилась на траектории между крайними положениями платформы. Реакцию на вибрацию мышц регистрировали по три раза как при стоянии на неподвижной платформе, так и при движении платформы вперед и назад. Величину вибрационной реакции вычисляли как максимальное отклонение центра давления при вибрации относительно его положения в момент включения вибрации. Для каждого условия вычислялось среднее значение, которое использовалось для статистического анализа. Уровень статистической значимости был установлен 0.05.

Результаты. В первой серии, когда обследуемый с закрытыми глазами стоял на неустойчивой опоре, помещенной на неподвижную платформу, легкое прикосновение пальцем к внешнему объекту существенно облегчало поддержание равновесия (рис.6, фрагмент а, б). На рисунке 7 приведены усредненные данные, полученные на всех обследуемых. Быстрые колебания около положения равновесия, посчитанные как среднеквадратичное отклонение от нулевой линии, уменьшались после прикосновения к внешнему объекту у всех обследуемых в среднем с 17 ± 5 мм до 7 ± 4 мм ($p < 0.05$, парный t-тест).

При перемещении платформы средняя величина среднеквадратичного отклонения быстрой компоненты уменьшалась с 17 ± 7 мм до 10 ± 3 мм при контакте с внешним объектом ($p < 0.05$ парный t-тест). Отметим, что в отсутствии контакта быстрые колебания на неустойчивой опоре были одинаковыми на движущейся и неподвижной опоре ($p = 0.91$), а при скользящем прикосновении к внешнему объекту во время стояния на движущейся платформе они были больше, чем при таком же стоянии на неподвижной платформе ($p < 0.05$, парный t-тест). На неподвижной платформе после прикосновения колебания уменьшились и составили 42 ± 14 % от величины колебаний без прикосновения. Если платформа двигалась, то контакт с внешним объектом приводил к тому, что поздние колебания составляли 58 ± 15 % от величины колебаний без контакта. Таким образом, движение платформы приводило к тому, что стабилизирующее влияние

контакта с внешним объектом на поздние колебания становилось меньше по сравнению с этим влиянием на неподвижной платформе.

В другой серии экспериментов исследовали, как поступательное перемещение твердой опоры влияет на отклонение тела от равновесия,

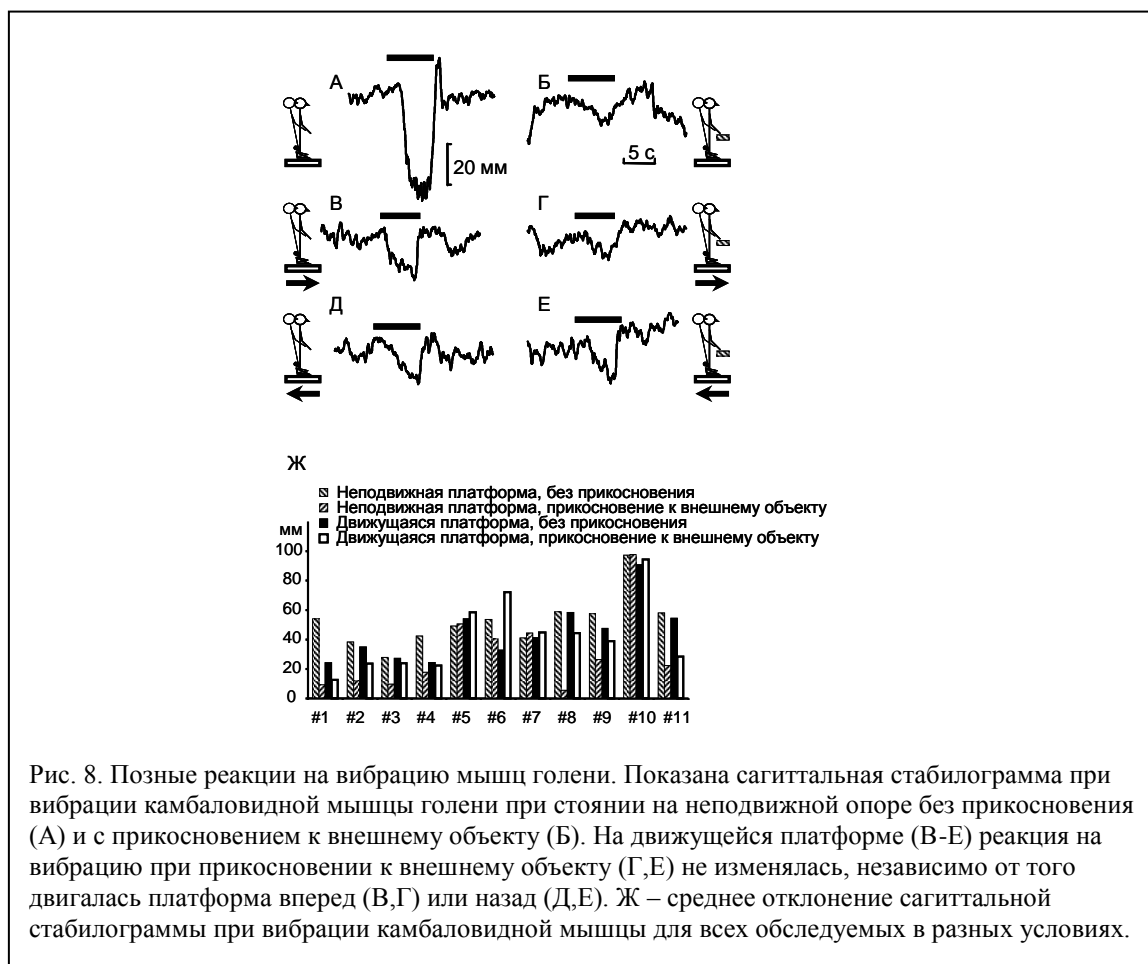


Рис. 8. Поздние реакции на вибрацию мышц голени. Показана сагиттальная стабилосограмма при вибрации камбаловидной мышцы голени при стоянии на неподвижной опоре без прикосновения (А) и с прикосновением к внешнему объекту (Б). На движущейся платформе (В-Е) реакция на вибрацию при прикосновении к внешнему объекту (Г,Е) не изменялась, независимо от того двигалась платформа вперед (В,Г) или назад (Д,Е). Ж – среднее отклонение сагиттальной стабилосограммы при вибрации камбаловидной мышцы для всех обследуемых в разных условиях.

вызванного вибрацией Ахилловых сухожилий, при стоянии со скользящим контактом с внешним неподвижным объектом (рис. 8). 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, $p < 0.05$, парный t-тест, рис. 8,Ж). При этом ослабление реакции не зависело от того, двигалась ли платформа вперед (Рис.8, В и Г) или назад (Рис.8, Д и Е). Поэтому реакции на вибрацию при стоянии на движущейся платформе обрабатывали без учета направления движения во

время вибрации.

Дисперсионный анализ по двум факторам (фактор 1 – отсутствие или наличие движения платформы, фактор 2 - отсутствие или наличие контакта с внешним объектом) показал, что контакт с внешним объектом уменьшал отклонение, вызванное вибрацией ($F(1,10)=6.56$, $p<0.05$, ANOVA), но это отклонение зависело от наличия движения платформы ($F(1,10)=15.39$, $p<0.05$, ANOVA). Post-hoc тест показал, что 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, Turkey-test, $p<0.05$). 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, $F(1,10)=0.51$, $p=0.85$, ANOVA). 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 прикосновении значительно уменьшался.

В проведенных экспериментах показано, что при стоянии на неподвижной опоре контакт с внешним объектом уменьшает поздние колебания на неустойчивой опоре и поздние реакции, вызванные вибрацией мышц голени. Эти результаты соответствуют данным, полученным в других исследованиях (Riley et al., 1997, Lackner et al., 1999, Jeka and Lackner 1994, Шлыков и Селионов, 2002, Jeka et al., 1997, Jeka et al., 1998). Прикосновение к внешнему объекту обеспечивает дополнительные афферентные сигналы, дающие непосредственную информацию о движении верхней части тела обследуемого относительно внешнего объекта. Эта информация облегчает поддержание вертикального положения. Вибрация мышц голеностопного сустава, которая обычно вызывает значительные отклонения корпуса, после прикосновения к внешнему объекту становится менее эффективной.

Колебания на неустойчивой опоре значительно уменьшаются. Поскольку прикосновение к внешнему объекту наружной поверхностью указательного пальца не могло создать значительное усилие, то стабилизация позы происходило вследствие получения прямой информации о положении корпуса, а не в результате силового взаимодействия с внешним объектом (Шлыков и Селионов, 2002, Jeka et al., 1997, Jeka et al., 1998). По-видимому, это означает, что информация от прикосновения дает непосредственную информацию о движении тела, и система поддержания равновесия использует ее в большей степени, чем афферентацию от голеностопного сустава.

Использование в наших экспериментах медленного движения платформы существенно изменило характер информации о положении корпуса, получаемой от прикосновения. Это позволило оценить изменение позных колебаний при увеличении неопределенности в восприятии вертикального положения. На подвижной платформе перемещение точки контакта с внешним объектом может быть связано как с движением тела, так и с движением платформы. Поэтому афферентация от прикосновения уже не дает однозначной информации о положении верхней части корпуса и искажает восприятие движений тела, обусловленных позными реакциями. Заметим, что само медленное движение платформы, на которой стоял обследуемый, не приводило к изменению реакций на вибрацию мышц голени или позных колебаний на неустойчивой опоре. Однако, прикосновение к внешнему объекту во время движения делало восприятие перемещения платформы более отчетливым и приводило к уменьшению стабилизирующего эффекта контакта на действие вибрации: реакция на вибрацию не уменьшалась. На неустойчивой опоре без контакта перемещение платформы не воспринималось обследуемым и не влияло на амплитуду позных колебаний. При прикосновении пальцем к внешнему объекту движение платформы воспринималось отчетливо. Ощущение движения приводило к тому, что при контакте с внешним объектом влиял на

позные колебания меньше, чем при стоянии на неподвижной платформе.

Результаты наших экспериментов указывают на то, что для решения задачи поддержания равновесия используется афферентация, связанная с различными источниками, включая афферентацию от прикосновения к внешнему объекту (Gurfinkel and Levik 1993, Гурфинкель и Левик 1995, 1999). Известно, что обработка афферентации происходит на основе внутреннего представления о положении и движении различных частей тела т.н. внутреннюю модель тела. Заметим, что при определенных условиях афферентация от внешнего объекта может существенно изменить внутреннюю модель тела и повлиять на восприятие движения. Например, введение лево-правой зрительной инверсии через призматические очки изменяло движение руки, вызванное вибрацией, на противоположное (Роров et al., 1995). Из-за того, что обычно голова движется относительно туловища, вращение корпуса у обследуемого с закрытыми глазами и головой, закрепленной относительно внешнего пространства, описывалось как вращение головы. Если обследуемый стоял на вращающейся платформе и держался за неподвижный внешний объект, то вращательное движение тела воспринималось отчетливо. Однако, при удерживании податливого объекта обследуемый описывал ситуацию, как будто корпус неподвижен, а внешний объект вращается относительно него (Gurfinkel and Levik 1993).

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 уже не было связано с движением тела, и его наличие было менее существенным для стабилизации позных колебаний. Таким образом, после того, как афферентные сигналы от контакта с внешним объектом перестали давать информацию о движении тела, наличие контакта оказывало меньшее влияние на сохранение вертикального положения.

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

Целью данной серии экспериментов было изучение возможностей использования системой позного контроля дополнительных афферентных сигналов от удерживаемого рукой груза для стабилизации вертикального положения. 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 (Johansson and Westling, 1984). Поскольку инерционная сила пропорциональна ускорению, эти афферентные разряды несут дополнительную информацию о перемещении тела, и эта информация может использоваться системой позного контроля для стабилизации вертикальной позы. При этом не возникает никакого взаимодействия с неподвижными внешними объектами.

Материалы и методы. Обследуемые с закрытыми глазами стояли на неустойчивой опоре, удерживая в согнутой руке груз разного веса или без него (рис. 9). Стояние на неустойчивой опоре было выбрано после предварительных экспериментов, которые не выявили значительных изменений в сагиттальной стабиллограмме во время сравнения стояния на

твердом полу с грузом в руке и без него.

Неустойчивая опора в виде пресс-папье с цилиндрической нижней поверхностью высотой 10 см и радиусом – 30 см располагалась на платформе компьютерного стабиланализатора «Стабилан 01-2-13» (разработка ОКБ «Ритм»). При стоянии на неустойчивой опоре сагиттальная стабилограмма представляет собой координату центра давления, который совпадает с линией касания ее цилиндрической части с полом (Иваненко и Талис, 1995, Ivanenko et al., 1997). Заметим, что при стоянии на неустойчивой опоре движение в голеностопном суставе связано с наклоном опоры. Таким образом, сагиттальная стабилограмма отражает активные движения в голеностопном суставе, связанные с поддержанием равновесия на неустойчивой опоре.

В первой серии обследуемые удерживали в правой руке легкий однокоординатный тензометрический датчик усилия, к которому

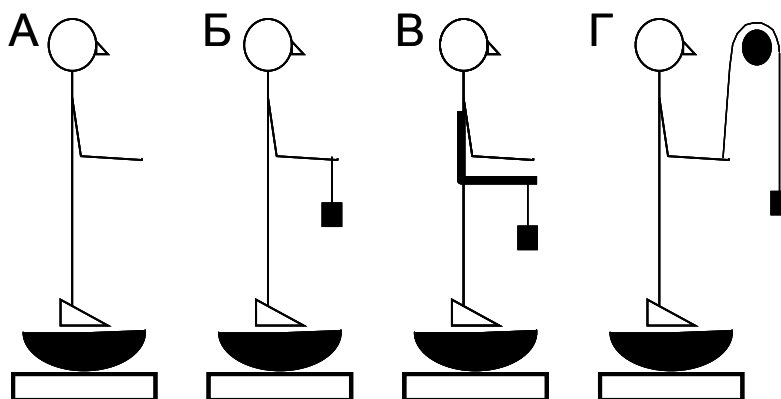


Рис.9. Поддержание равновесия на подвижной опоре с разными условиями подсоединения груза. А – стояние на подвижной опоре с согнутой рукой без груза, Б – стояние на подвижной опоре с разными грузами, подсоединенными к датчику, В - стояние на подвижной опоре с грузом, располагающимся на кронштейне, закрепленном на корпусе, Г - стояние на подвижной опоре с грузом, подсоединенными к датчику через блок.

прикреплялись грузы массой 200, 500, и 1000 грамм (рис 9 А, Б). Рука была согнута в локтевом суставе так, чтобы предплечье располагалось горизонтально. Датчик удерживали между большим и указательным

пальцами, а его ориентация позволяла регистрировать только силу их сжатия.

Во второй серии сравнивали поздние колебания при удержании груза в 1000 г пальцами руки и на Г-образном кронштейне, прикрепленном к корпусу и имитирующему согнутую в локте руку (рис.9 В). В этих условиях груз оказывался на таком же расстоянии от тела, что и при удержании в руке. Заметим, что при расположении груза на кронштейне момент инерции обследуемого изменялся так же, как при удерживании груза в руке. В этих условиях модуляция афферентного потока была гораздо меньше из-за низкой плотности механорецепторов кожи тела.

В третьей серии сопоставляли поздние колебания при стоянии с грузом, прикрепленным непосредственно к датчику и с грузом, подсоединенным с помощью капронового шнура через блок (рис 9, Г). Если груз подсоединен через блок, то изменяется модуляция афферентного потока в зависимости от движения руки вверх-вниз. При удержании груза в руке движение руки вверх инерционная сила складывается с весом груза. Если груз подвешен через блок, то инерционная сила вычитается из силы тяжести. Таким образом, модуляция афферентного потока при грузе, подвешенном через блок, будет отличаться от модуляции в обычной ситуации.

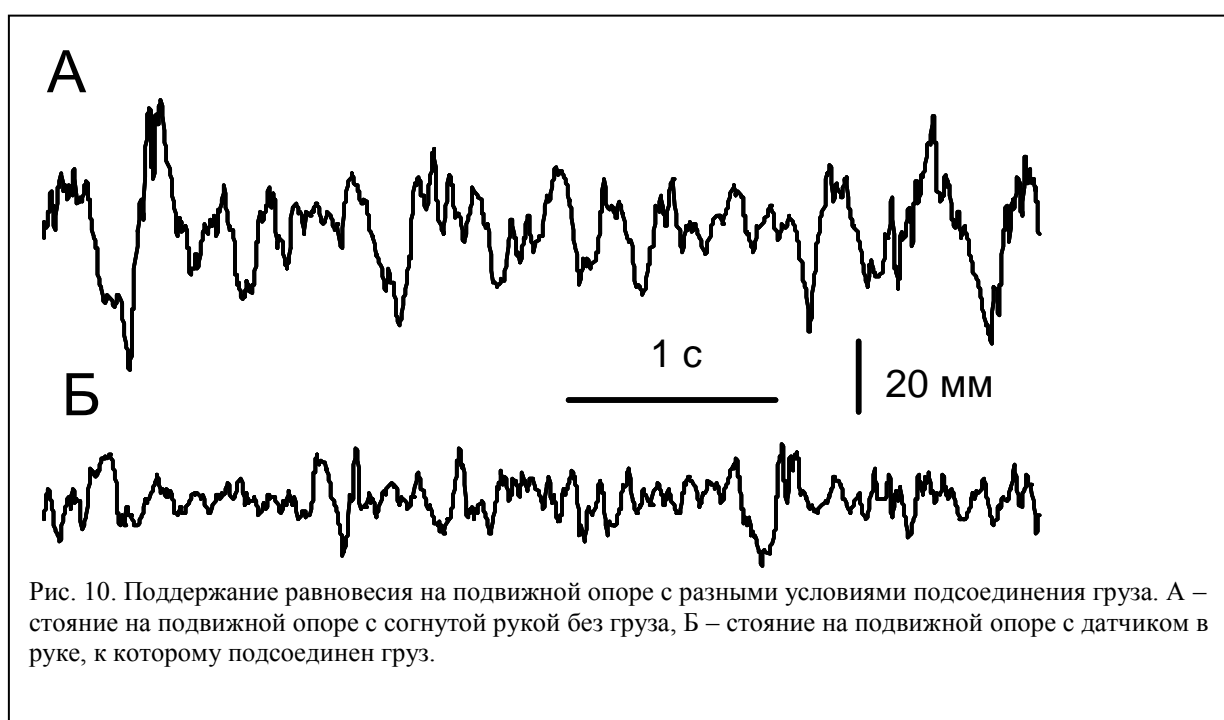
В первой серии участвовали 8 обследуемых, во второй – 5, в третьей – 11 практически здоровых людей в возрасте от 21 до 57 лет и весом 76 ± 12 кг. Некоторые обследуемые участвовали в разных сериях. Все обследуемые дали информированное согласие на участие в эксперименте.

Стабилограмму движения центра давления регистрировали в течение 60 секунд при каждом условии эксперимента. Условия регистрации изменяли в случайном порядке так, чтобы для каждого условия было зарегистрировано по 3 пробы и чередовали их с записью «фона», когда обследуемый удерживал пустой датчик.

Сагиттальную стабилограмму оцифровывали и вводили в компьютер с частотой 50/с. Для анализа изменений стабилограммы из неё убирали

медленную составляющую. Медленную составляющую получали после пропускания стабิโลграммы через фильтр низких частот с частотой среза 0.1 Гц и вычитали ее из стабילוграммы. В качестве показателя поздних колебаний вычисляли скорость изменения длины стабילוграммы и среднеквадратичное отклонение от нулевой линии. Для каждого условия вычисляли среднее значение параметров по всем пробам. Усредненное значение этих параметров использовали в статистическом анализе. Данные представлены в тексте как (среднее значение \pm стандартная ошибка). Уровень статистической значимости для принятия различий был установлен 0.05.

Результаты. В основной серии экспериментов обследуемые стояли на неподвижной опоре и удерживали в правой руке легкий однокоординатный



тензометрический датчик усилия, к которому прикреплялись грузы массой 200, 500, и 1000 грамм.

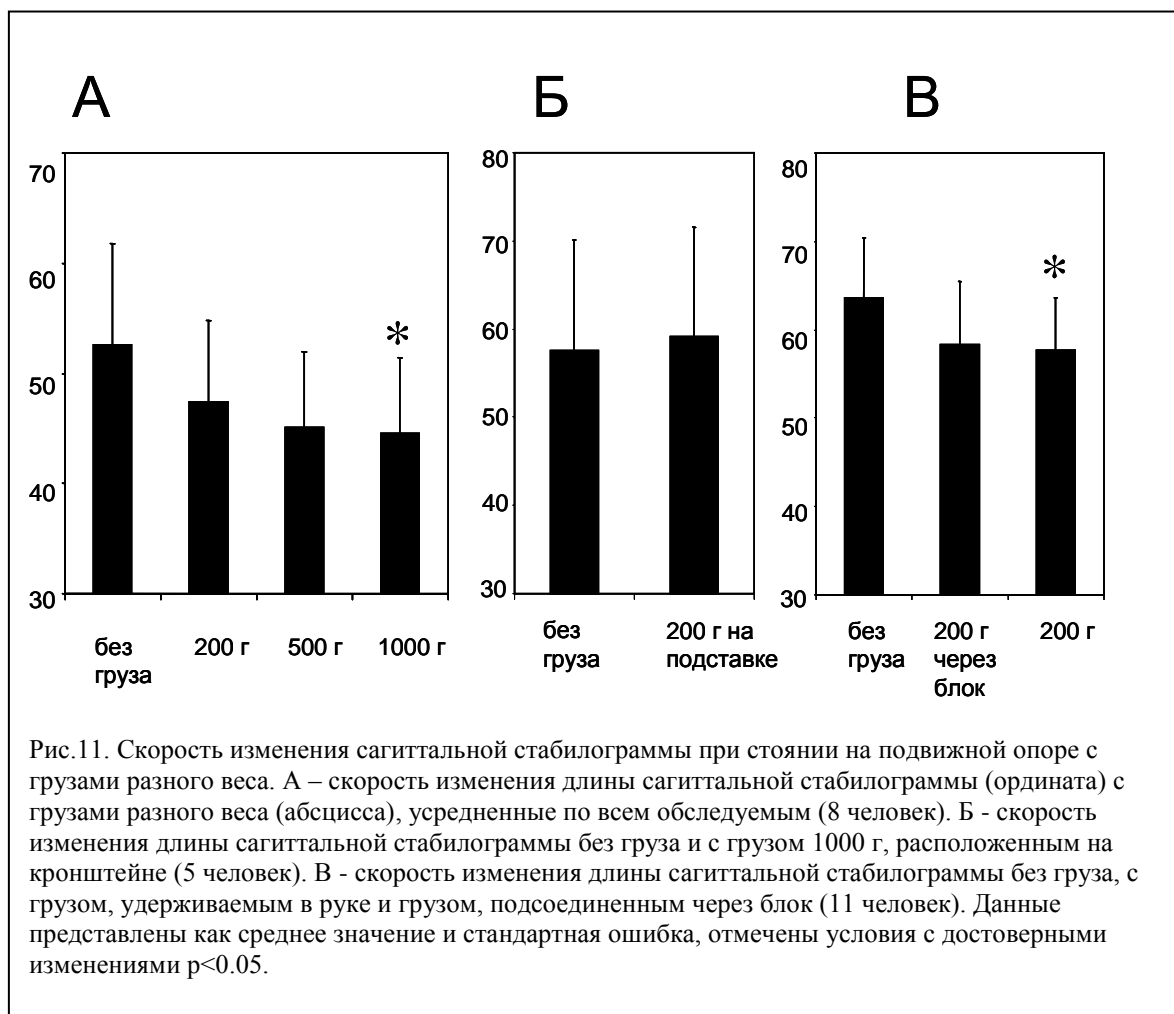
При этом в первой серии экспериментов без груза в руке скорость изменения длины сагиттальной стабילוграммы усредненная по всем обследуемым (8 человек) была 52.6 ± 9.2 мм/с, а среднеквадратичное отклонение составляло 17.8 ± 1.7 мм. Когда обследуемый удерживал в руке

груз, наблюдалось уменьшение как скорости изменения длины сагиттальной стабиллограммы, так и среднеквадратичного отклонения (рис.10, А, Б). 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.11, А). Уменьшение скорости изменения длины стабиллограммы были достоверны при грузе весом 1000 г ($p < 0.05$, парный Т-тест), а при весе грузов 200 г и 500 г не достигали уровня статистической значимости ($p = 0.16$ и $p = 0.08$ соответственно). Среднеквадратичное отклонение также достоверно уменьшалось только при удержании груза весом 1000 г до 15.9 ± 1.6 мм ($p < 0.05$, парный Т-тест), а при двух других грузах не достигало уровня статистической значимости ($p = 0.10$ и $p = 0.08$ для 200 г и 500 г соответственно). (рис.11, А).

Во втором эксперименте, когда груз располагался на Г-образном кронштейне на таком же расстоянии от корпуса (рис 9, В), как и при удерживании груза в руке, ни скорость изменения длины стабиллограммы, ни среднеквадратичное отклонение не изменялись (рис.11, Б). Усредненная по всем обследуемым (5 человек) скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы была 57.6 ± 11.2 мм/с без груза и 59.2 ± 11.1 мм/с с грузом 1000 г на кронштейне. Различия были статистически недостоверны ($p = 0.39$, парный Т-тест). Усредненные значения среднеквадратичного отклонения также не отличались (18.7 ± 1.9 – без груза и 19.7 ± 1.8 с грузом на подставке, $p = 0.38$, парный Т-тест).

В третьем контрольном эксперименте сравнивались поздние колебания при стоянии без груза с колебаниями, когда обследуемый удерживал груз 200 г в руке, и когда такой же груз, был подвешен через блок (рис 9, Г). Усредненная по этой группе обследуемых (11 человек) скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы была 63.6 ± 6.8 мм/с без груза и 58.4 ± 7.1 мм/с с грузом подвешенным через блок (рис.11, В). Различия этого параметра были недостоверны ($p = 0.12$, парный Т-тест). Также не различались среднеквадратичные отклонения в этих условиях (17.9 ± 0.9 – без груза и

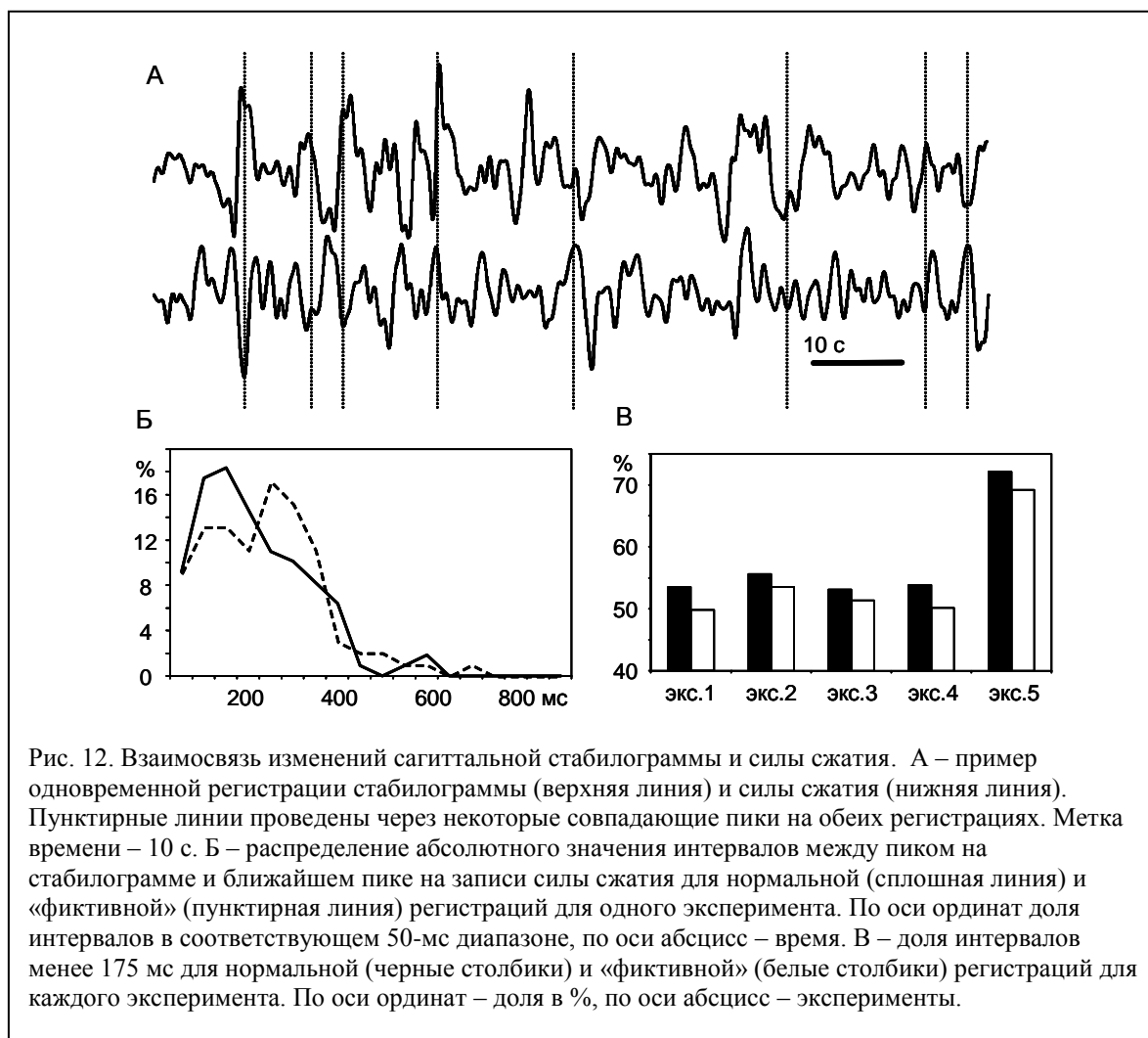
17.1±1.6 с грузом через блок, $p=0.43$, парный Т-тест). При стоянии с грузом между пальцами скорость изменения длины стабиллограммы достоверно



уменьшалась до 57.7 ± 5.9 мм/с ($p<0.05$, парный Т-тест), а уменьшение среднеквадратичного отклонения до 16.8 ± 0.9 мм не достигало уровня статистической значимости ($p=0.08$).

В дополнительной серии экспериментов было исследована корреляция модуляции силы сжатия и позных колебаний. Обследуемый стоял с закрытыми глазами на опоре в виде пресс-папье и между большим и указательным пальцами удерживал датчик силы сжатия. На сигналах сагиттальной стабиллограммы (СС) и силы сжатия (СЖ) находили экстремальные точки (с минимальным и максимальным значением), разнесенные по времени друг от друга не менее чем на 250 мс. Для определения связи между сигналами вычисляли взаимный минимальный

интервал от пика на сагиттальной стабิโลграмме до ближайшего пика на



сигнале силы сжатия. В качестве контрольного статистического теста использовали сравнение распределения реальных взаимных интервалов, полученных при обработке сигналов, взятой из одной пробы, и «фиктивных», полученных сопоставлением силы сжатия из одной пробы, а стабิโลграммы из другой пробы при одинаковых условиях.

На рисунке 12,А показан фрагмент записи с удержанием датчика с грузом 500 г. Анализ фрагмента показывает, что на СС и СЖ нетрудно обнаружить совпадающие экстремумы, через некоторые из них проведены вертикальные пунктирные линии. Сравнение распределений для реальных и «фиктивных» взаимных интервалов в одном эксперименте без учета того, был ли пик на сигнале силы сжатия до или после пика на стабิโลграмме, показало, что для реальных интервалов распределение сдвинуто в сторону

меньших значений (рис. 12, Б). Среднее значение медиан распределения взаимных интервалов для всех обследуемых составляло 150 мс (диапазон – 151-164 мс). Для «фиктивных» интервалов среднее значение медиан было 168 мс (диапазон – 164-176 мс) и это различие было статистически достоверным (парный t-тест, $p < 0.05$). У каждого обследуемого доля интервалов короче 175 мс была больше для реальных, чем для «фиктивных» интервалов (рис. 12, В, парный t-тест, $p < 0.05$).

Таким образом, распределение для реальных взаимных интервалов на стабиллограмме и сигнале силы сжатия сдвинуто в сторону более коротких значений, по сравнению с распределением «фиктивных» интервалов, а доля коротких интервалов для реальных взаимных интервалов была больше, чем для «фиктивных». Такой результат означает, что существует корреляционная связь между сигналами. Поскольку модуляция силы сжатия сопровождается изменением афферентного потока от рецепторов кожи пальцев (Johansson and Westling, 1984), можно предположить, что при стоянии на неустойчивой опоре система регуляции может использовать этот афферентный поток для стабилизации вертикального положения.

Результаты наших экспериментов показали, что при поддержании вертикальной позы на неустойчивой опоре для выявления отклонения от равновесного положения используются любые афферентные сигналы. В частности, если стоящий человек удерживает пальцами груз, то афферентные сигналы от тактильных рецепторов пальцев руки используются для уменьшения позных колебаний.

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

При обычном стабилографическом исследовании обследуемого просят стоять, равномерно распределив нагрузку между ногами, и такие измерения достаточны для описания устойчивости 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 (Vuillerme and Boisgontier 2010), возрастом (Blaszczyk et al., 2000) или с ортопедическими или неврологическими заболеваниями (Genthon 2008a,б). Поэтому анализ особенностей поддержания вертикальной позы при разной нагрузке на ноги может быть полезен для прояснения работы системы управления позой (Anker et al., 2008). 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 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.

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). В главе 2.1 было

описано, что позная реакция на вибрацию мышц ног сильно уменьшается при стоянии на неустойчивой опоре (Попов и др., 1981). Известно, что чувствительность к афферентным сигналам может сильно изменяться от выполняемой двигательной задачи. В частности, пороги кинестетической чувствительности к изменению угла в голеностопном суставе сильно снижены при поддержании вертикальной позы, по сравнению с движениями стопы в положении сидя (Попов и др., 1982). Поскольку вибрация мышц приводит к искажению проприоцептивных сигналов, используемых при позном контроле, представляет интерес изучение влияния вибрации мышц ног на положение тела во время стояния с симметричной и асимметричной нагрузкой на ноги, т.е. при вибрации мышц ноги после изменения степени ее участия в поддержании позы. 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.

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. Необходимым условием поддержания равновесия при стоянии является сохранение проекции центра тяжести внутри опорного контура (Гурфинкель и др., 1965). Поскольку центральная нервная система не получает непосредственной афферентной информации о положении проекции центра тяжести, то определить его можно только на основании афферентного синтеза т.е. интеграции разномодальных сигналов (Massion, 1992, 1994). Была выдвинута гипотеза о том, что этот синтез, необходимый для поддержания вертикального положения, осуществляется на основании внутреннего представления о конфигурации тела и предметов в окружающем пространстве с учетом их физических свойств (Gurfinkel et al., 1995, Гурфинкель и Левик, 1995). По-видимому, 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.

2.1. Особенности поддержания вертикальной позы при неравномерной нагрузке на ноги

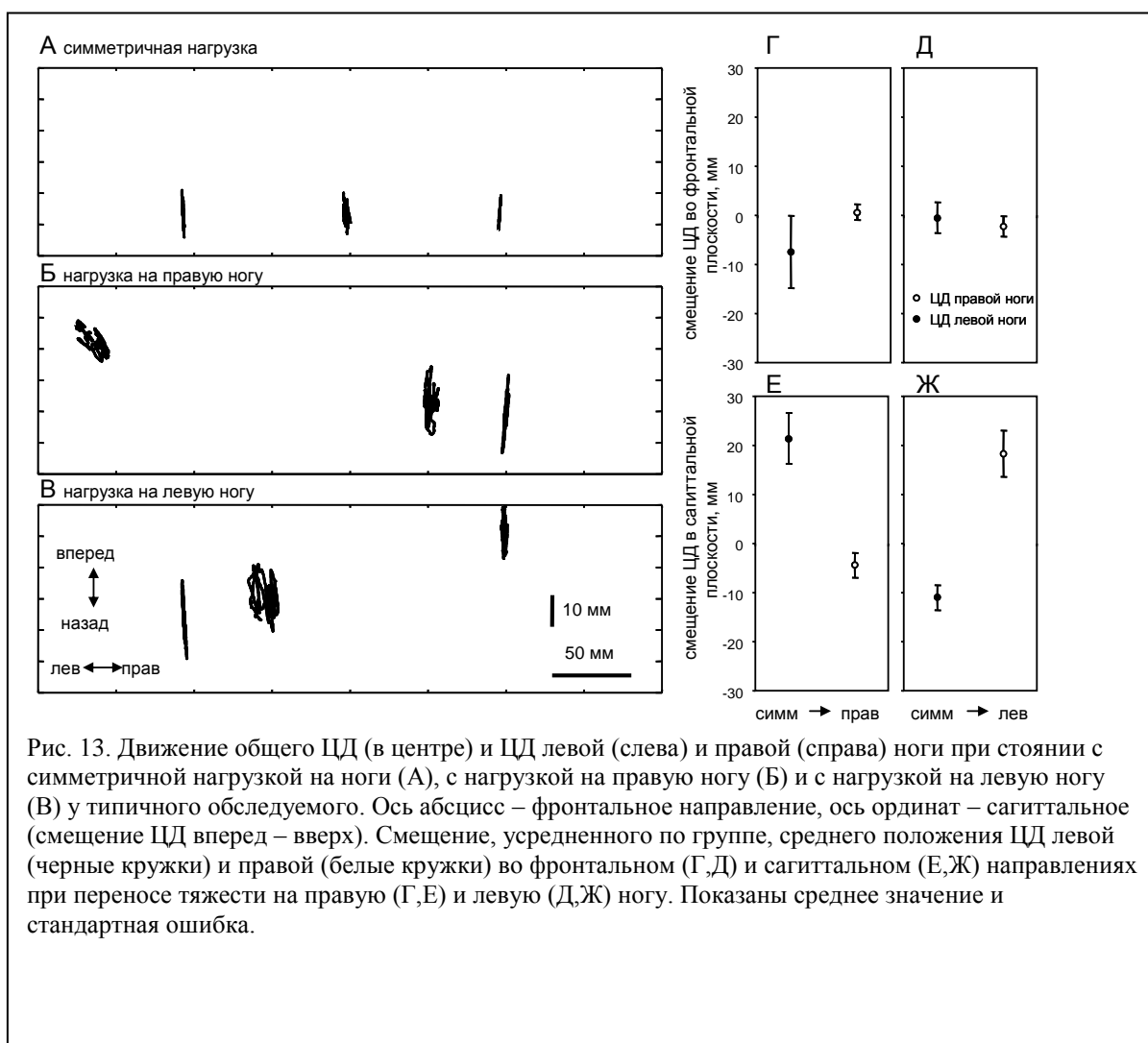
Материалы и методы. В экспериментах принимали участие 11 практически здоровых обследуемых. Обследуемого просили стоять, стараясь не двигать корпус, глаза были закрыты, руки опущены вдоль тела. Каждая из ног стояла на отдельном стабилографе (ОКБ РИТМ, Россия), стопы располагались на одинаковом расстоянии (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. Длительность пробы составляла 20 с, после 2-3 проб по просьбе обследуемого делали паузу для отдыха около 1 мин.

Регистрировали положение общего центра давления (ЦД) и ЦД отдельно для левой и правой ноги с частотой 50 Гц. Для каждой пробы анализировали изменения отдельно для сагиттальной и фронтальной составляющих стабилограммы. Для каждой составляющей стабилограммы вычисляли среднее значение, среднеквадратичное отклонение, скорость перемещения ЦД. Скорость перемещения ЦД вычисляли как длину соответствующей составляющей стабилограммы за 1 мин. 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.

Усредненные значения параметров для каждого обследуемого в каждом условии использовали для статистического анализа. Для выявления различий использовали непараметрический дисперсионный анализ (Friedman ANOVA) параметров в трех вариантах эксперимента (стояние с симметричной нагрузкой, с нагрузкой на правую и нагрузкой на левую ногу). Парное сравнение производили с помощью критерия Вилкоксона или парного t-теста. Уровень для принятия различий был принят 0.05.

Результаты. При обычном стоянии нагрузка на ноги распределялась примерно поровну: $52\pm 4\%$ на правую ногу и $48\pm 4\%$ на левую. После того,

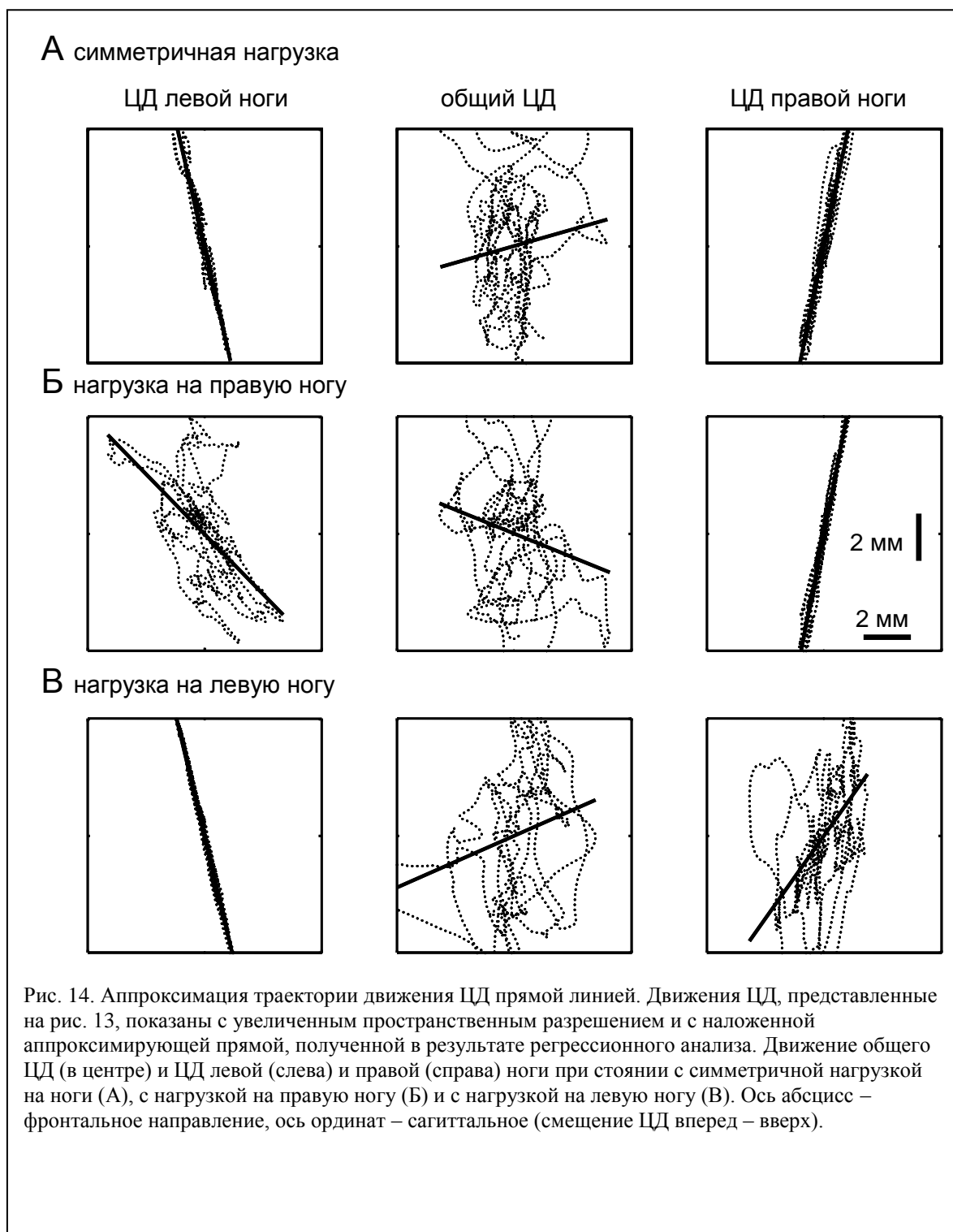


как обследуемого просили перенести нагрузку на одну ногу и при этом сохранять устойчивое положение тела, доля веса, которая приходилась на

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 рис 13 представлено движение общего ЦД и движения ЦД для левой и правой ноги у типичного обследуемого при равномерной нагрузке на обе ноги (рис.13, А). Видно, что движение общего ЦД в сагиттальном направлении было больше, чем во фронтальном. По всей группе обследуемых среднее квадратичное отклонение смещения сагиттальной стабิโลграммы было 3.89 ± 0.45 мм, а фронтальной стабิโลграммы – 1.35 ± 0.25 мм. На среднем фрагменте рис. 14, 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. Регрессионный анализ показал, что угол наклона выделенного направления движения общего ЦД варьировал в широком диапазоне, составляя более 60 градусов к переднезаднему направлению (в среднем 72 ± 6 градусов), а коэффициент корреляции движения общего ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении для всей группы обследуемых был низким (в среднем 0.32 ± 0.10).

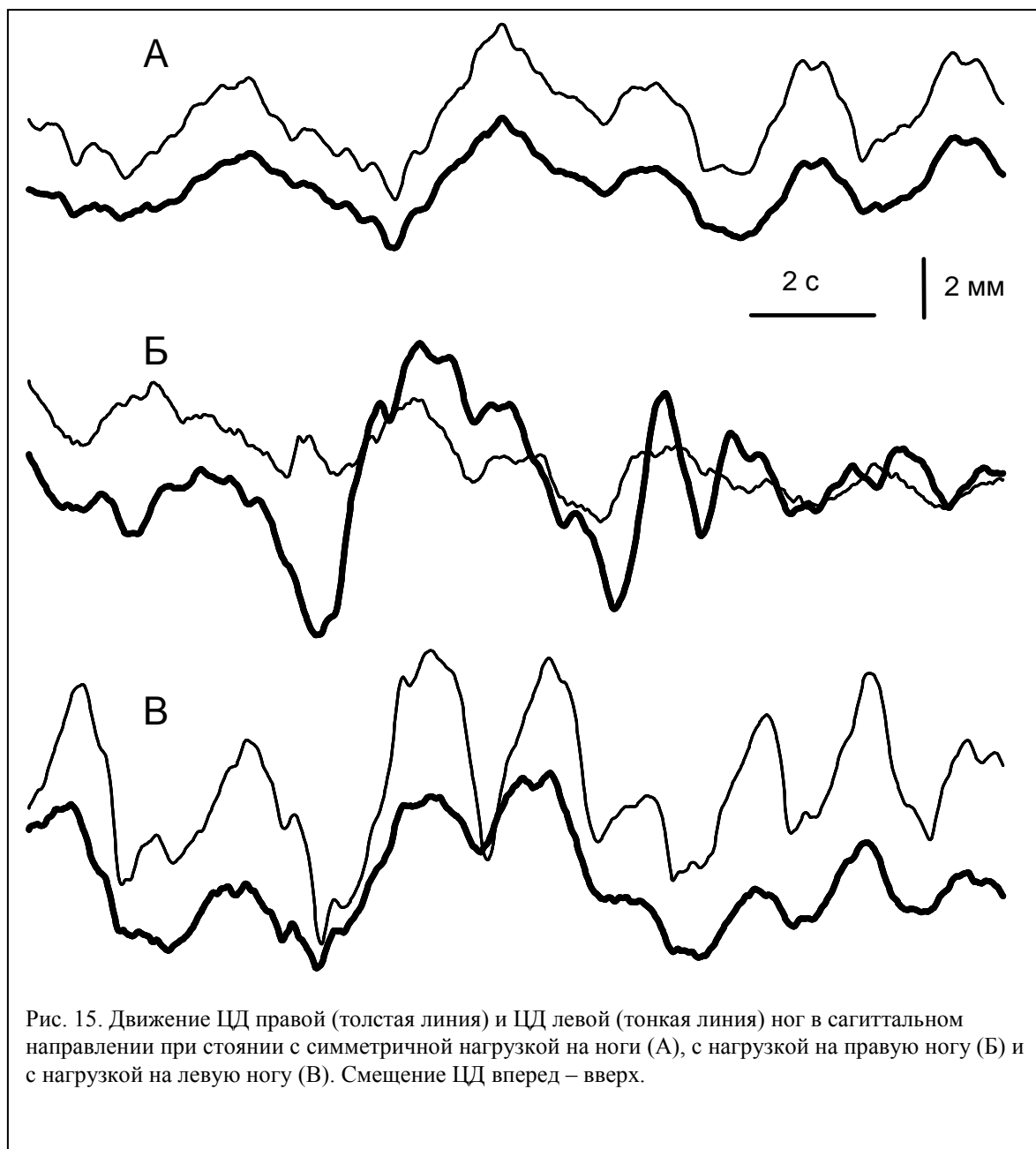
Совершенно другая картина была получена при анализе движения ЦД каждой ноги по-отдельности. При симметричной нагрузке на ноги движение ЦД для отдельной ноги имело четко выделенное направление, а именно, происходило вдоль стопы с небольшими отклонениями в поперечном направлении (рис. 14, А, левый и правый фрагменты). Для правой ноги среднее квадратичное отклонение движения ЦД в сагиттальном направлении в среднем по всей группе составляло 3.72 ± 0.38 мм, а во фронтальном



направлении – 0.73 ± 0.13 мм. Для левой ноги отклонение ЦД составляло 4.25 ± 0.58 мм в сагиттальном направлении и 1.05 ± 0.30 мм во фронтальном.

Регрессионный анализ показал, что движения ЦД отдельной ноги имели выделенное направление движения с небольшим углом по отношению к переднезаднему направлению (рис. 14, А, правый и левый фрагмент). Это отклонение составляло 11 ± 1 градусов по часовой стрелке для правой ноги и

13 ± 3 градусов против часовой стрелки для левой ноги. При этом коэффициент корреляции между изменениями положения ЦД в сагиттальном



и

фронтальном направлении был высокий. В среднем по группе коэффициент корреляции движения ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении для правой ноги был 0.91 ± 0.22 , для левой ноги – 0.89 ± 0.20 . Таким образом, при симметричной нагрузке на ноги линейная взаимосвязь движения ЦД отдельной ноги во фронтальном и сагиттальном направлении описывает более 80% изменений положения ЦД.

На рис. 15, А показаны сагиттальные составляющие движения ЦД левой и правой ног при симметричной нагрузке на ноги у одного

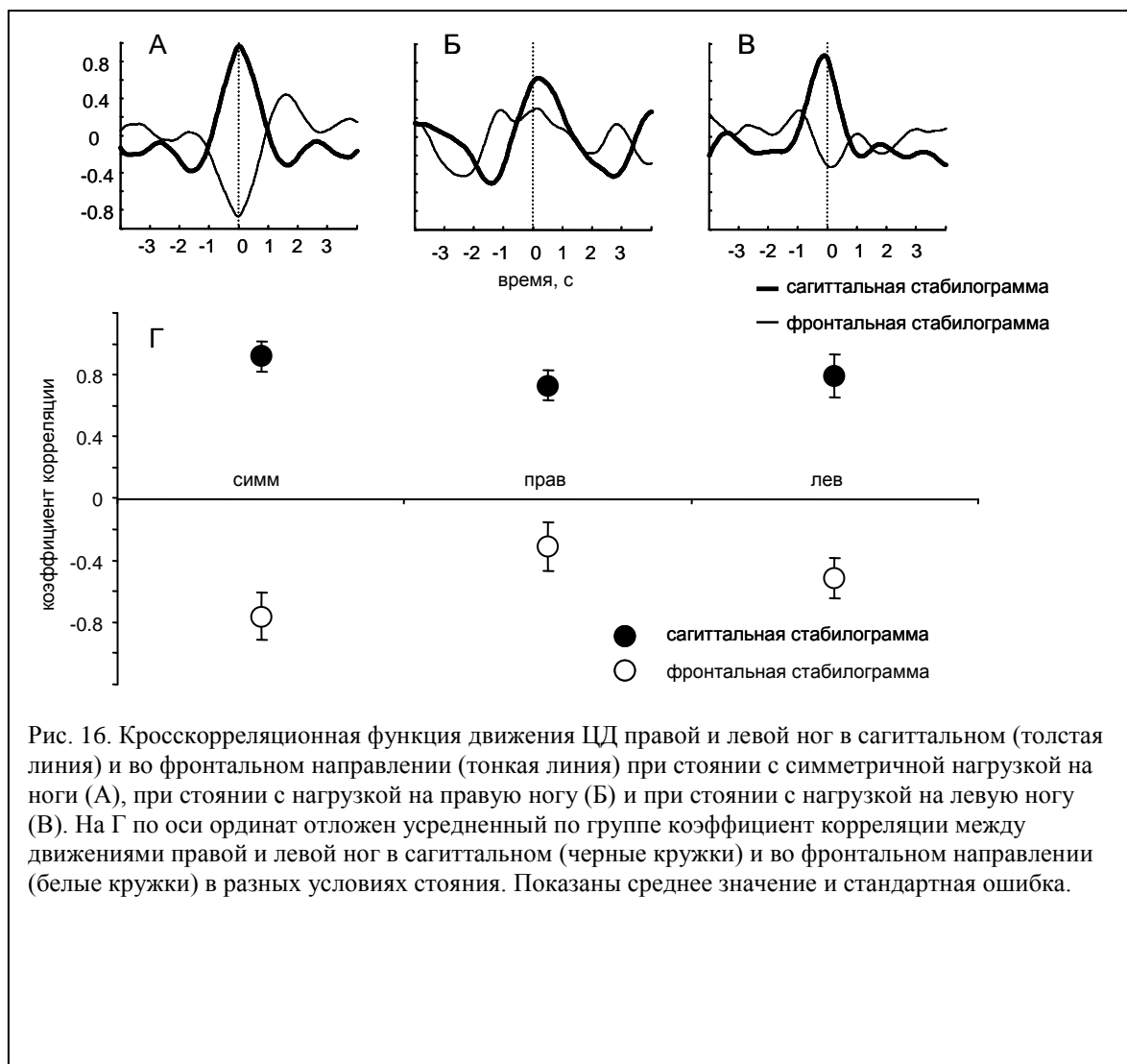


Рис. 16. Кросскорреляционная функция движения ЦД правой и левой ног в сагиттальном (толстая линия) и во фронтальном направлении (тонкая линия) при стоянии с симметричной нагрузкой на ноги (А), при стоянии с нагрузкой на правую ногу (Б) и при стоянии с нагрузкой на левую ногу (В). На Г по оси ординат отложен усредненный по группе коэффициент корреляции между движениями правой и левой ног в сагиттальном (черные кружки) и во фронтальном направлении (белые кружки) в разных условиях стояния. Показаны среднее значение и стандартная ошибка.

обследуемого. Видно, что изменения положения ЦД происходило для обеих ног практически одновременно. Кросскорреляционная функция сагиттальных и фронтальных составляющих стабิโลграммы для разных ног имела максимум при нулевом сдвиге друг относительно друга (Рис. 16, А). 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 (рис.16, А, Г).

При переносе тяжести на правую ногу общий ЦД смещался к правой

ноге на 50 ± 9 мм по сравнению со стоянием с равномерной нагрузкой на обе ноги (рис. 13,Б). Изменение положения общего ЦД в сагиттальном направлении было незначительным (в среднем 0 ± 3 мм). При переносе тяжести на левую ногу общий ЦД смещался во фронтальной плоскости к левой ноге на 67 ± 10 мм (рис. 13, В), изменений среднего положения в сагиттальном направлении не было (-5 ± 3 мм). При этом возрастала скорость движения общего ЦТ (длина стабиллограммы) как во фронтальном, так и в сагиттальном направлении (Рис. 17, А, Табл. 3). Увеличение скорости движения общего ЦД во фронтальном направлении было достоверно при переносе тяжести как на правую, так и на левую ногу. Достоверное увеличение скорости движения ЦД в сагиттальном направлении наблюдалось только при переносе тяжести на левую ногу (Табл. 3).

При переносе тяжести на одну ногу в движении общего ЦД не появлялось выраженного направления (рис. 14, Б, В, средний фрагмент). Коэффициент корреляции между движениями общего ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении для всей группы обследуемых оставался низким (в среднем 0.39 ± 0.03 при нагрузке на правую ногу, 0.28 ± 0.04 при нагрузке на левую ногу).

При переносе тяжести на одну ногу среднее положение ЦД одной ноги изменялось в зависимости от нагрузки, приложенной к ноге. Если тяжесть переносилась на правую ногу, то среднее положение ЦД правой ноги не изменялось существенно ни во фронтальном, ни в сагиттальном направлении (1 ± 2 мм и -4 ± 3 мм, соответственно, рис. 13,Г, Е). Среднее значение положения ЦД левой ноги в сагиттальном направлении при этом сдвигалось вперед на 21 ± 5 мм (рис. 13, Е). Во фронтальном направлении у 8 обследуемых смещение ЦД левой ноги было менее 15 мм, а у трех оно составляло 40-70 мм, поэтому для группового среднего в данном случае вычисляли не среднее значение, а медиану по группе, которая была 8 ± 7 мм (рис. 13, Г). Заметим, что в дополнительном обследовании на 10 обследуемых достоверного изменения ЦД левой ноги во фронтальном

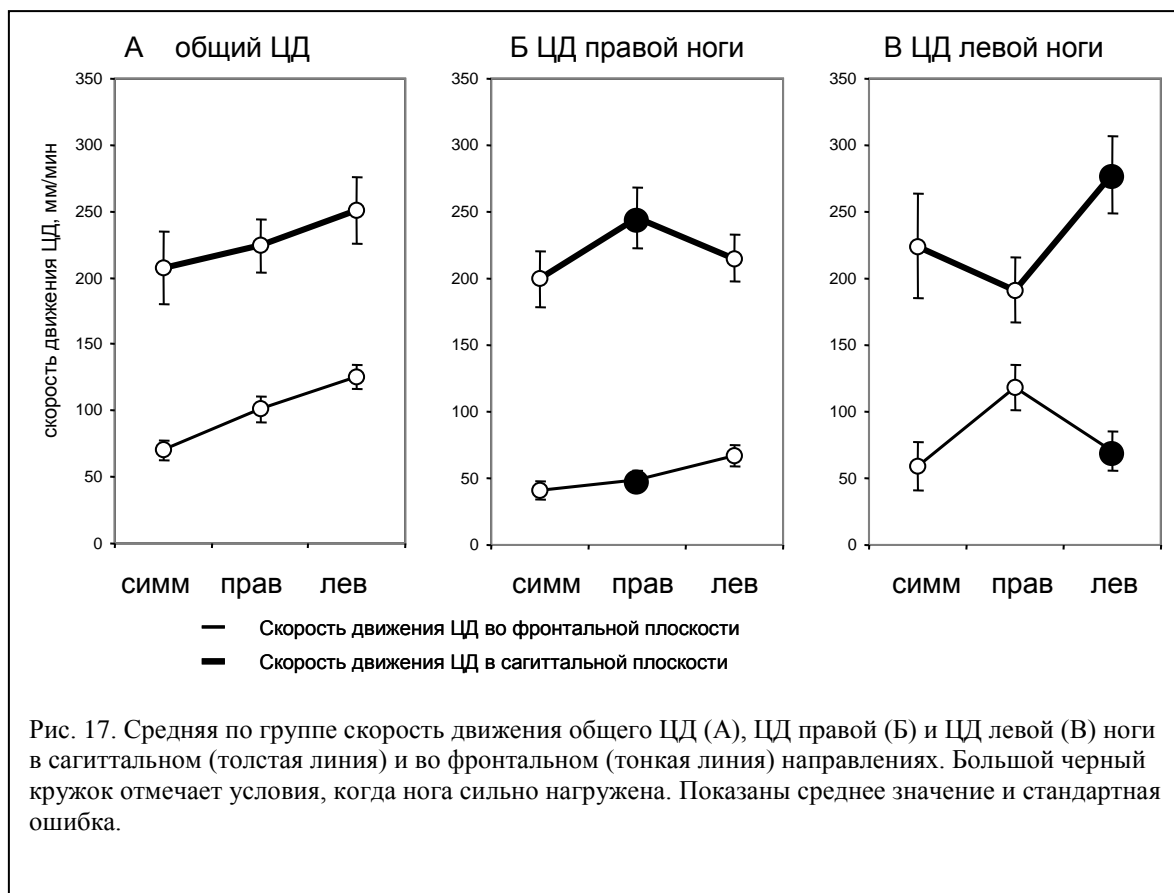
направлении при переносе тяжести на правую ногу не было обнаружено.

После переноса тяжести на левую ногу смещение среднего положения ЦД во фронтальном направлении было незначительным (-2 ± 2 мм для правой ноги и 1 ± 3 мм для левой ноги, рис. 13, Д). При этом среднее положение ЦД левой ноги в сагиттальном направлении смещалось назад (среднее -11 ± 3 мм), а для правой ноги - вперед в среднем на 18 ± 5 мм (рис. 13, Ж).

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.14, Б, В). При стоянии с нагрузкой на правую ногу движение ЦД правой ноги происходило вдоль выделенного направления, как и при стоянии с симметричной нагрузкой на ноги (рис. 14, В, правый фрагмент). В этом случае направление движения ЦД имело маленький угол наклона к переднезаднему направлению (в среднем 16 ± 3 град). Коэффициент корреляции между движениями ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении был высоким (в среднем 0.90 ± 0.25). ЦД левой ноги при стоянии с нагрузкой на правую ногу двигался по извилистой траектории (рис. 14, Б, левый фрагмент). Угол наклона линии выделенного направления изменялся от 3 до 80 градусов (в среднем 53 ± 8 град) и при этом коэффициент корреляции между движениями ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении также имел большой разброс (в среднем 0.68 ± 0.15). Таким образом, при стоянии с нагрузкой на правую ногу линейная аппроксимация движения ЦД ненагруженной левой ноги не была надежной.

При стоянии с нагрузкой на левую ногу движение ЦД нагруженной левой ноги происходило вдоль хорошо выделяемой линии (рис. 14, В) с небольшим наклоном к переднезаднему направлению (в среднем 22 ± 7 град) и с высоким коэффициентом корреляции между движениями ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении (в среднем 0.88 ± 0.31). Линия аппроксимации движения ЦД ненагруженной правой ноги имела наклон в

диапазоне 30-80 град (в среднем 29 ± 5 град) и коэффициент корреляции между движения ЦД в сагиттальном и фронтальном направлении был в



среднем 0.69 ± 0.11 . Сравнение наклона движения ЦД ненагруженной правой ноги во время стояния с нагрузкой на левую ногу и наклона движения ЦД ненагруженной левой ноги при стоянии с нагрузкой на правую ногу показало, что для ненагруженной правой ноги наклон был достоверно меньше, чем для левой ноги (парный t-тест, $p < 0.05$).

Изменение распределения нагрузки на ноги приводило к изменению взаимозависимости движения ЦД для левой и правой ноги. На рис. 15 представлены сагиттальные стабиллограммы для левой и правой ноги при стоянии с нагрузкой на правую ногу (рис. 15, Б) и при стоянии с нагрузкой на левую ногу (рис. 15, В). Кросскорреляционный анализ показал, что изменения как в сагиттальных, так и во фронтальных составляющих стабиллограмм разных ног при стоянии с нагрузкой на одну ногу гораздо менее связаны, чем при стоянии с симметричной нагрузкой (рис. 16, Б, В).

Таблица 3. Средняя скорость движения ЦД во фронтальном и сагиттальном направлении (среднее \pm стандартная ошибка, мм/мин) и результаты статистического анализа.

Условия стояния	Фронтальная стабиллограмма			Сагиттальная стабиллограмма		
	Средняя скорость движения \pm стандартная ошибка, мм/мин	Результат непараметрического дисперсионного анализа, Friedman ANOVA	Достоверные различия по тесту Вилкоксона ($p < 0.05$)	Средняя скорость движения \pm стандартная ошибка, мм/мин	Результат непараметрического дисперсионного анализа, Friedman ANOVA	Достоверные различия по тесту Вилкоксона ($p < 0.05$)
общий центр давления						
Стояние с симметричной нагрузкой на ноги (симм)	70 \pm 7	Chi Sq. (N = 11, df = 2) = 16.55, $p < 0.0005$	симм<прав, симм<лев; прав<лев	207 \pm 27	Chi Sq. (N = 11, df = 2) = 8.91, $p < 0.02$	симм<лев
Стояние с нагрузкой на правую ногу (прав)	101 \pm 9			224 \pm 20		
Стояние с нагрузкой на левую ногу (лев)	125 \pm 9			251 \pm 25		
центр давления правой ноги						
Стояние с симметричной нагрузкой на ноги	41 \pm 7	Chi Sq. (N = 11, df = 2) = 8.91, $p < 0.02$	симм<лев, прав<лев;	200 \pm 21	Chi Sq. (N = 11, df = 2) = 7.09, $p < 0.03$	симм<прав, лев<прав
Стояние с нагрузкой на правую ногу	49 \pm 7			246 \pm 23		
Стояние с нагрузкой на левую ногу	67 \pm 8			215 \pm 17		
центр давления левой ноги						
Стояние с симметричной нагрузкой на ноги	59 \pm 18	Chi Sq. (N = 11, df = 2) = 9.81, $p < 0.01$	симм<прав; лев<прав;	224 \pm 39	Chi Sq. (N = 11, df = 2) = 7.09, $p < 0.03$	прав<лев
Стояние с нагрузкой на правую ногу	118 \pm 17			191 \pm 24		
Стояние с нагрузкой на левую ногу	70 \pm 15			278 \pm 29		

Сравнение со стоянием с симметричной нагрузкой показало, что коэффициент корреляции фронтальных составляющих движения ЦД разных ног снижался до 0.31 ± 0.16 ($p < 0.001$, парный t-тест) при переносе тяжести на правую ногу, и до 0.51 ± 0.13 ($p < 0.01$, парный t-тест) при переносе тяжести на левую ногу (рис. 16, Г). 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 (рис. 16, Г).

Дисперсионный анализ показал, что существовали различия в скорости движения ЦД правой ноги во фронтальном направлении в различных условиях стояния (Табл. 3). Различия не были достоверны при сравнении стояния с симметричной нагрузкой на ноги и стояния с нагрузкой на правую ногу, но при стоянии с нагрузкой на левую ногу скорость движения ЦД ненагруженной правой ноги были достоверно больше, чем в двух других условиях стояния (рис. 17, Б, Табл. 3). Скорость движения ЦД правой ноги в сагиттальном направлении также различались в разных условиях стояния (Табл. 3). Скорость движения ЦД правой ноги увеличивалась при сравнении стояния с нагрузкой на правую ногу как со стоянием с симметричной нагрузкой, так и со стоянием с нагрузкой на левую ногу, т.е. с условиями стояния, когда нагрузка на правую ногу была меньше (рис. 17, Б).

Похожим образом изменялась скорость движения ЦД левой ноги. Скорость движения ЦД левой ноги во фронтальном направлении достоверно увеличивалась, когда она не была нагружена, т.е. при стоянии с нагрузкой на правую ногу (Табл. 3, рис. 17, В). Скорость движения ЦД левой ноги в сагиттальном направлении увеличивалась при сравнении стояния с нагрузкой на левую ногу как со стоянием с симметричной нагрузкой, так и со стоянием с нагрузкой на правую ногу (рис. 17, В).

Результаты проведенного исследования показали, что движение ЦД одной ноги зависело от распределения нагрузки на ноги при стоянии.

При обычном стоянии с симметричным распределением нагрузки на ноги движение ЦД отдельной ноги хорошо аппроксимировалось прямой линией, которая составляла небольшой угол с переднезадним направлением. Движения ЦД правой и левой ноги были хорошо скоординированы как в сагиттальной, так и во фронтальной плоскостях. Однако, небольшие расхождения в синхронизации перемещения ЦД разных ног приводят к тому,

что общий ЦД перемещается по извилистой траектории, которая не может быть аппроксимирована прямой.

При переносе тяжести на одну ногу ЦД ненагруженной ноги смещался вперед по сравнению со стоянием с симметричной нагрузкой. Таким образом, создавался дополнительный статический момент для поддержания вертикальной позы в сагиттальной плоскости. При этом ЦД нагруженной ноги перемещался по прямой линии, как и при стоянии с симметричной нагрузкой на ноги.

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.

При переносе тяжести на одну ногу наблюдалось снижение корреляции движения ЦД левой и правой ног, как в сагиттальном, так и фронтальном направлении. Изменение корреляции движений ЦД левой и правой ног может указывать на изменение роли ног в позном контроле при стоянии с разной нагрузкой на ноги. Особенно сильно снижение корреляции было выражено для движения ЦД разных ног во фронтальной плоскости, что также может указывать на то, что нагруженная и ненагруженная нога играют разную роль в поддержании равновесия во фронтальной плоскости.

Заключение.

При стоянии с симметричной нагрузкой обе ноги активно участвуют в поддержании вертикальной позы, координируя действия как в сагиттальном, так и во фронтальном направлении. При переносе тяжести на одну ногу действия ног становятся менее координированными, но обе ноги продолжают участвовать в поддержании позы, хотя их роль в позной

регуляции становится разной. Нога, на которую перенесена большая часть веса тела, обеспечивает позную регуляцию в сагиттальной плоскости, а ненагруженная нога во фронтальной плоскости. Таким образом, перенос тяжести на одну ногу приводит к изменению в системе управления вертикальной позой, что проявляется в изменении роли нагруженной и разгруженной ноги в поддержании равновесия.

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

Материал и метод. В экспериментах принимали участие 11 практически здоровых обследуемых. Для определения ведущей ноги использовали стандартные тесты по функциональной асимметрии (Брагина и Доброхотова, 1988). У всех обследуемых ведущей была правая нога. Ноги стояли на двух отдельных стабิโลграфах, стопы располагались на одинаковом расстоянии (около 10 см) от краев стабิโลграфов и параллельно друг другу. Регистрировали положение общего ЦД (ОЦД) и ЦД левой и правой ноги с частотой оцифровки 50 Гц. Обследуемого просили стоять, стараясь произвольно не двигать корпус, и не сопротивляться возможному движению при вибрации ахилловых сухожилий, глаза были закрыты, руки опущены вдоль тела.

Для стимуляции трехглавых мышц голени описанные ранее вибраторы, прикреплялись к голени при помощи резиновых лент и располагались над ахилловыми сухожилиями обеих ног. Использовалась вибрация умеренной интенсивности с частотой 40-60 Гц и амплитудой 0.8 мм, предназначенная для избирательной активации афферентов Ia группы. Амплитуда и частота вибрации не зависела от силы прижатия вибраторов.

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 стабิโลграфа. 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. После 2-3 проб по просьбе обследуемого делали паузу для отдыха около 1 мин. Пробу с одинаковыми условиями стояния и вибрации регистрировали по 2 раза. Последовательность поз и условий вибрации чередовали в квазислучайном порядке.

Во всех проб определяли величину смещения ЦД отдельно для сагиттальной и фронтальной составляющих стабилограммы. Для каждой составляющей стабилограммы вычисляли среднее значение при спокойном стоянии и при приложении вибрации. При вычислении среднего значения стабилограммы при вибрации выбирали последние 10-15 с воздействия, чтобы исключить переходный процесс, который обычно занимал несколько секунд после включения вибраторов.

Для каждого обследуемого вычисляли средние значения по пробам с одинаковыми условиями эксперимента, которые использовали для статистического анализа. Для выявления различий средние значения использовали в одно- или двухфакторном дисперсионном анализе с повторными измерениями или в парном Т-тесте. Уровень для принятия различий был принят 0.05.

Результаты. Нагрузка на одну ногу при обычном стоянии составляла примерно половину веса (Табл.4). При переносе веса на одну ногу нагрузка на нее составляла 76-83% , а на разгруженную ногу – 17-24% (Табл.4).

Двусторонняя вибрация ахилловых сухожилий при стоянии с симметричной нагрузкой на ноги приводила к отклонению туловища назад и к смещению ОЦД назад (рис. 18, А, в центре). Если вибрация была приложена только к одной ноге, то также наблюдалось смещение ОЦД (рис. 18, Б, В). При стоянии с симметричной нагрузкой на обе ноги в среднем по группе смещение ОЦД, вызванное вибрацией ахилловых сухожилий обеих

ног, было немного больше, чем при вибрации только правой или только левой ноги (Табл.5). Однако, однофакторный дисперсионный анализ (фактор

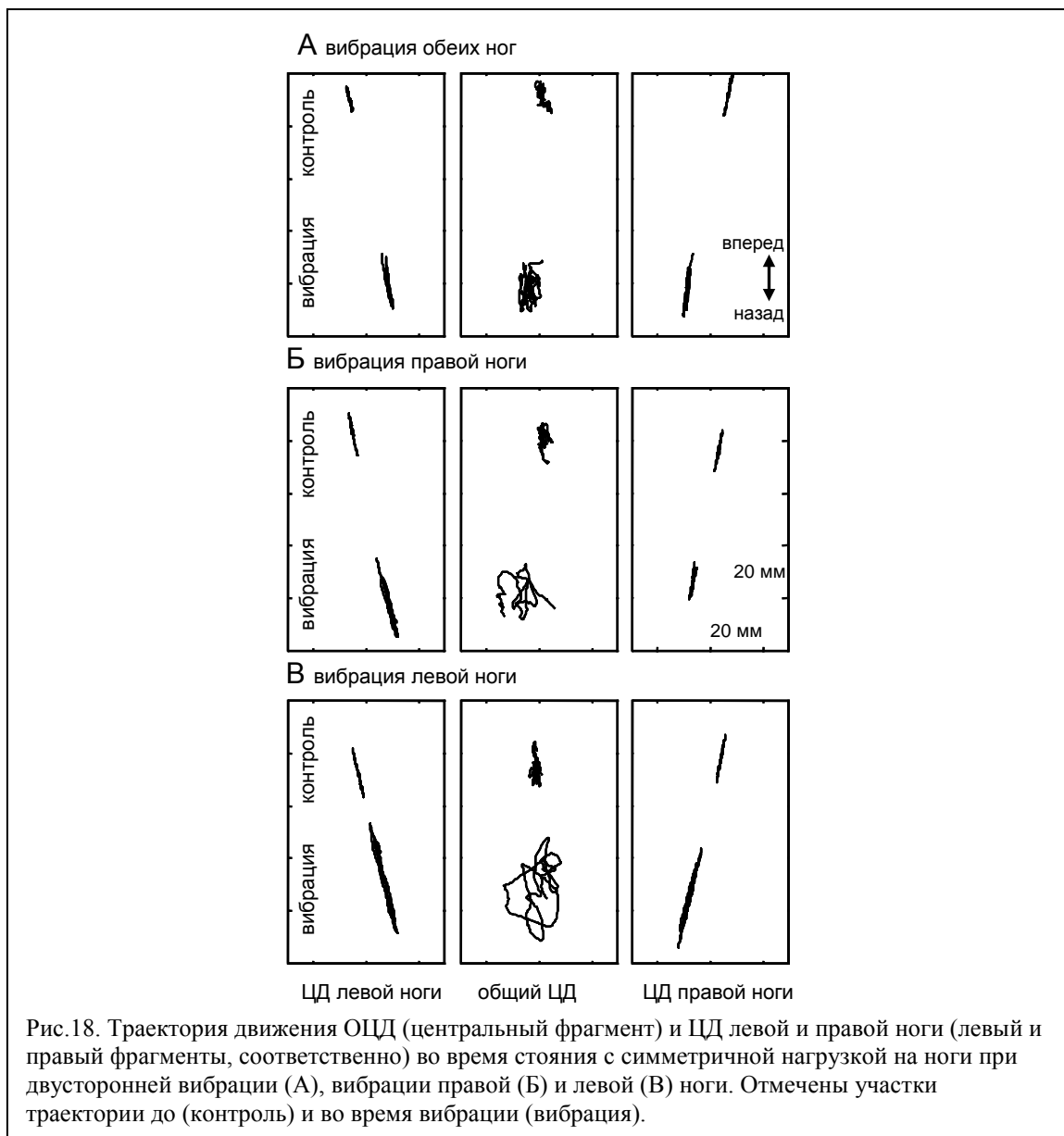
Таблица 4. Нагрузка на каждую ногу (в % от веса тела) при разных условиях стояния до и после вибрации ахилловых сухожилий (среднее \pm стандартная ошибка среднего).

Условия стояния	Вибрация		Нагрузка, в %	
			Правая нога	Левая нога
Симметричная нагрузка	С двух сторон	до	50 \pm 1	50 \pm 1
		после	50 \pm 1	50 \pm 1
	справа	до	52 \pm 1	48 \pm 1
		после	51 \pm 2	49 \pm 2
	слева	до	51 \pm 1	49 \pm 1
		после	53 \pm 2	47 \pm 2
Нагрузка на правую ногу	справа	до	78 \pm 2	22 \pm 2
		после	76 \pm 2	24 \pm 2
	слева	до	81 \pm 2	19 \pm 2
		после	83 \pm 2	17 \pm 2
Нагрузка на левую ногу	справа	до	23 \pm 2	77 \pm 2
		после	23 \pm 3	77 \pm 3
	слева	до	20 \pm 2	80 \pm 2
		после	23 \pm 2	77 \pm 2

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 ($F(2, 10)=2.13, p>0.16$). Смещение ОЦД является результатом сложения смещений ЦД для правой и левой ноги с весами пропорциональными нагрузке. Поэтому были проведены сравнение смещений ЦД каждой ноги, которое показало, что при двусторонней вибрации смещение ЦД правой ноги (в среднем по группе 41 \pm 8 мм) было больше, чем смещение ЦД левой ноги (37 \pm 9 мм, рис. 19,

первая пара столбиков), но эти различия не были достоверными ($p=0.08$, парный Т-тест).

На рис. 18, Б и В видно, что для выбранного обследуемого 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 первому фактору недостоверны ($F(1, 6)=2.33$, $p>0.17$), т.е. смещение ЦД для правой и левой ноги во всех условиях вибрации не различались. Достоверные

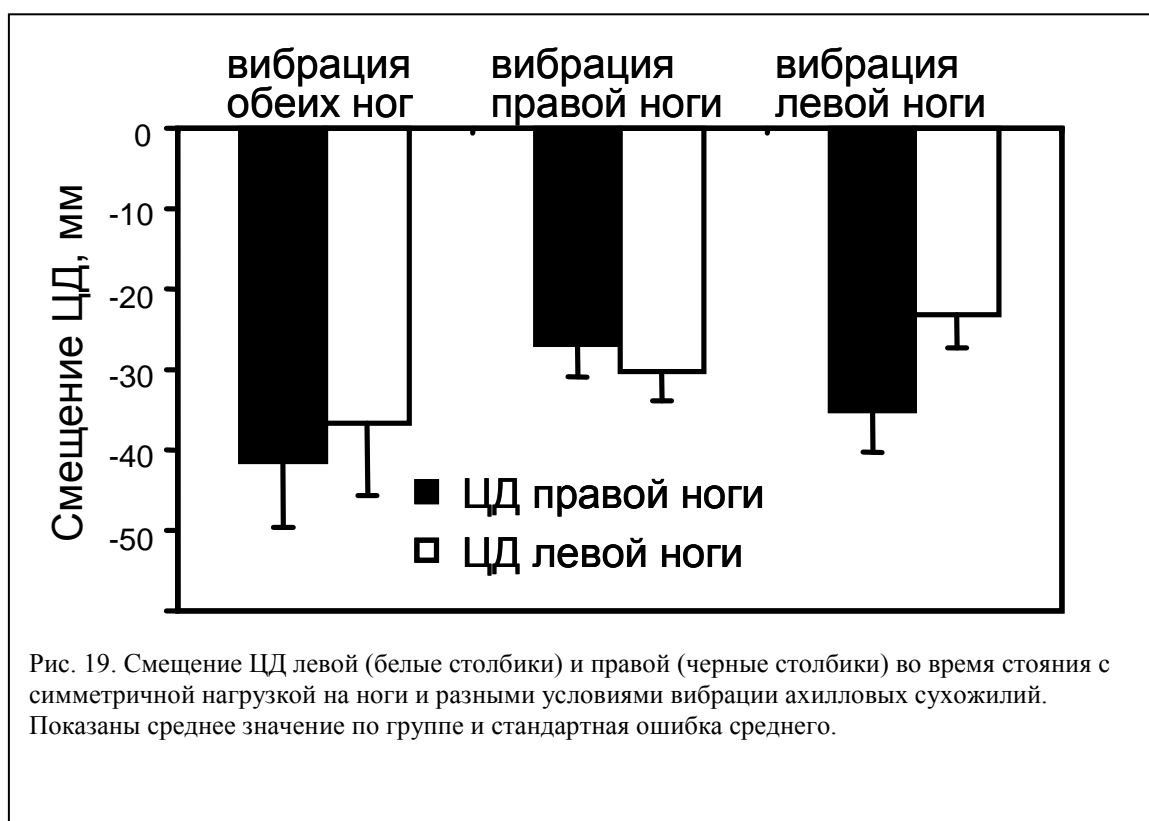
различия по второму фактору ($F(1, 6)=13.64$, $p<0.02$) подтвердили, что вибрация вызывает большее смещение ЦД в контралатеральной ноге (рис.19,

Таблица 5. Смещение общего центра давления и центра давления правой и левой ноги при разных условиях стояния и вибрации ахилловых сухожилий (среднее \pm стандартная ошибка среднего, мм).

Услов ия стоян ия	Вибра ция	Смещение центра давления, мм					
		В сагиттальном напр.			Во фронтальном напр.		
		общи й	правая нога	левая нога	общи й	права я нога	левая нога
Симм етрич ная нагруз ка	С двух сторон	-39 \pm 9	-41 \pm 8	-37 \pm 9	-1 \pm 2	-7 \pm 2	8 \pm 2
	справа	-29 \pm 3	-27 \pm 4	-30 \pm 4	1 \pm 2	-5 \pm 1	7 \pm 1
	слева	-30 \pm 4	-35 \pm 5	-23 \pm 4	4 \pm 2	-7 \pm 1	5 \pm 1
Нагру зка на праву ю ногу	справа	-22 \pm 2	-23 \pm 2	-16 \pm 3	-7 \pm 3	-6 \pm 1	11 \pm 4
	слева	-18 \pm 3	-21 \pm 3	1 \pm 3	-1 \pm 2	-5 \pm 1	-7 \pm 4
Нагру зка на левую ногу	справа	-11 \pm 4	-9 \pm 3	-11 \pm 4	1 \pm 1	-1 \pm 1	9 \pm 7
	слева	-19 \pm 4	-22 \pm 8	-20 \pm 4	12 \pm 4	-2 \pm 2	5 \pm 1

вторая и третья пары столбиков). Статистическое взаимодействие факторов было недостоверно ($F(1, 6)=0.41$, $p>0.54$), т.е. при симметричной нагрузке на ноги перенос вибрации от ипси к контралатеральной ноге приводил к сходным изменениям в смещении ЦД для левой и правой ноги.

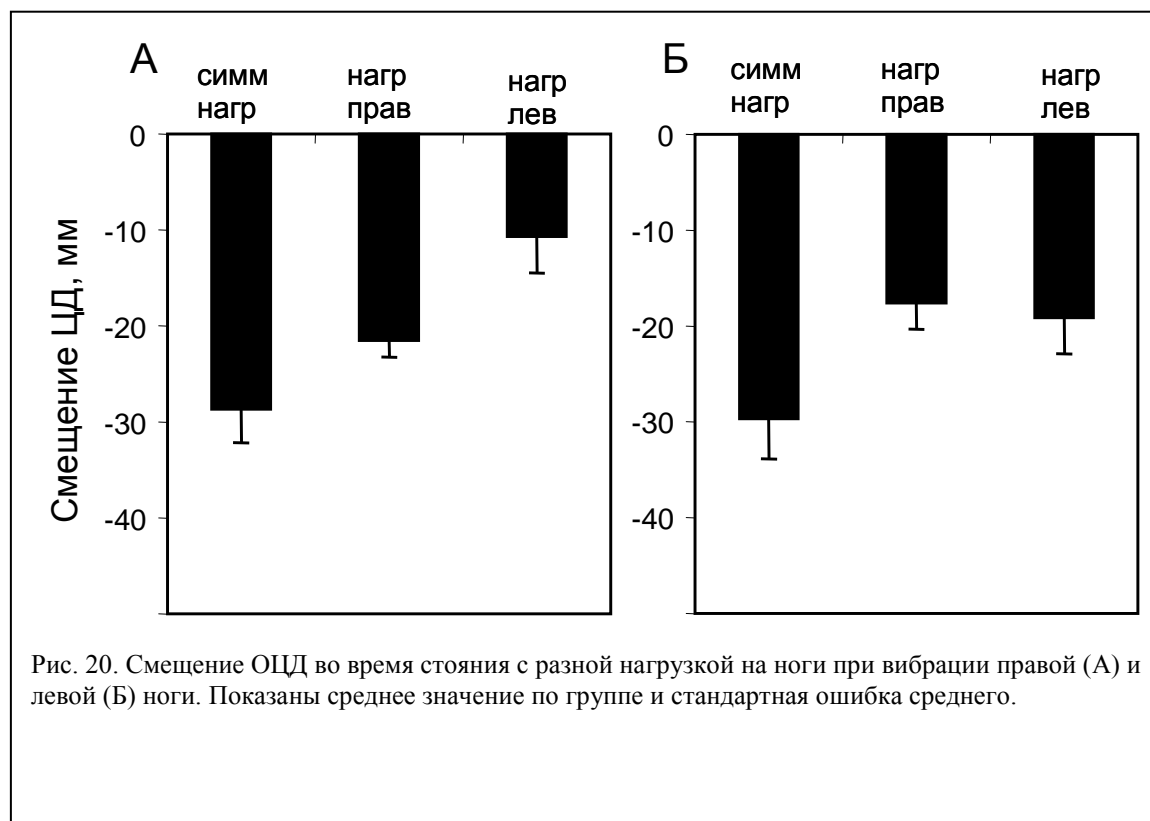
Заметим, что при вибрации ЦД одной ноги смещался во фронтальном направлении к середине на 7-8 мм (рис. 18, А, Табл. 5), но смещение ОЦД во фронтальной плоскости было незначительным и не изменяло распределение



нагрузки на ноги (Табл.4). Односторонняя вибрация при симметричной нагрузке на ноги не вызывала заметного смещения ОЦД во фронтальной плоскости (Табл.5) и не приводила к изменению распределения нагрузки на ноги (Табл.4).

Влияние односторонней вибрации на положение ОЦД зависело от распределения нагрузки на ноги. На рис. 20 приведены среднее по группе смещение ОЦД, вызванное вибрацией ахиллова сухожилия правой ноги (рис. 20, А) и левой ноги (рис. 20, Б), при стоянии с симметричной нагрузкой и после переноса нагрузки на правую или на левую ногу. При вибрации, приложенной к правой ноге, различия в смещении ОЦД при разном распределении нагрузки на ноги были достоверными ($F(2, 18)=11.85$, $p<0.001$). При этом смещение ОЦД при симметричной нагрузке на ноги было больше, чем при стоянии с нагрузкой на правую ($p<0.02$) или левую ногу ($p<0.01$). Смещение ОЦД при стоянии с нагрузкой на правую ногу было

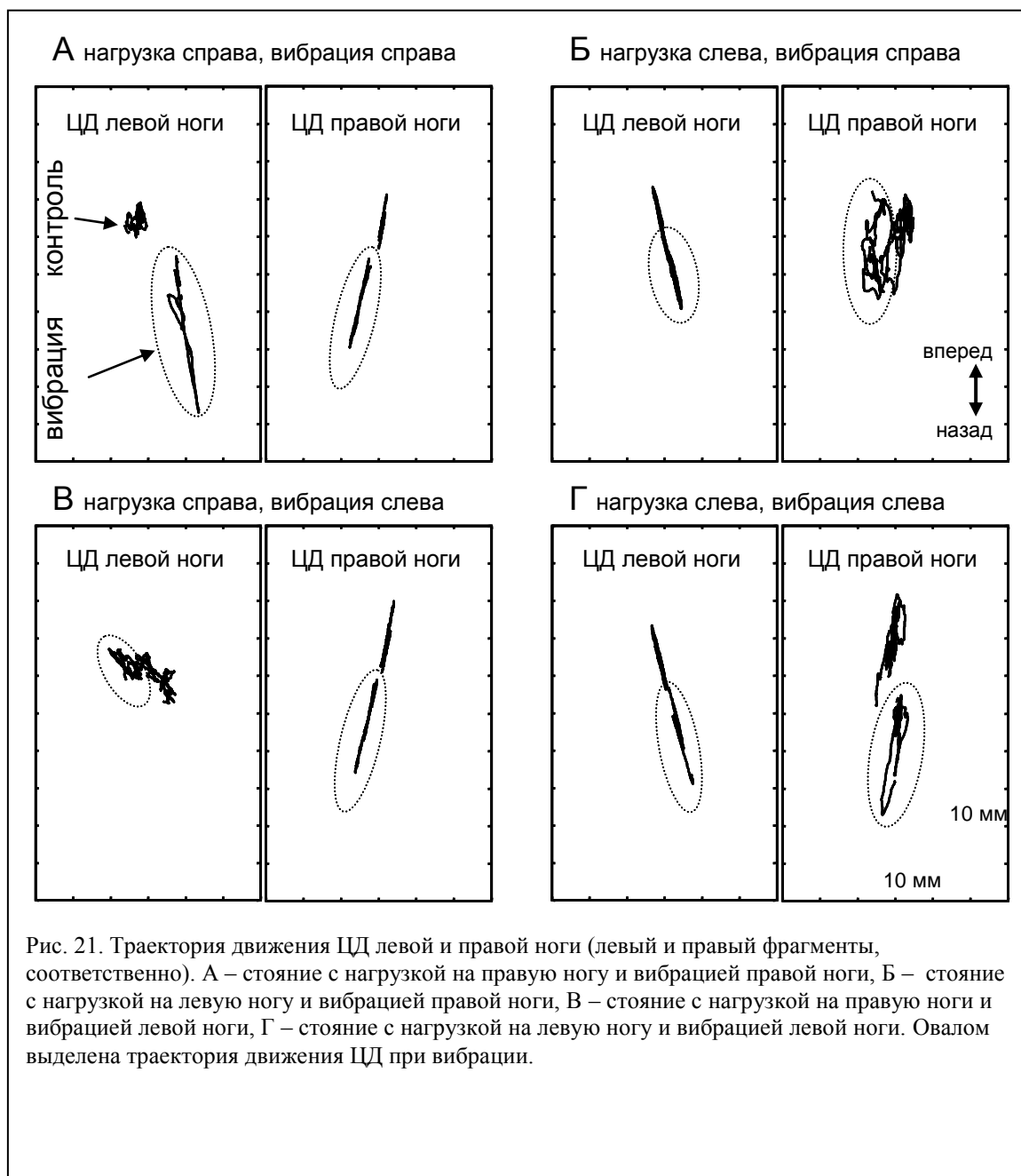
больше, чем при стоянии с нагрузкой на левую ногу ($p<0.03$).



Дисперсионный анализ показал, что и при вибрации левой ноги смещение ОЦД было достоверно различным в разных условиях стояния ($F(2, 12)=6.98$, $p<0.01$). При симметричной нагрузке смещение ОЦД на ноги было больше, чем при нагрузке на одну ногу. При стоянии с нагрузкой на правую или левую ногу смещение ОЦД, вызванное вибрацией левой ноги, не различалось. Различия в смещении ОЦД, связанные с разной стороной приложения вибрации при стоянии с нагрузкой на правую или левую ноги, были подтверждены двухфакторным дисперсионным анализом (первый фактор – вибрация правой или левой ноги, второй фактор – нагрузка на правую или левую ногу). Этот анализ показал достоверное статистическое взаимодействие двух факторов ($F(1, 30)=4.28$, $p<0.05$).

При стоянии с нагрузкой на одну ногу вибрация приводила к смещению ОЦД во фронтальной плоскости, особенно, если вибрация была приложена к нагруженной ноге (Табл.5). Во фронтальной плоскости при

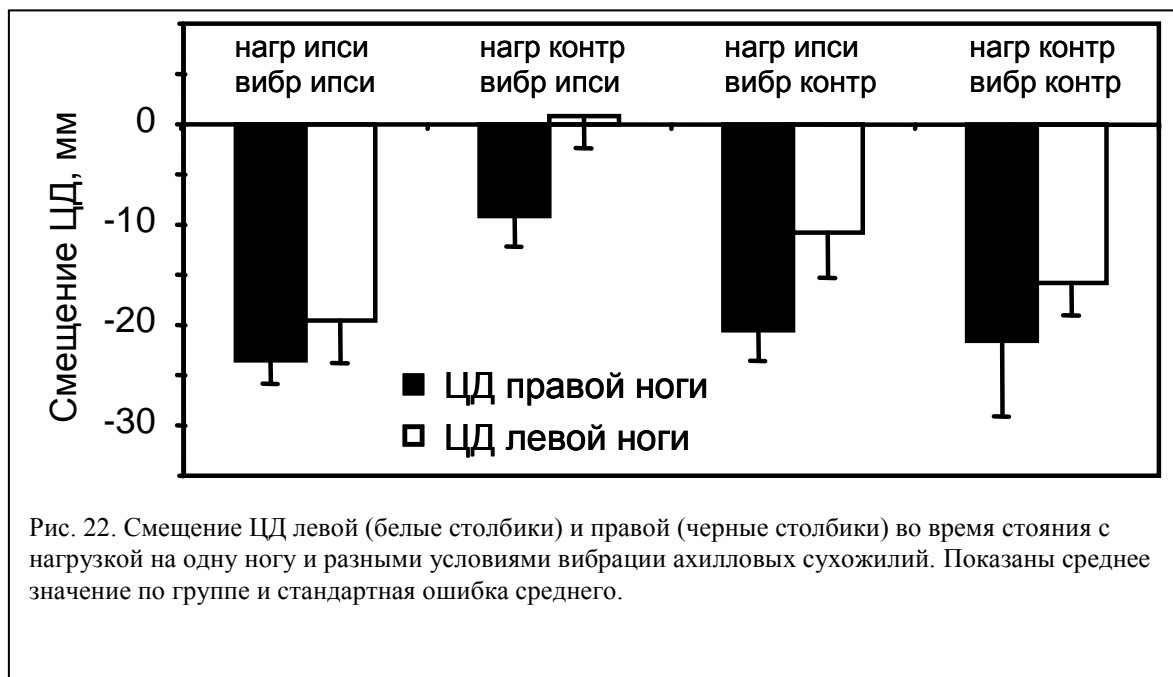
переносе тяжести на одну ногу ОЦД смещался к нагруженной ноге.



Включение вибрации с одной стороны при стоянии с нагрузкой на правую ногу не приводило к достоверному изменению распределения нагрузки (Табл.4). При стоянии с нагрузкой на левую ногу вибрация, приложенная к левой ноге, привела к уменьшению нагрузки на левую ногу с 80% до 77%. При вибрации правой ноги перераспределения нагрузки на ноги не происходило (Табл.4).

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. На рис. 21 показаны траектории движения ЦД правой и левой ноги при односторонней вибрации правого или левого ахиллова сухожилия. При вибрации нагруженной ноги смещение ее ЦД назад было четко выражено (рис. 21, А – для правой ноги, Г – для левой ноги). 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 (рис. 21, Б – для правой ноги, В – для левой ноги), но при этом было выражено смещение ЦД контралатеральной нагруженной ноги. Статистический анализ проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (первый фактор – левая и правая нога, второй фактор – четыре условия эксперимента: нагрузка на ипсилатеральную ногу и вибрация ипсилатеральной ноги, нагрузка на контралатеральную ногу и вибрация контралатеральной ноги, нагрузка на контралатеральную ногу и вибрация ипсилатеральной ноги, нагрузка на ипсилатеральную ногу и вибрация контралатеральной ноги). Анализ показал достоверные различия по первому фактору, т.е. смещение ЦД левой ноги достоверно меньше, чем смещение ЦД правой ноги ($F(1, 6)=7.89, p<0.04$). На рис. 22 видно, что во всех условиях приложения вибрации смещение ЦД

левой ноги было меньше, чем смещение ЦД правой ноги. Анализ также показал достоверные различия по второму фактору ($F(3, 18)=7.33, p<0.003$), т.е. в разных условиях смещения ЦД различались. Post-hoc тест подтвердил, что смещение ЦД отдельной ноги в условиях, когда вибрация была приложена с ипсилатеральной стороны, а нагрузка приходилась на контралатеральную сторону, было достоверно меньше смещения ЦД в других условиях (post-hoc Тьюки тест, $p<0.05$). Так, для правой ноги наименьшее смещение ЦД правой ноги было, когда вибрация была приложена к правой ноге, а нагрузка была перенесена на левую ногу. Наименьшее смещение левой ноги наблюдалось, когда вибрация была приложена к левой ноге, а нагрузка перенесена на правую. Вместе с тем, взаимодействие факторов дисперсионного анализа не было достоверным ($F(3, 18)=0.38, p>0.77$), т.е. смещение ЦД правой и левой ноги в разных условиях стояния изменялось сходным образом.

В проведенном исследовании было показано, что при стоянии с симметричной нагрузкой на ноги увеличение афферентного потока при вибрации только одной ноги было достаточно для отклонения туловища назад. Однако, смещение ЦД одной ноги было больше, если вибрация была приложена к контралатеральной стороне, по сравнению с вибрацией на ипсилатеральной стороне. По-видимому, система поддержания позы в большей степени отслеживала положение ЦД ноги, на которую не было воздействия, и, вероятно, использовала афферентную информацию от этой ноги для определения смещения тела, вызванного мышечной вибрацией.

Различие в смещении ЦД одной ноги при односторонней вибрации было выражено сильнее, если нагрузка на ноги была разной. Вибрация, приложенная к нагруженной ноге, вызывала большее смещение ЦД этой ноги по сравнению со стоянием, когда нога была разгружена. Таким образом, система поддержания позы в большей степени использует афферентный поток от ноги, выполняющей основную роль в позной задаче. Вибрация, приложенная к разгруженной ноге, также приводила к смещению ОЦД, хотя

значительно меньшему, чем при вибрации нагруженной ноги, т.е. при поддержании вертикальной позы во время стояния с переносом нагрузки на одну ногу система поддержания позы сохраняет устойчивость, изменяя в основном положение ЦД нагруженной ноги. Такой результат согласуется с тем, что при стоянии с нагрузкой на одну ногу движение ЦД в сагиттальном направлении больше для нагруженной ноги, чем для ненагруженной (глава 2.1). Можно предположить, что при стоянии с нагрузкой на одну ногу изменяется представление о равновесном положении тела, что приводит к изменению влияния вибрации на положение тела.

Указанием на возможную роль изменений в супраспинальных настройках может служить то, что смещение ЦД правой ноги было больше чем смещение ЦД левой ноги при одинаковых условиях нагрузки (ипсилатеральная или контралатеральная) и вибрации (ипсилатеральная или контралатеральная). У всех обследуемых в нашем обследовании ведущей ногой была правая. По-видимому, для коррекции отклонения от равновесия в большей степени используется управление положением ЦД ведущей (правой) ноги. Это особенно выражено при вибрации ненагруженной ноги. При стоянии с нагрузкой на левую ногу и вибрацией левой ноги смещение ЦД было только в правой ноге, а при стоянии с нагрузкой на левую ногу и с вибрацией правой ноги смещение ЦД наблюдалось как для правой, так и для левой ноги (рис.22, Табл.5). Можно предположить, что афферентные сигналы от ненагруженной стопы также используются для определения положения ЦД и управления позой. При этом смещение ЦД ведущей ноги, по-видимому, рассматривается системой управления позой, как более надежное указание на смещение общего ЦД.

Заключение.

У стоящего обследуемого смещение ЦД при односторонней вибрации ахилловых сухожилий зависело как от стороны приложения вибрации, так и от распределения нагрузки на ноги. При стоянии с симметричной нагрузкой на ноги вибрация даже одной ноги вызывала отклонение тела назад, при этом

смещение ЦД ноги контралатеральной стороне приложения вибрации было больше. При стоянии с разной нагрузкой на ноги смещение ОЦД было больше, если вибрация была приложена к нагруженной ноге. Смещение ЦД одной ноги было больше, если как вибрация, так и нагрузка были приложены к этой ноге. Вибрация ненагруженной ноги вызывала смещение в контралатеральной нагруженной ноге. При этом вибрация левой ненагруженной ноги не вызывала заметного смещения ЦД левой ноги, в то время как вибрация ненагруженной правой ноги вызывала смещение ЦД правой ноги. В одинаковых условиях приложения нагрузки и вибрации смещение ЦД правой ноги было больше, чем смещение ЦД левой ноги. Можно предположить, что изменение нагрузки на ногу и односторонняя вибрация мышц ног вызывают изменения в ориентации вертикали, выработанной системой внутреннего представления, что влияет на смещение ЦД одной ноги при вибрации мышц.

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

Материалы и методы. В экспериментах принимали участие 11 практически здоровых обследуемых. Для определения ведущей ноги использовали стандартные тесты по функциональной асимметрии (Брагина и Доброхотова, 1988). У всех обследуемых ведущей была правая нога. Ноги располагались на отдельных опорах, которые стояли на двух стабилографах, что позволяло регистрировать изменения положения ЦД для левой и правой ноги. Использовали жесткую неподвижную опору и подвижную опору с шаровой нижней поверхностью. Неподвижной опорой был жесткий брусок с высотой 15 см. Подвижная опора представляла собой сегмент шара с радиусом 30 см и высотой 15 см. Стопы располагались на опорах на одинаковом расстоянии (около 10 см) от краев стабилографов и параллельно друг другу. Регистрировали положение общего ЦД (ОЦД) и ЦД левой и правой ноги с частотой оцифровки 50 Гц. Обследуемого просили стоять, стараясь произвольно не двигать корпус, глаза были закрыты, руки опущены вдоль тела.

Каждый обследуемый был обследован в условиях, когда обе ноги располагались на неподвижных опорах (усл1), когда левая нога была на подвижной опоре (усл2), и когда правая нога была на подвижной опоре (усл3). В каждом из условий регистрацию стабилограмм производили в трех вариантах распределения нагрузки между ногами. 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 опоры. При переносе тяжести на одну ногу, обследуемый сам выбирал распределение нагрузки так, чтобы не возникало неустойчивости вертикальной позы. Длительность пробы составляла 40 с. При смене условий стояния делали паузу для отдыха около 1 мин. Последовательность условий стояния и распределения нагрузок на ноги чередовали в квазислучайном

порядке.

Анализировали сагиттальные составляющие стабิโลграмм для каждого варианта эксперимента в разных условиях стояния. Сравнение параметров движения ЦД одной ноги во фронтальном направлении до и после переноса тяжести на одну ногу оказалось некорректным потому, что после переноса тяжести на одну ногу движение ЦД происходило под углом к переднезаднему направлению и изменения движения в сагиттальном направлении отражалось на движении ЦД во фронтальном направлении. Таким образом, изменения движения ЦД во фронтальном направлении определялись в основном движениями ЦД в сагиттальном направлении. Для сагиттальной стабิโลграммы вычисляли среднее значение и скорость изменения стабิโลграммы (длина стабิโลграммы за минуту) в разных условиях стояния и распределения нагрузки на ноги.

Для каждого обследуемого значения параметров в пробах с одинаковыми условиями эксперимента использовали для статистического анализа. Для выявления различий использовался одно- или двухфакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями или парный Т-тест. Уровень для принятия различий был принят 0.05.

Результаты. 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 (Табл. 6). Когда обе ноги находились на неподвижной опоре, после переноса тяжести на одну ногу на ненагруженную ногу приходилось около 20% веса тела (Табл. 6), и доля веса, приходившаяся на ненагруженную ногу, была одинаковой при нагрузке на правую и на левую ногу.

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 (Табл. 6). Post-hoc тест выявил, что доля веса, перенесенная на

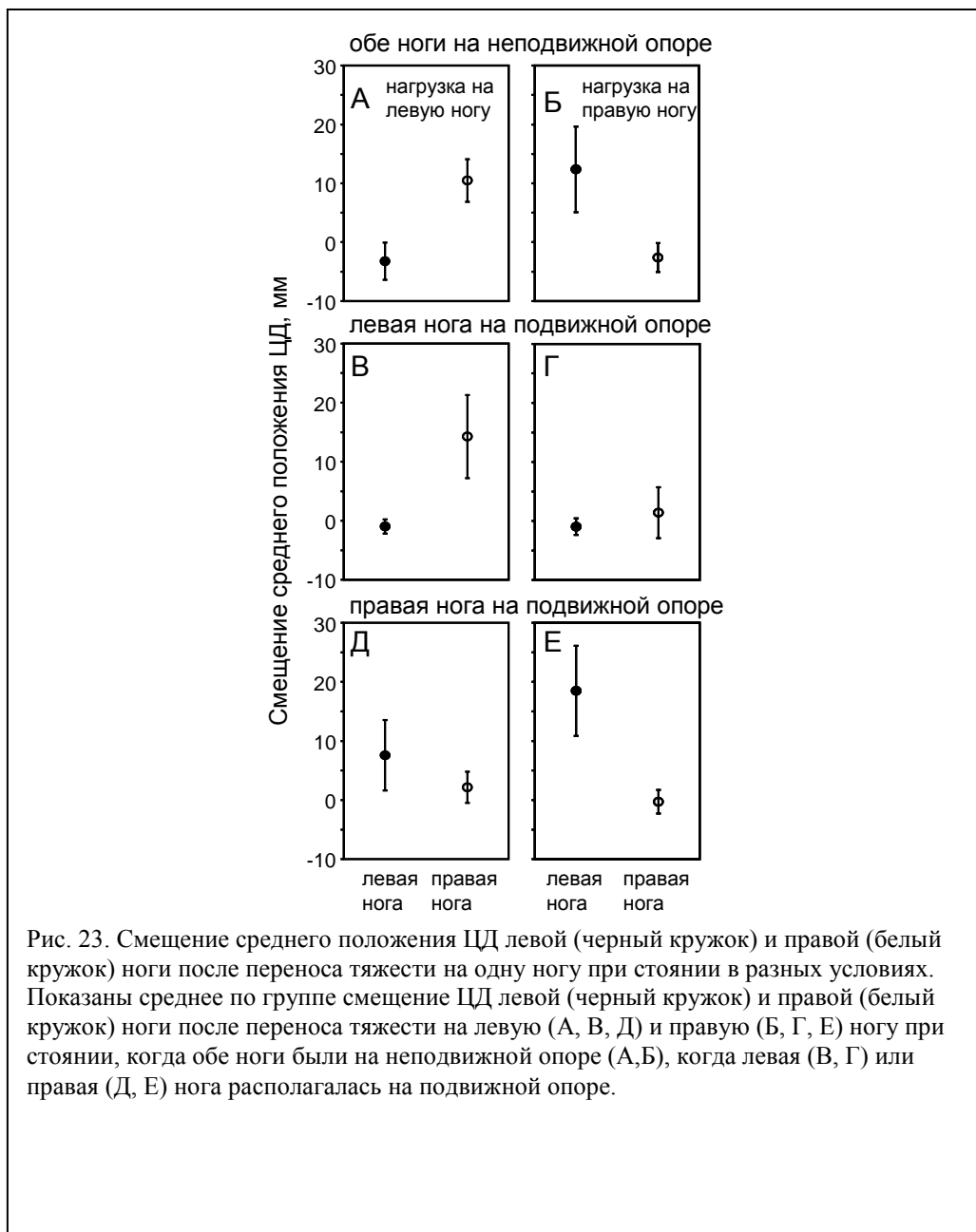
Табл. 6. Доля веса (в %), приходящаяся на левую и правую ногу, при стоянии на опорах с разной степенью подвижности и с разной нагрузкой на ноги. Представлено среднее значение по группе и стандартная ошибка среднего.

Условия стояния	доля веса, приходящаяся на левую ногу, %			доля веса, приходящаяся на правую ногу, %			Результат дисперсионного анализа и post-hoc теста для доли веса, приходящуюся на левую ногу.
	обе ноги на неподвижной опоре (усл1)	левая нога на подвижной опоре (усл2)	правая нога на подвижной опоре (усл3)	обе ноги на неподвижной опоре	левая нога на подвижной опоре	правая нога на подвижной опоре	
симметричная нагрузка на ноги	49±1	45±1	52±2	51±1	55±1	48±2	F(2, 18)=4.52, p<0.03, усл3>усл2
нагрузка на правую ногу	22±2	23±2	34±2	78±2	77±2	66±2	F(2, 18)=14.20, p<0.0002, усл3>усл2; усл3>усл1
нагрузка на левую ногу	77±3	66±2	74±2	23±3	34±2	26±2	F(2, 18)=15.42, p<0.0002, усл2<усл3; усл2<усл1

нагруженную ногу, была меньше, если нога располагалась на подвижной опоре (Табл. 6). 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 (рис. 23, А, Б). После переноса тяжести на левую ногу среднее положение ЦД правой ноги смещалось на 10±4 мм, смещение

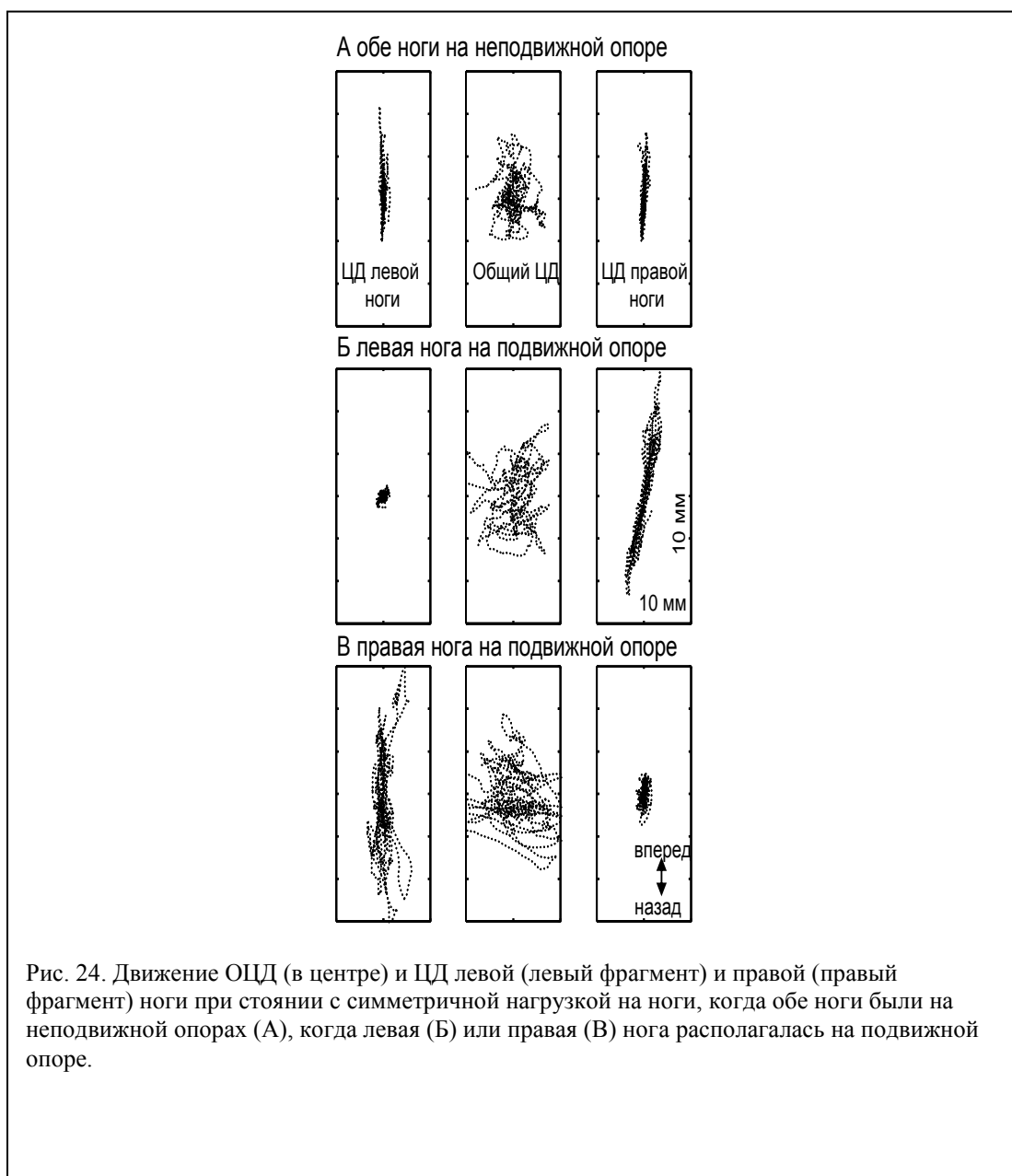
ЦД левой ноги было -3 ± 3 мм (рис. 23, А). Если тяжесть была перенесена на правую ногу, то среднее положение ЦД левой ноги смещалось вперед на 12 ± 7 мм, положение ЦД правой ноги смещалось назад на -3 ± 2 мм (рис. 23,Б). Двухфакторный дисперсионный анализ (первый фактор – правая или левая



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 (см. положение ЦД левой ноги на рис. 23, В, Г, и положение ЦД правой ноги на рис. 23, Д, Е). После переноса тяжести на

ногу, находящуюся на неподвижной опоре, среднее положение ЦД как нагруженной, так и ненагруженной ноги не изменялось (рис. 23 Г, Д). При переносе тяжести на ногу, находящуюся на подвижной опоре среднее положение ЦД ноги, расположенной на неподвижной опоре смещалось вперед (рис. 23, В, Е). Для анализа зависимости смещения среднего положения ЦД от условий стояния применяли 2-х факторный дисперсионный анализ с повторными измерениями. Первый фактор имел два уровня - ЦД правой и левой ноги. Второй фактор отражал нагрузку и условия стояния одной ноги и имел четыре уровня – нога нагружена на подвижной опоре, нога разгружена на подвижной опоре, нога нагружена на неподвижной опоре, нога разгружена на неподвижной опоре. Результаты дисперсионного анализа показали, что смещение среднего положения ЦД было разным в разных условиях стояния ($F(3, 27)=6.21, p<0.003$), при этом изменения смещения для правой и левой ног в разных условиях не различались ($F(3, 27)=0.67, p>0.58$). Post-hoc тест Фишера показал, что как для правой, так и для левой ног смещение среднего положения ЦД было достоверно больше, когда они были разгружены и располагались на неподвижной опоре, чем в других условиях ($p<0.05$). Если нагрузка была перенесена на ногу, находящуюся на неподвижной опоре, то смещение положения ЦД разгруженной ноги было небольшим и не достигало уровня значимости ($p>0.05$). Смещение среднего положения ЦД нагруженной ноги не было достоверным ($p>0.05$).

Смещение среднего положения ОЦД во фронтальном направлении после переноса тяжести на одну ногу не зависело от типа опоры под ногой. Если обе ноги располагались на неподвижной опоре, то при переносе тяжести на правую ногу, ОЦД смещался вправо на 81 ± 8 мм, при переносе тяжести на левую ногу влево на 86 ± 10 мм. При этом смещение среднего положения ЦД одной ноги было незначительным (в среднем 1-4 мм). Если одна нога располагалась на подвижной опоре, то после переноса тяжести на одну ногу ОЦД смещался на 50-60 мм к ноге, на которую переносили

тяжесть, т.е. смещение было несколько меньше, чем при стоянии, когда обе ноги находились на неподвижной опоре. Смещение среднего положения ЦД одной ноги было незначительным (в среднем 2-3 мм).

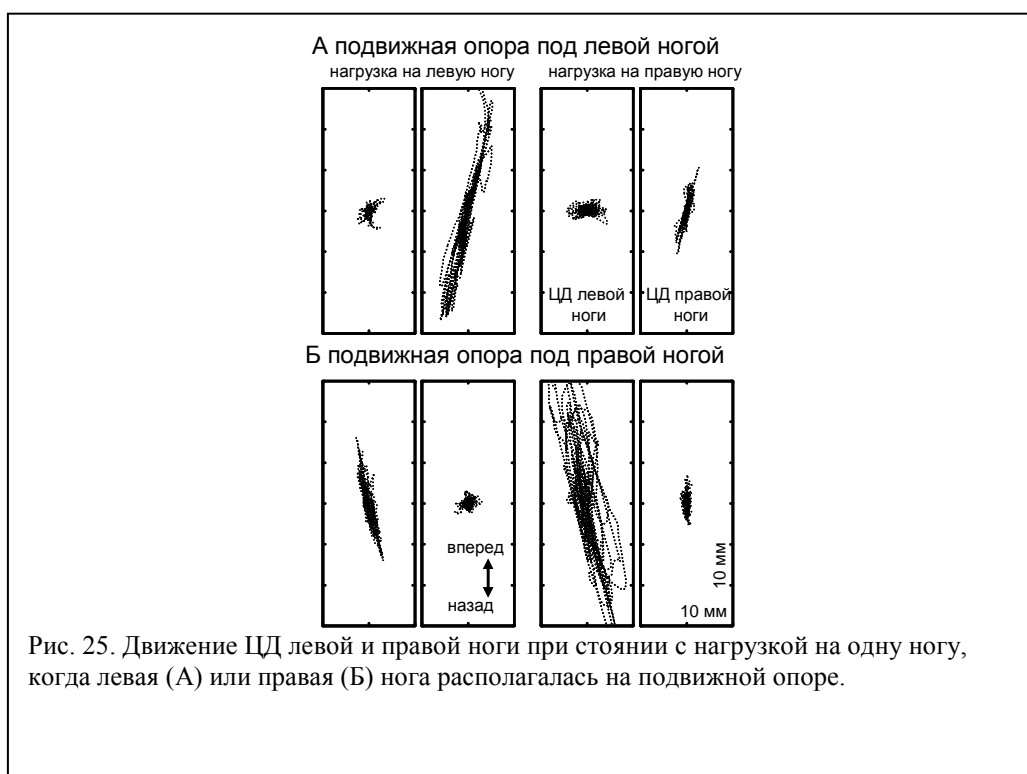
Изменения условий стояния и распределения нагрузки на ноги приводили к изменению движений как ОЦД, так и ЦД одной ноги. На рис.24

Табл. 7. Скорость изменения сагиттальной составляющей стабิโลграммы (мм/мин) для общего центра давления, центра давления правой и левой ноги при стоянии на опорах с разной степенью подвижности и с разной нагрузкой на ноги. Представлено среднее значение по группе и стандартная ошибка среднего.

	Общий центр давления			Результат дисперсионного анализа и post-hoc теста
	Обе ноги на неподвижной опоре (усл1)	Левая нога на подвижной опоре (усл2)	Правая нога на подвижной опоре (усл3)	
Симметричная нагрузка на ноги	221±22	390±37	442±29	F(2,18)=31.35, p<0.001, усл1<усл2; усл1<усл3
Нагрузка на правую ногу	277±21	343±37	538±50	F(2,18)=16.66, p<0.001, усл1<усл3; усл2<усл3
Нагрузка на левую ногу	253±24	472±56	393±22	F(2,18)=16.31, p<0.001, усл1<усл2; усл1<усл3
	Центр давления правой ноги			
Симметричная нагрузка на ноги	248±20	679±68	105±12	F(2,18)=58.93, p<0.001, усл1<усл2; усл1>усл3; усл2>усл3
Нагрузка на правую ногу	313±28	439±57	149±23	F(2,18)=20.25, p<0.001, усл1<усл2; усл1>усл3; усл2>усл3
Нагрузка на левую ногу	232±14	1231±150	108±10	F(2,14)=37.92, p<0.001, усл1<усл2; усл2>усл3
	Центр давления левой ноги			
Симметричная нагрузка на ноги	217±27	83±9	809±62	F(2,16)=148.57, p<0.001, усл1>усл2; усл1<усл3; усл2<усл3
Нагрузка на правую ногу	240±23	133±17	1414±174	F(2,16)=49.46, p<0.001, усл1<усл3; усл2<усл3
Нагрузка на левую ногу	273±33	114±15	524±45	F(2,16)=80.15, p<0.001, усл1>усл2; усл1<усл3; усл2<усл3

показаны движения ОЦД и ЦД правой и левой ноги около среднего

положения во время стояния с одинаковой нагрузкой на ноги, когда обе ноги расположены на неподвижной опоре (Рис. 24, А), при стоянии с подвижной опорой под левой (Рис. 24, Б) и под правой ногой (Рис. 24, В). Можно видеть, что если одна нога располагалась на подвижной опоре, то увеличивалось движение ОЦД. Дисперсионный анализ (с фактором – условия стояния – обе ноги на неподвижной опоре, правая или левая нога на подвижной опоре) показал, что при симметричной нагрузке на ноги в разных условиях стояния скорость движения ОЦД в сагиттальном направлении изменялась. (Табл. 7).

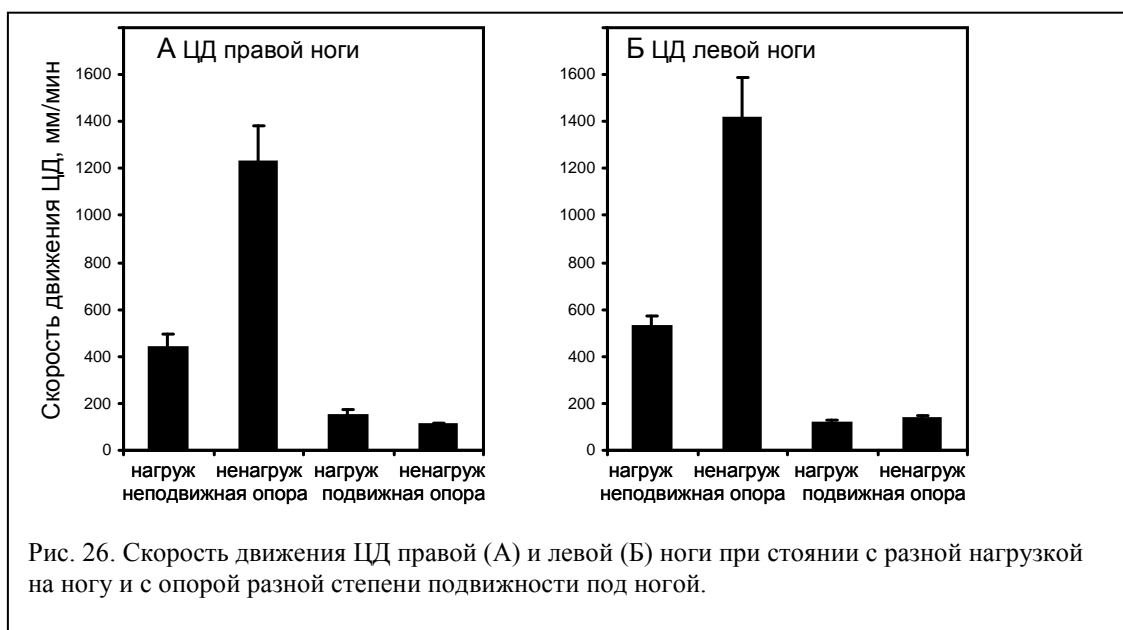


Дополнительный post-hoc Тьюки тест показал, что скорость движения ОЦД в условиях, когда обе ноги располагались на неподвижной опоре, была меньше, чем в условиях, когда одна нога располагалась на подвижной опоре. Дисперсионный анализ ЦД левой и правой ноги показал, что при одинаковой нагрузке на ноги увеличивалась скорость движения ЦД ноги, расположенной на неподвижной опоре, а расположенной на подвижной опоре уменьшалось (Табл. 7).

При стоянии с нагрузкой на одну ногу движение ОЦД также зависело от условий стояния. Это подтвердил дисперсионный анализ с фактором –

условия стояния: обе ноги на неподвижной опоре, правая или левая нога на подвижной опоре (Табл. 7). Post-hoc тест показал, что после переноса тяжести на правую ногу при неподвижной опоре под левой движение ОЦД было больше, чем при неподвижной опоре под правой ногой, или в условиях, когда обе ноги были на неподвижной опоре. При опоре на левую ногу при неподвижной опоре под ногами движение ОЦД было меньше, чем в условиях, когда подвижная опора была под левой или под правой ногой (Табл.7).

Движение ЦД одной ноги зависело не только от подвижности опоры под ногой, но от нагрузки на ногу, расположенную на подвижной опоре (Рис. 25, Табл.7). В условиях, когда неподвижная опора располагалась под правой ногой, движение ЦД правой ноги при ее нагрузке было меньше, чем при стоянии с нагруженной левой ногой. При этом движение ЦД левой ноги при



нагрузке левой или правой ноги было небольшим (Рис. 25, А, Табл.7). При стоянии, когда неподвижная опора была под левой ногой, движение ЦД левой ноги при нагруженной левой ноге было меньше, чем при разгруженной (Рис. 25, Б, Табл.7).

Дисперсионный анализ с факторами, отражающим нагрузку на ногу и

устойчивость опоры под ногой (первый - подвижная и неподвижная опора, второй - нагруженная и ненагруженная нога) показал, что движение ЦД одной ноги различается в разных условиях как для правой (Рис. 26, А, $F(1, 8)=30.58$, $p<0.001$), так и для левой ноги (Рис. 26, Б, $F(1, 8)=23.15$, $p<0.002$). Post-hoc анализ показал, что как для левой, так и для правой ноги 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 (post-hoc тест, $p<0.05$, рис. 26). Движение ЦД правой ноги, расположенной на неподвижной опоре, когда она была нагружена, было больше, чем в условиях, когда она располагалась на подвижной опоре (post-hoc тест, $p<0.05$, рис. 26, А). Движение ЦД левой нагруженной ноги на неподвижной опоре было больше, чем движение ЦД левой нагруженной ноги на подвижной опоре (post-hoc тест, $p<0.05$, рис. 26, Б), но достоверно не отличалось от движения ЦД левой разгруженной ноги на подвижной опоре (post-hoc тест, $p>0.05$).

Результаты проведенных экспериментов показали, что при наличии подвижной опоры под одной ногой у стоящего человека, движение ОЦТ в сагиттальном направлении при стоянии увеличивалось. Увеличение движения ОЦД происходило как при симметричной нагрузке на ноги, так и при стоянии с нагрузкой на одну ногу.

При этом наличие подвижной опоры под одной ногой приводила к изменению механических особенностей стояния. Например, после переноса тяжести на ногу, находящуюся на подвижной опоре, доля веса тела, переносимая на ногу, была меньше, чем в случае, когда нагружалась нога на неподвижной опоре. При стоянии на неподвижных опорах перенос тяжести на одну ногу сопровождался смещением среднего положения ЦД разгруженной ноги вперед, создавая статический момент силы для большей устойчивости тела в сагиттальном направлении. Если разгруженная нога находилась на подвижной опоре, то такого смещения ЦД не наблюдалось.

При стоянии на опорах разной подвижности восстановление

равновесия происходило в основном посредством усилия, создаваемого ногой на неподвижной опоре. Ранее было показано, что при стоянии на неподвижных опорах перенос тяжести на одну ногу приводил к тому, что поддержание равновесия осуществляется ногой, на которую была перенесена нагрузка (глава 2.1). В наших экспериментах после переноса тяжести на ногу, расположенную на подвижной опоре, равновесие тем не менее поддерживалось ногой, расположенной на неподвижной опоре. На это указывает то, что движение ЦД разгруженной ноги на неподвижной опоре было больше даже при стоянии с нагрузкой на ногу, находящуюся на подвижной опоре. Таким образом, коррекция положения ОЦТ осуществлялась за счет перемещения ЦД ноги, расположенной на неподвижной опоре, а ЦД ноги на подвижной опоре двигался мало, т.е. восстановление равновесия происходило за счет мышц голеностопного сустава ноги, находящейся на неподвижной опоре, независимо от нагрузки на ногу.

Вероятно, для поддержания равновесия более существенным оказывается не усилие, развиваемое ногой, а надежность афферентной информации о смещении центра тяжести. Следует заметить, что при стоянии на подвижной опоре изменение угла в голеностопном суставе может происходить как из-за изменения положения тела, так и вследствие изменения наклона подвижной опоры. Для определения действительного отклонения от равновесия на подвижной платформе дополнительно к афферентным сигналам от ног необходима обработка сенсомоторной информации из большего числа разных источников, что приводит к увеличению возбудимости моторной коры при стоянии на подвижной неустойчивой опоре. Вероятно, поддержание равновесия вертикальной позы при стоянии с одной ногой на подвижной опоре осуществляется ногой на неподвижной опоре, потому что рецепторы этой ноги дают более надежную информацию о смещении ОЦД.

Заключение.

Когда обе ноги были расположены на неподвижных опорах, поддержание вертикальной позы происходило за счет управления ЦД обеих ног. При переносе тяжести на одну ногу поддержание позы осуществляется в основном за счет управления положением 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. Корковые влияния на активность мышц ног 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, что изучить корковые влияния во время сохранения равновесия при поддержании вертикальной позы на неустойчивой опоре.

Материалы и методы. Результаты были получены в экспериментах на 9 здоровых обследуемых (8 мужчин и 1 женщина) в возрасте 25-52 лет, ознакомленных с методами исследования и давших согласие на их применение. Схематическое изображение экспериментальной установки представлено на Рис.27. Исследования проводили при двух условиях: обследуемые стояли с закрытыми глазами 1) на твердом полу и 2) на неустойчивой опоре, которая имела подвижность в сагиттальном направлении. В качестве неустойчивой опоры использовали опору в виде пресс-папье (основание которой имело цилиндрическую поверхность) высотой 20 см и радиусом основания 32 см. Таким образом, подвижная платформа могла совершать вращательно-поступательные движения. Обследуемые стояли так, что центр стоп совпадал с серединой платформы. В этом случае удобная поза приблизительно соответствовала горизонтальному положению платформы. Расстояния между стопами были одинаковыми (12 см) при обоих условиях эксперимента. Носки были слегка разведены в стороны (30 град).

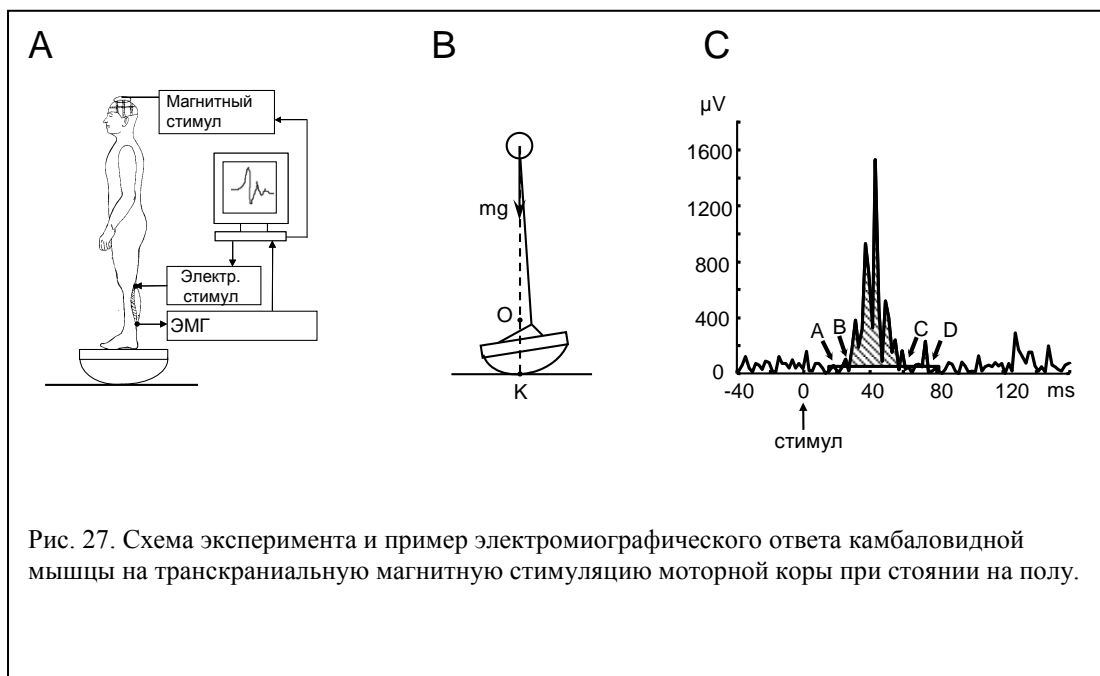
Для вызова ТМ стимулов использовали магнитный стимулятор “Mags” фирмы “Schwarzer” (Германия), генерирующий одиночный кратковременный

магнитный импульс длительностью - 200 мкс и максимальной напряженностью магнитного поля в импульсе - 2.1 Тл. Электромагнитный импульс подавали через кольцевую катушку (внутренний диаметр кольца - 9см, внешний-12.1см). Интенсивность стимула измерялась в % от максимального выходного импульса стимулятора. В наших экспериментах величину стимула (приблизительно 75% от максимально возможного) подбирали так, чтобы при стимуляции можно было видеть небольшие нарушения равновесия при стоянии на твердом полу. Иногда при стимуляции наблюдались движения рук. Магнитная катушка располагалась над центральной частью темени обследуемого на 4 см впереди от вертекса, симметрично во фронтальной плоскости. Таким образом, ТМС проводилась в пределах коркового представительства исследуемых мышц. Магнитная катушка была закреплена на голове обследуемого с помощью специального шлема, и ее положение не изменялось в течение эксперимента. Это позволило получить устойчивые и воспроизводимые ответы.

С помощью поверхностных электродов регистрировали электромиографическую активность (ЭМГ) следующих мышц: прямой мышцы бедра (RF), двуглавой мышцы бедра (BF), камбаловидной мышцы (SOL), передней большеберцовой мышцы (TA). Длительность каждой пробы составляла 5 секунд. Магнитный стимул наносился через 1 секунду после начала пробы. На каждом обследуемом было проведено по 10 проб для каждого условия стояния.

Сигналы оцифровывали и вводили в компьютер для последующей обработки. Частота оцифровки составляла 1000 Гц для ЭМГ и 20Гц для стабิโลграмм. ЭМГ фильтровали, убирая частоты ниже 75 Гц, затем выпрямляли. При необходимости производили усреднение, синхронизируя с наносимым стимулом. Латентный период ВМО оценивали по первому отклонению усредненной ЭМГ, превышающей флуктуации фоновой активности ЭМГ (точка В на рис.27, Б). Такая оценка латентного периода давала заниженное значение времени активации мышцы. Величину ВМО на

ТМС высчитывали в некотором диапазоне после стимула. Данный интервал выбирали так, чтобы он включал все первые ЭМГ ответы исследуемых мышц без вытормаживания (в большинстве случаев) и вторичных ответов.



Фоновый уровень ЭМГ определяли, усредняя сигнал до нанесения стимула (в течение 1 секунды). За величину ВМО брали интеграл по выбранному интервалу от разницы между ЭМГ и фоновым уровнем (рис. 27, Б). Такой способ оценки был выбран из-за сложной формы ВМО, а также потому, что при этом изменение временного интервала интегрирования не влияло на величину ВМО. Видно, что интеграл, взятый по интервалу AD, практически не отличался от интеграла, взятого по интервалу BC, т.к. уровень ЭМГ на участках AB и CD практически совпадал с фоновой активностью и поэтому не вносил вклад в вычисляемую величину ответа, так как ЭМГ выше среднего уровня давала положительный вклад в величину ответа, а ЭМГ ниже среднего уровня - отрицательный. Однако следует заметить, что в данный временной интервал иногда все же попадал период вытормаживания ЭМГ - активности, наблюдаемый после первого отклика, что, возможно, занижало получаемый ВМО.

Сравнение ВМО в разных условиях производили с помощью дисперсионного анализа или t-теста. Статистическая значимость для всех типов анализа была установлена на уровне 0.05.

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 в пробах с приблизительно одинаковым уровнем фоновой активности на неподвижной и подвижной опоре, и проводили сравнение всех ВМО нормированных на величину фоновой активности до стимула в каждой пробе.

Результаты. При переходе от стояния на твердом полу к стоянию на подвижной опоре, у большинства обследуемых фоновая активность исследуемых мышц не изменялась. Статистическое сравнение фоновой ЭМГ активности камбаловидной мышцы по всем обследуемым показало, что изменение ЭМГ не является достоверным. ($F(1,8)=2,12$; $p=0,18$). Похожая картина изменения наблюдалась в других мышцах. Увеличение фоновой активности чаще наблюдалось в мышцах RF и TA, но и для этих мышц статистический анализ показал, что это увеличение не было достоверным. ($F(1,8)=5,16$; $p=0,052$; $F(1,8)=1,92$; $p=0,20$; $F(1,8)=0,20$; $p=0,67$ для мышц TA, BF и RF соответственно).

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 обследуемых (рис. 28). Первое отклонение стабิโลграммы возникало примерно около 150 мс после стимула. Таким образом, ВМО появлялся до нарушения равновесия, вызванного ТМС.

ТМС вызывала большие ответы при стоянии на подвижной опоре. Величина абсолютного ВМО в SOL на ТМС при стоянии на подвижной

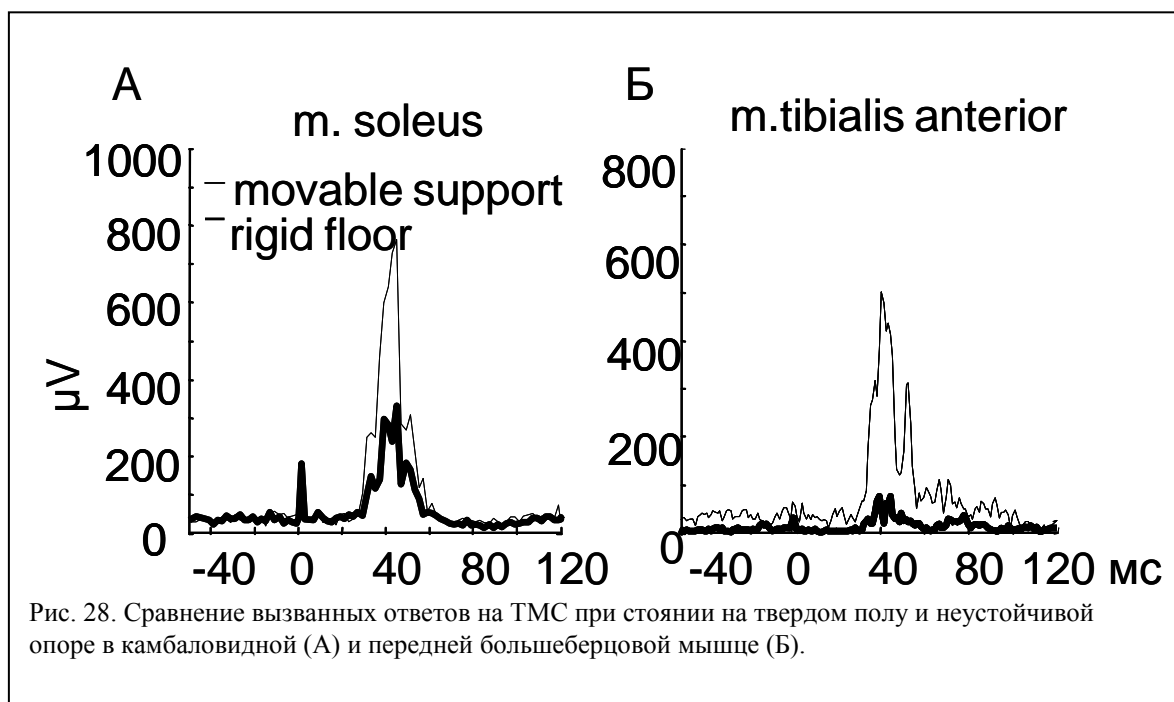


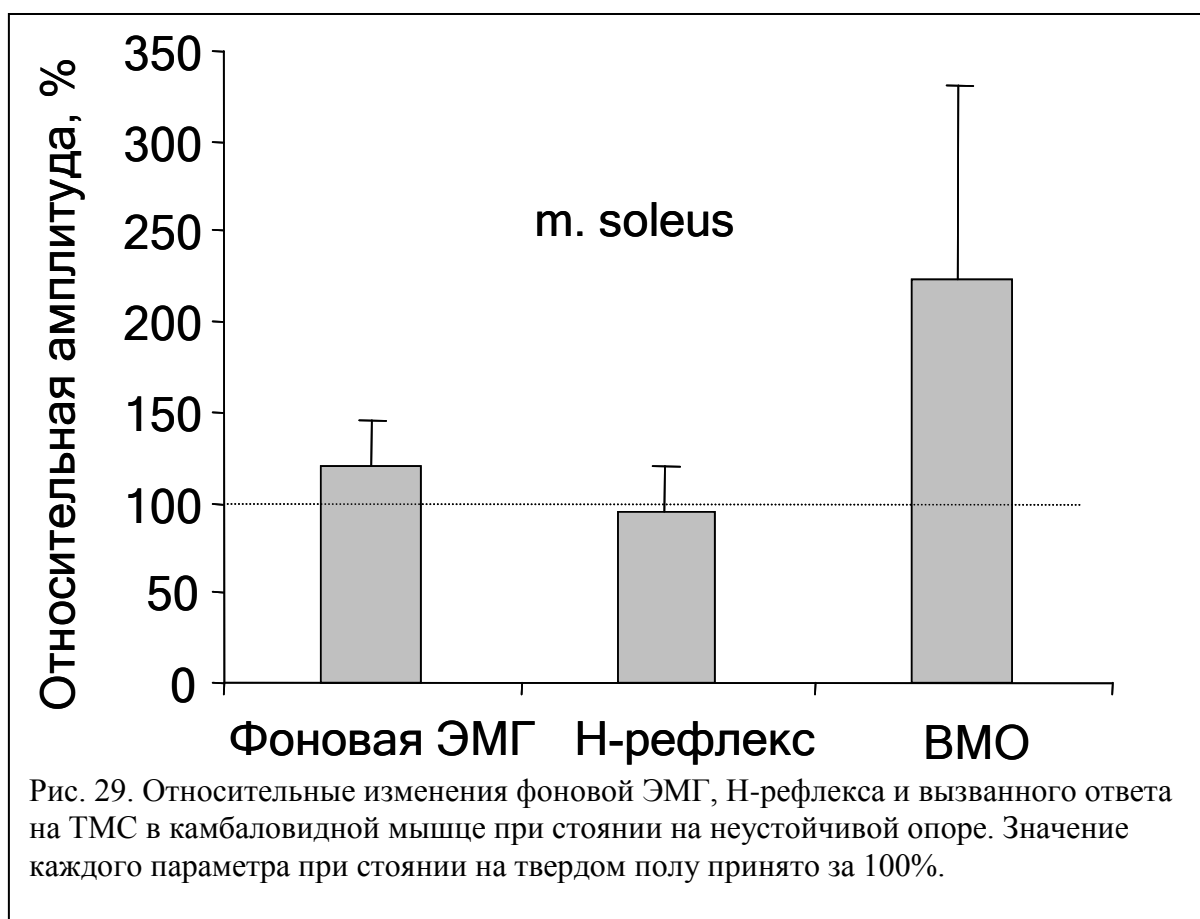
Рис. 28. Сравнение вызванных ответов на ТМС при стоянии на твердом полу и неустойчивой опоре в камбаловидной (А) и передней большеберцовой мышце (Б).

опоре статистически значимо увеличивалась в 2.2 ± 1.1 раза по сравнению с ответом на твердой опоре (t-тест, $t(9)=3.59$, $p<0.003$, рис. 28). Сравнение ВМО в камбаловидной мышце по пробам с приблизительно одинаковым уровнем активности ЭМГ до стимула при стоянии на подвижной опоре и твердой опоре выявило отчетливое увеличение в 2.0 ± 1.0 раза ответов на подвижной опоре (t-тест, $t(9)=3.24$, $p<0.006$). 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 (t-тест, $t(9)=2.78$, $p=0.01$).

ВМО в передней большеберцовой мышце при стоянии на подвижной платформе была больше 3.3 ± 2.3 раза, чем при стоянии на неподвижной опоре (t-тест, $p<0,01$). При стоянии на неустойчивой опоре ВМО в прямой мышце бедра возрастал в среднем в 2.0 раза ($p<0,03$), в двуглавой мышце бедра – в 2.4 раза ($p<0,05$), по сравнению со стоянием на твердом полу.

Для изучения вопроса о том, имеет ли неустойчивость позы специфическое или неспецифическое влияние на ВМО в мышцах, принимающих непосредственное участие в позном контроле, в дополнительном эксперименте исследовали ВМО в приводящей мышце большого пальца руки при ТМС области представительства этой мышцы в моторной коре. ВМО в приводящей мышце большого пальца возникали с латентностью 22 ± 2 мс. При стоянии на подвижной опоре уменьшение ВМО по сравнению со стоянием на неподвижной опоре не было статистически значимым ($-6 \pm 18\%$). Таким образом, ВМО в приводящей мышце большого пальца руки не зависел от степени неустойчивости вертикальной позы. 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 одном дополнительном



эксперименте исследовали изменение возбудимости мотонейронов, для чего регистрировали амплитуду Н-ответов при стоянии на подвижной опоре и на неподвижной опоре. Проведенный анализ показал, что амплитуда Н-ответа при стоянии на подвижной опоре и на неподвижной опоре не изменилась, и даже имела статистически незначимую тенденцию к уменьшению в условиях неустойчивой позы (на $6 \pm 28\%$).

Таким образом, ВМО при ТМС на неустойчивой опоре увеличился в большей степени, чем фоновая активность в мышце и Н-рефлекс (рис. 29). Поскольку фоновая активность и величина Н-рефлекса отражают уровень возбудимости мотонейронов, можно предположить, что увеличение ВМО постуральных мышц на неустойчивой опоре связано с усилением роли супраспинальных структур в управлении вертикальной позой в усложненных условиях. По-видимому, позный контроль на неустойчивой опоре представляет собой более сложную задачу и поэтому требует вовлечения высокоуровневых супраспинальных структур в процесс сенсомоторной интеграции для поддержания равновесия.

Участие моторной коры в управление позной активностью может проявиться или усилиться не только в усложненных условиях, но и в ситуациях, когда необходима координация позных настроек и произвольного движения.

При произвольном движении какой-нибудь части тела возникают силы, которые вызывают возмущение равновесия. Поэтому для уменьшения возмущающих воздействий произвольному движению предшествует изменение активности мышц, участвующих в поддержании позы и приводящих к демпфированию колебаний, сохранению устойчивости тела во время движения и стабилизации тела в новом положении. Можно предположить, что участие моторной коры может проявиться не только в выполнении произвольного движения, но и в регуляции позных настроек перед движением.

4. Координация позы и движения у стоящего человека

Любое произвольное движение, совершаемое человеком в вертикальной позе, сопровождается изменением активности не только мышц, непосредственно выполняющих это движение, но и большим числом постуральных мышц ног и туловища, т.е. участвующих в поддержании позы. Это необходимо по нескольким причинам – демпфирование колебаний тела во время движения, стабилизация тела в новом положении, сохранение устойчивости, т.е. удержание проекции общего центра масс тела в зоне сравнительно небольшого опорного контура. 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.

4.1. 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 постуральных мышц 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 выполняли 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. Такой выбор был сделан из следующих соображений. С одной стороны подъем руки не приводил к очень большим перемещениям общего центра масс и позволял создать довольно стандартные условия выполнения движения, а с другой стороны такое движение выполняется дельтовидной мышцей, не участвующей в поддержании вертикальной позы.

Материалы и методы. В обследованиях принимали участие 7 практически здоровых мужчин в возрасте 22-59 лет (шесть правшей и один левша).

Обследуемых просили стоять в удобной вертикальной позе и по звуковому сигналу (предваряемой за 1-3 сек до этого вербальной командой «внимание») по возможности быстрее начать поднимать доминантную руку с максимальной скоростью. Примерно на горизонтальном уровне на стене напротив вытянутой руки прикреплялась мишень. Обследуемый получал инструкцию исходно стараться как можно точнее указать рукой на мишень, однако после начала движения не вносить никакой коррекции, даже в случае существенных ошибок. Это было сделано для того, чтобы по возможности избежать слияния предпрограммируемых и корректирующих изменений мышечной активности. В руке обследуемый 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:

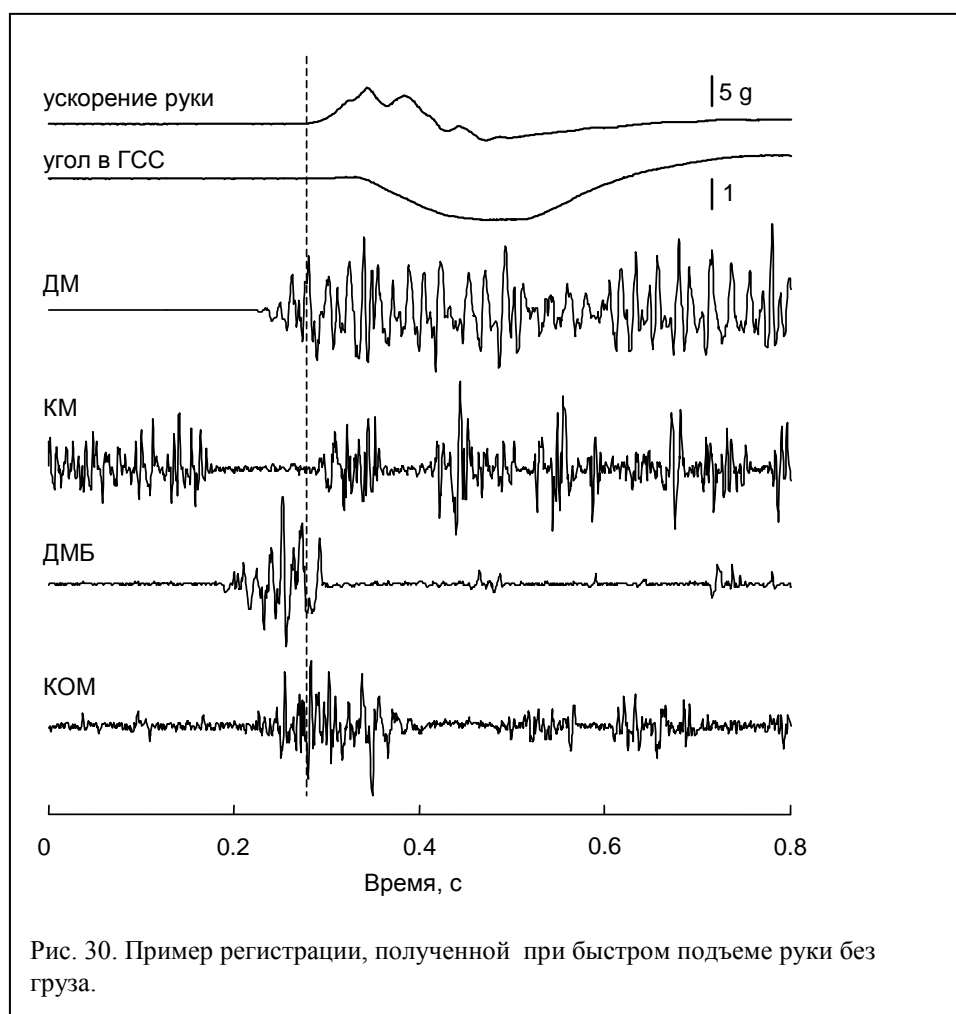
Вариант 1 - Исходно обследуемый держал коробку с грузом на весу в опущенной вдоль тела руке;

Вариант 2 - Коробка с грузом при том же положении руки находилась на подставке, и обследуемый 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.

Обследование состояло из 4 серий, разделенных паузами, во время которых обследуемый отдыхал сидя на стуле. Каждая серия состояла из трех блоков, по одному на каждый вариант эксперимента. Последовательность блоков в серии варьировалась, так же как последовательность предъявляемых грузов внутри каждого из блоков. Всего для каждого варианта эксперимента и каждой массы коробки выполнялось по 10 проб.



Дополнительно в начале первой и конце последней серии выполнялось по 5 проб без груза в руке для последующего нормирования ЭМГ и возможности группового усреднения.

Регистрировали тангенциальное ускорение перемещения руки в сагиттальной плоскости с помощью акселерометра, установленного на

запястье на специальном браслете, и изменения угла в голеностопном суставе (ГСС) ипсилатеральной ноги с помощью потенциометрического датчика. Как известно, подъем руки сопровождается изменением активности большинства мышц ног, туловища (Беленький и др., 1967) и даже шеи (Gurfinkel et al., 1988). Мы выбрали для анализа кроме ЭМГ дельтовидной мышцы (ДМ) руки, выполняющей заданное движение, ЭМГ камбаловидной мышцы (КМ), длинной головки двуглавой мышцы бедра (ДМБ) ипсилатеральной ноги и ипсилатеральной крестцово-остистой мышцы (КОМ). Такой выбор был основан на анализе регистраций в экспериментах различного набора из большого числа мышц голени, бедра и туловища у разных обследуемых. В связи с этим не все из отобранных для анализа мышц были зарегистрированы у всех обследуемых: ДМБ у всех 7, ДМ и КОМ у 6 и КМ у 3 обследуемых. Изменения в ЭМГ выбранных мышц были ярко выражены и начинались до начала движения. Кроме того, они носили стабильный характер и в меньшей степени, чем сходные изменения в других мышцах, зависели от индивидуальных особенностей обследуемых. Регистрация всех аналоговых сигналов осуществлялась на компьютере через АЦП с частотой оцифровывания 2 кГц.

На рис. 30 представлен пример фрагмента типичной регистрации при подъеме руки без груза. Ноль на оси времени соответствует моменту подачи звукового сигнала к началу движения. При обработке за нулевой момент времени принимался момент начала движения руки в каждой пробе (на рисунке показан вертикальной пунктирной линией) и все времена высчитывались относительно этого момента времени. Анализировались следующие параметры:

- время от звукового сигнала до начала движения руки, определяемого по регистрации акселерометра;
- максимальная амплитуда ускорения руки вверх;
- время начала изменения угла в ГСС;

- время до максимального значения первого изменения угла в ГСС;
- максимальное значение первого изменения угла в ГСС;
- время упреждения, длительность и мощность вспышки электрической активности ДМ;
- время упреждения и длительность вытормаживания электрической активности КМ ипсилатеральной ноги;
- время упреждения, длительность и мощность вспышки электрической активности ДМБ ипсилатеральной ноги;
- время упреждения, длительность и мощность вспышки электрической активности ипсилатеральной КОМ;

Мощность вспышек ЭМГ вычислялась как произведение суммы абсолютных значений отсчетов за соответствующий период времени на период дискретизации. Для получения возможности группового усреднения ЭМГ, мощности нормировались по отношению к мощности соответствующей мышцы при подъеме обследуемым руки без груза, которая принималась за единицу.

Для минимизации вариативности исходной позы и фоновых величин ЭМГ перед началом каждой пробы по стрелочному прибору контролировалась и выставлялась в одно и тоже положение величина угла в ГСС.

Полученные результаты тестировались методом двухфакторного анализа ANOVA (3 варианта эксперимента и 3 значения массы груза). Уровень статистической значимости был установлен 0.05.

Результаты. Рассмотрим сначала время задержки между началом движения руки, определяемым по акселерометру, и подачей звукового сигнала. Ни для одного из вариантов эксперимента не обнаружено зависимости этого времени от поднимаемого груза ($F(2, 12)=0.48, p>0.63$). Но при разных вариантах подъема среднее время начала движения было разным

– подъем руки с грузом, удерживаемом на весу, начинался в среднем через 251 ± 7 мс, при подъеме руки с подставки с неизвестным грузом оно увеличивалось до 270 ± 9 мс и до 267 ± 7 мс при вербальной информации о величине груза ($F(2, 12)=9.78$, $p<0.05$). Post-hoc анализ подтвердил, что

Таблица 8

Зависимость максимальной величины ускорения \pm среднее квадратичное отклонение от величины груза при различных вариантах эксперимента

Величина груза (кг)	0.5	1.0	1.5
Вариант 1	2.9 ± 0.5	2.4 ± 0.6	2.1 ± 0.5
Вариант 2	2.9 ± 0.7	2.3 ± 0.8	2.1 ± 0.7
Вариант 3	3.1 ± 0.6	2.4 ± 0.5	2.0 ± 0.6

времена начала движения в вариантах 2 и 3 не отличались, но отличались от времени при подъеме руки с грузом, удерживаемом на весу (Tukey тест, $p<0.05$). Это сравнительно небольшое отличие (меньше 10 мс), по-видимому, определяется спецификой подъема коробки с грузом с подставки.

Средняя амплитуда ускорения для разных обследуемых в разных вариантах эксперимента и при разных массах груза менялась в диапазоне 2.0–3.7 g. В табл. 8 представлены средние значения ускорений для различных вариантов экспериментов и величин грузов в руке. Как видно из таблицы, максимальная величина ускорения уменьшалась с увеличением груза ($F(2, 12)=68.26$, $p<0.05$) по закону близкому к линейному ($r= -0.996, -0.969, -0.969$, для вариантов 1, 2, 3, соответственно) и не зависела от условий проведения эксперимента ($F(2, 12)=0.64$, $p>0.54$).

Таким образом, используемая методика позволила достичь требований по созданию стабильных параметров подъема руки с различной скоростью, практически не зависящей от условий проведения эксперимента.

Движение руки осуществлялось за счет активности ДМ, которая возникала в среднем за 29.8 ± 1.3 мс до начала движения при первом, за 26.8 ± 0.6 мс при втором и 27.0 ± 2.3 мс при третьем варианте эксперимента. Величина латентного периода не зависела от условий проведения эксперимента ($F(2, 10)=0.37$, $p>0.70$), и ни при одном из вариантов эксперимента не зависела от величины поднимаемого груза ($F(2, 10)=1.08$, $p>0.38$).

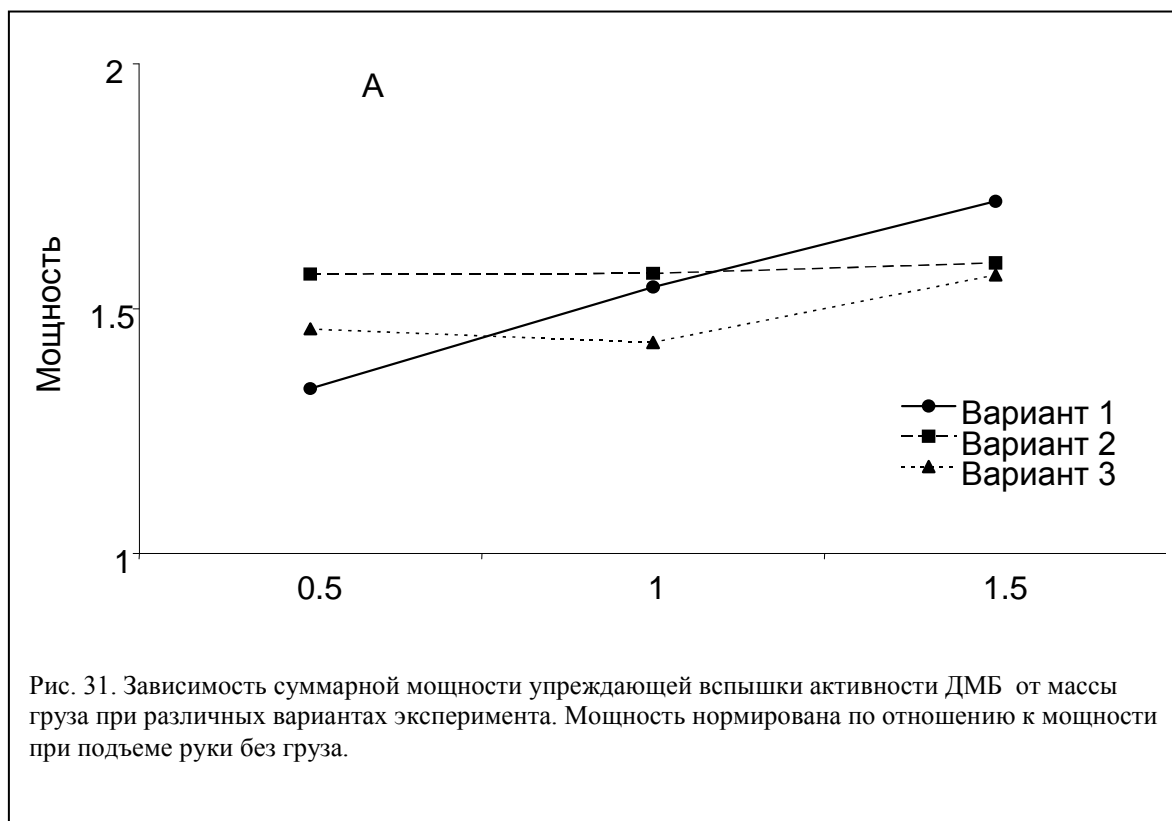
Длительность и суммарная мощность вспышки ДМ, нормированная по подъему руки без груза, не зависели от варианта эксперимента ($F(2, 10)=1.56$, $p>0.26$) и ($F(2, 10)=0.39$, $p>0.68$), соответственно. В каждом варианте эксперимента длительность и мощность вспышки дельтовидной мышцы возрастали с массой груза (($F(2, 10)=83.33$, $p<0.0001$) и ($F(2, 10)=85.22$, $p<0.0001$), соответственно) и эта зависимость носила практически линейный характер ($r = 0.996, 0.998, 0.999$, для вариантов 1, 2 и 3, соответственно). Интересным оказался дополнительный анализ развития электрической активности ДМ во времени. До момента начала движения руки мощность ЭМГ вспышки не зависела от условий проведения эксперимента ($F(2, 8)=1.60$, $p>0.26$) и величины груза ($F(2, 8)=0.59$, $p>0.57$). Несколько неожиданным на первый взгляд представляется то, что и при анализе мощности вспышки ДМ до максимума развиваемого ускорения, мы не получили зависимости ни от величины груза ($F(2, 8)=3.00$, $p>0.10$), ни от условий проведения эксперимента ($F(2, 8)=1.87$, $p>0.21$). Однако, если вспомнить, что перед обследуемыми была поставлена задача поднимать руку с максимальной скоростью, то эти результаты позволяют с достаточной степенью уверенности предположить, что ЦНС включает близкие к максимальным возможности ДМ и регулирование происходит в основном за счет длительности активации этой мышцы. Это подтверждается результатами специальных исследований, сделанных для двух обследуемых, которых просили развивать максимально возможное произвольное усилие ДМ опущенной рукой, упираясь в неподвижный объект. У этих обследуемых

величина средней активности в единицу времени была максимум на 10% выше, чем при подъеме руки без груза.

Быстрый подъем руки вызывал сначала отклонение тела назад, определяемое по подошвенному сгибанию угла в ГСС, с последующим возвращением примерно в исходное положение (рис. 30). Такой результат хорошо согласуется с данными других авторов (Беленький и др., 1967, Bouisset et al., 2000). Так как нас интересует только начальный период движения, рассмотрим более подробно это первое отклонение назад. Начало изменения угла происходило уже после начала движения руки и запаздывало на 56.1 ± 3.6 мс при первом, 41.5 ± 0.8 мс при втором и 40.1 ± 0.2 мс при третьем варианте эксперимента. При подъеме груза, удерживаемого в руке, запаздывание было большим по сравнению с обоими вариантами подъема груза с подставки ($F(2, 10) = 9.72$, $p < 0.005$), которые не отличались между собой (Tukey тест, $p > 0.05$). Среднее время достижения максимального отклонения составляло 144 ± 2 мс, 140 ± 7 мс и 149 ± 7 мс для 1, 2 и 3 вариантов эксперимента соответственно, т.е. не зависело от условий проведения эксперимента ($F(2, 10) = 1.46$, $p > 0.27$). Также ни для одного из вариантов эксперимента оно не зависело и от массы поднимаемого груза ($F(2, 10) = 1.46$, $p > 0.27$). Средняя амплитуда максимального подошвенного сгибания составляла 2.8 ± 0.1 град, 2.5 ± 0.1 град и 2.6 ± 0.1 град, для 1, 2 и 3 вариантов эксперимента и не зависела ни от условий проведения эксперимента ($F(2, 10) = 0.31$, $p > 0.73$), ни от массы груза ($F(2, 10) = 2.72$, $p > 0.11$).

Тот факт, что первые заметные изменения угла в ГСС появляются значительно позже начала движения руки, говорит о хорошо скоординированных упреждающих изменениях позной активности мышц, что подтверждается и кинезиграфическими регистрациями при подъеме руки, приведенными в работе (Benvenuti et al., 1997). Наши результаты показывают также, что такая стандартная биомеханическая картина обеспечивалась уже на первом этапе выполнения движения, даже несмотря на существенную разницу в условиях проведения эксперимента.

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. 30). Оно начиналось в среднем за 100.0 ± 3.8 мс до движения руки при первом, 105.4 ± 6.5 мс при втором и 99.4 ± 5.3 при третьем вариантах эксперимента. Это упреждение не зависело от варианта проведения эксперимента ($F(2, 4)=0.19, p>0.83$) и не зависело от массы поднимаемого груза ($F(2, 4)=0.93, p>0.46$). Длительность этого вытормаживания в среднем составляла 145.9 ± 1.8 мс, 136.9 ± 9.3 и 133.9 ± 2.8 для трех вариантов эксперимента соответственно. Она не зависела ни от условий проведения эксперимента ($F(2, 4)=0.97, p>0.45$), ни от массы груза ($F(2, 4)=1.99, p>0.25$). Эти результаты, по-видимому, свидетельствуют о том, что вытормаживание КМ является достаточно жесткой компонентой программы движения, которая не зависит от наличия предварительной информации о параметрах выполняемого движения, в нашем случае это

масса поднимаемого груза.

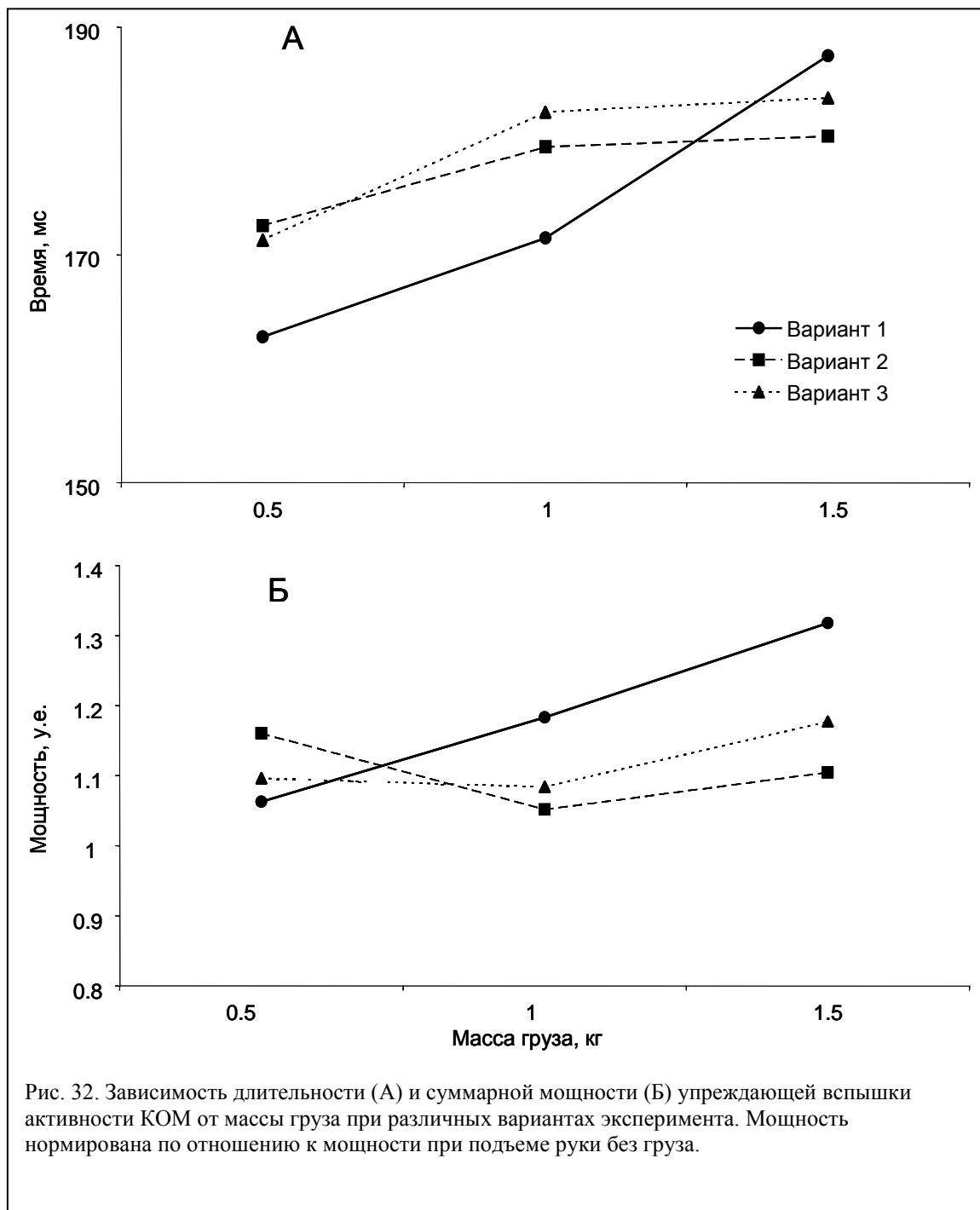
Вспышка электрической активности ДМБ начиналась в среднем за 68.7 ± 4.2 мс до начала движения руки с грузом, удерживаемом на весу, за 69.6 ± 2.1 мс при подъеме неизвестного груза с подставки и за 69.1 ± 2.2 мс при подъеме известного груза с подставки. Таким образом, время упреждения не зависело от условий проведения эксперимента ($F(2, 12)=0.06$, $p>0.94$). Также оно не зависело и от величины поднимаемого груза ($F(2, 12)=2.43$, $p>0.13$). Средняя длительность вспышки ЭМГ ДМБ составляла при подъеме руки с грузом, удерживаемом на весу, 172 ± 8 мс, при подъеме неизвестного груза с подставки – 163 ± 3 мс и при подъеме известного груза с подставки – 162 ± 5 мс. Таким образом, средняя длительность вспышки при подъеме груза с подставки отличалась от средней длительности вспышки при подъеме груза, удерживаемого в руке, ($F(2, 12)=3.89$, $p<0.05$). Это отличие определялось тем, что при подъеме груза массой 1 и 1.5 кг в первом варианте эксперимента длительность вспышки была несколько больше (примерно на 10 мс), чем при подъеме груза с подставки в вариантах 2, 3 (Tukey тест, $p<0.05$). Длительность вспышек при подъеме с подставки не различалась (Tukey тест, $p>0.05$). При этом ни для одного из вариантов эксперимента длительность вспышки не зависела от величины поднимаемого груза ($F(2, 12)=3.02$, $p>0.08$). Средняя мощность вспышки ЭМГ ДМБ при подъеме руки с грузом, нормированная по отношению к подъему руки без груза, составляла 1.53 ± 0.19 , при подъеме неизвестного груза с подставки – 1.58 ± 0.01 и при вербальной информации о величине груза – 1.49 ± 0.07 . Эти величины были статистически неразличимыми ($F(2, 12)=0.86$, $p>0.45$). На рис. 31 представлена зависимость мощности этой вспышки от величины поднимаемого груза для различных вариантов эксперимента. Видно, что ход кривых зависел от условий эксперимента ($F(4, 24)=5.19$, $p<0.005$). При подъеме руки с грузом, удерживаемом на весу, мощность вспышки линейно ($r=0.999$) нарастала с увеличением груза (Tukey тест, $p<0.05$). При обоих вариантах подъема груза с подставки мощность вспышки не зависела от

величины груза, и ход зависимостей статистически не отличался для этих двух вариантов (Tukey тест, $p > 0.05$).

Таким образом, в отличие от вытормаживания ЭМГ КМ, при планировании величины активности вспышки ДМБ учитывается предварительная информация о массе груза, т.е. параметрах движения. Основное регулирование происходило в большей степени за счет изменения амплитуды, чем длительности вспышки активности. При этом вербальной информации оказывалось недостаточно, и для учета параметров движения было необходимо наличие проприоцептивной информации.

Вспышка электрической активности КОМ начиналась в среднем за 16.5 ± 6.7 мс до начала движения руки с грузом, удерживаемом на весу, за 18.4 ± 0.6 мс при подъеме неизвестного груза с подставки и за 22.2 ± 2.0 мс при подъеме известного груза с подставки. Среднее время упреждения не зависело от условий проведения эксперимента ($F(2, 10) = 0.69$, $p > 0.52$) и массы груза ($F(2, 10) = 3.69$, $p > 0.06$). Средняя длительность вспышки ЭМГ КОМ не зависела от условий проведения эксперимента ($F(2, 10) = 0.51$, $p > 0.61$) и составляла 174 ± 13 мс для варианта 1, 177 ± 4 мс для варианта 2 и 179 ± 7 мс для варианта 3. При обоих вариантах подъема груза с подставки длительность не зависела от массы груза (Tukey тест, $p > 0.05$, рис. 32, А). При подъеме груза, удерживаемого на весу, длительность практически линейно ($r = 0.9860$) нарастала с увеличением массы груза (Tukey тест, $p < 0.05$): от 162 ± 12 мс для массы 0.5 кг до 187 ± 15 мс для массы 1.5 кг (рис. 32, А). Средняя мощность вспышки ЭМГ КОМ при подъеме руки с грузом, удерживаемом на весу, составляла 1.19 ± 0.13 , при подъеме неизвестного груза с подставки – 1.11 ± 0.05 и при вербальной информации о массе груза – 1.12 ± 0.05 . То есть эти величины были статистически не различимыми ($F(2, 10) = 0.73$, $p > 0.50$). На рис. 32, Б представлена зависимость мощности этой вспышки от массы поднимаемого груза для различных вариантов эксперимента. Видно, что изменение с весом происходило по-разному в разных вариантах подъема ($F(4, 20) = 4.93$, $p < 0.01$). При подъеме руки с грузом, удерживаемом на весу,

мощность вспышки возрастала при увеличении массы поднимаемого груза (Tukey тест, $p < 0.05$) и эта зависимость носила практически линейный характер ($r = 0.999$). При обоих вариантах подъема груза с подставки



мощность вспышки не зависела от величины груза, и ход зависимостей статистически не отличался для этих двух вариантов (Tukey тест, $p > 0.05$).

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 величина вспышки активности мышцы, так и ее длительность.

Полученные в наших экспериментах результаты показали, что ЦНС в программе выполнения произвольных движений учитывает параметры предстоящего движения, это происходит автоматически без осознанного контроля. Поэтому только вербальная информация о параметрах движения не приводила к изменениям в упреждающей активности мышц, необходимо было наличие проприоцептивной информации.

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

Одним из основных вопросов, занимающих исследователей произвольных движений человека, выполняемых при поддержании вертикальной позы, является вопрос организации взаимодействия двух систем – управления позой и управления движением. На основании большого количества экспериментальных работ были предложены две основные модели взаимодействия – параллельная и иерархическая (Massion, 1992). Основной подход к пониманию этого вопроса основан на использовании метода анализа взаимосвязи между упреждающими изменениями активности постуральных мышц, впервые описанными в работе (Беленький и др., 1967), и началом активации мышц, реализующих произвольное движение. Накопился достаточно значительный объем экспериментального материала, в котором исследуется влияние на эту взаимосвязь амплитуды движения, скорости подъема руки, наличия дополнительных масс, меняющих инерционные свойства руки, размера движения, влияние невесомости и т.д. В некоторых работах исследовалось влияние латентного периода начала движения, для этого использовались две различные инструкции обследуемому – начинать движение как можно раньше после появления стимула и начинать когда удобно (Lee, 1980, Bevenuti et al., 1997). Однако детальный анализ зависимости упреждающих позных компонент от времени задержки двигательного ответа не проводился. Нам представлялось, что такой анализ может помочь продвинуться в понимании взаимодействия систем регуляции позы и управления движениями, поэтому он и ставился в качестве основной задачи исследований.

Материалы и методы. В литературе при одних и тех же инструкциях обследуемым и одинаковых сигналах к движению авторы получали различные времена задержки начала движения. Минимальные, известные

нам времена составляли 130-140 мс при использовании звукового сигнала (Беленький и др., 1967) и 140-150 мс при использовании зрительного сигнала (De Wolf et al., 1998). Поэтому в предварительных экспериментах мы ставили задачу найти способ получения минимально возможных латентных периодов двигательного ответа с тем, чтобы в основном эксперименте по возможности детально проанализировать диапазон времен задержки, начиная с самых коротких.

Обследуемых просили стоять в удобной вертикальной позе с руками, опущенными вдоль тела, и по сигналу к движению (предваряемому за 1-3 сек до этого вербальной командой «внимание») они должны были по возможности быстрее начать поднимать правую руку с максимальной скоростью примерно до горизонтального уровня. После начала движения они не должны были вносить никаких коррекций, даже в случае существенных ошибок в конечном положении руки. Использовали три варианта модальности сигналов к движению – звуковой (кратковременный «бип»), зрительный (загорание красного светоизлучающего диода, расположенного на уровне глаз на расстоянии примерно 1 м от обследуемого) и одновременное появление обоих этих сигналов. Обследование было разделено на 3 серии, в каждой из которых предъявлялся только один из вариантов стимулов. Последовательность серий у разных обследуемых была различной.

Регистрировали тангенциальное ускорение перемещения руки в сагиттальной плоскости с помощью акселерометра, установленного на запястье руки на специальном браслете, и с помощью стабилोगрафа (СГ) положение и перемещение общего центра масс тела (ОЦМТ) в передне-заднем направлении. 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). Такой выбор был основан на том, что при подъеме руки

изменения в ЭМГ этих мышц были, как правило, ярко выражены, носили стабильный характер и в меньшей степени, чем сходные изменения в других мышцах, зависели от индивидуальных особенностей обследуемых. Регистрация всех аналоговых сигналов осуществлялась на компьютере через АЦП с частотой 2 кГц, начиналась за 0.5 с до подачи сигнала к движению и продолжалась 2 с.

При обработке полученных результатов анализируемый фрагмент регистрации выводился на экран монитора компьютера, и с помощью визира отмечались моменты начала соответствующих изменений электрической активности мышц, момент достижения максимума ускорения, исходное положение и момент первого максимума отклонения тела назад. Затем на основании этой ручной разметки вычислялись исследуемые параметры, и проводилось необходимое усреднение и статистический анализ методом ANOVA. Уровень статистической значимости был установлен 0.05.

В предварительном эксперименте принимали участие 5 практически здоровых праворуких мужчин, которые дали информированное согласие на участие в эксперименте и были вольны прекратить обследование в любой момент.

Часть регистрации с момента подачи сигнала (длительностью 0.5 с) сразу после завершения каждой пробы выводилась на экран монитора для контроля времени задержки (латентного периода – ЛП) двигательного ответа (по ЭМГ ДМ) и правильности выполнения движения. Проба считалась правильной, если ЛП не был короче 90 мс и не превышал 160 мс, кроме того, не должно было быть существенных изменений ЭМГ мышц в период более ранний чем за 200 мс до начала движения. Проба, отвечающая этим условиям, заносилась в память компьютера. В противном случае она повторялась. Для достижения максимально возможно короткого ЛП обследуемые словесно подстегивались и поощрялись выражениями типа: «ты можешь начинать раньше», «очень хорошо», «попробуй реагировать

быстрее» и тому подобными. В начале эксперимента давалась возможность провести несколько тренировочных проб с комментариями экспериментатора. В каждой серии регистрировали 15 успешных проб (для этого требовалось провести не больше 25). В этом эксперименте анализировались следующие параметры: ЛП от звукового сигнала до начала движения руки, определяемому по началу активации ДМ, и максимальная амплитуда ускорения руки вверх. Для такого анализа и сравнения роли модальности стимулов для каждого обследуемого из каждой серии отбирали по 5 проб с наименьшим ЛП. Полученные результаты тестировались методом попарного сравнения.

В основном эксперименте принимали участие 6 практически здоровых мужчин (4 те же, что и в предварительном эксперименте). Сигналом к движению служило одновременное предъявление звукового и светового стимулов. Использовали два варианта эксперимента – при 1 варианте просили начинать поднимать руку как можно раньше, при 2 варианте с некоторой задержкой (до 1 с), при этом обследуемых просили по возможности полно использовать диапазон задержек. Обследование состояло из 4 блоков по 25 проб (2 блока с пробами по первому и 2 – по второму варианту). Последовательность блоков у разных обследуемых была различной, между блоками делалась пауза, во время которой обследуемый отдыхал сидя на стуле. В этом эксперименте анализировались следующие параметры: ЛП от звукового сигнала до начала движения руки, определяемому по началу активации ДМ; максимальная амплитуда ускорения руки вверх; амплитуда первого после начала движения отклонения тела назад по СГ; время начала увеличения электрической активности ДМБ, КОМ, ПМБ и ПБМ и уменьшения (вытормаживания) электрической активности КМ.

Результаты. Рассмотрим сначала результаты предварительного эксперимента, т.е. каким образом модальность сигнала к движению влияла на ЛП двигательного ответа. Начало двигательного ответа определялось по

началу активации ДМ. В табл. 9 представлены усредненные по 5 наиболее быстрым пробам значения ЛП для всех трех используемых комбинаций модальностей стимулов для каждого из обследуемых в отдельности и результаты усреднения по группе.

Сравнение ЛП при зрительном и звуковом стимулах выявило существенные индивидуальные особенности – у 3 обследуемых (S3-S5) ЛП двигательного ответа при предъявлении звукового сигнала был достоверно короче ЛП при световом сигнале ($p < 0.05$) и эта разница составляла 15-27 мс. У обследуемого S2 ЛП практически не зависел от модальности сигнала ($p >$

Таблица 9

Латентный период \pm среднеквадратичное отклонение (мс) активации ДМ при различных модальностях сигнала к движению

Обследуемый	Сигнал к движению		
	Звуковой	Зрительный	Звуковой + Зрительный
S1	112.0 \pm 6.4	110.8 \pm 11.8	111.4 \pm 5.9
S2	121.6 \pm 5.9	121.0 \pm 2.2	111.6 \pm 5.3
S3	106.6 \pm 3.9	133.8 \pm 4.8	105.0 \pm 5.5
S4	121.2 \pm 11.8	142.4 \pm 4.4	119.6 \pm 4.5
S5	118.4 \pm 14.0	136.2 \pm 3.8	127.6 \pm 5.9
Среднее по группе	116.0 \pm 6.5	128.8 \pm 12.7	115.0 \pm 8.7

0.84), а у S1 был даже несколько (2 мс) меньше при зрительном стимуле, но эта разница была недостоверной ($p > 0.83$). Из литературы (Keele, 1986) известно подобное сравнение времени реакции для простой двигательной задачи, выполняемой сидящим человеком. При звуковом стимуле оно составляло порядка 140 мс и было на 40 мс короче, чем при использовании зрительного стимула. Подобное сравнение при выполнении сложной

двигательной задачи в вертикальной позе нам не известно. Наши результаты в основном соответствуют указанным результатам, только разница наблюдалась не у всех обследуемых.

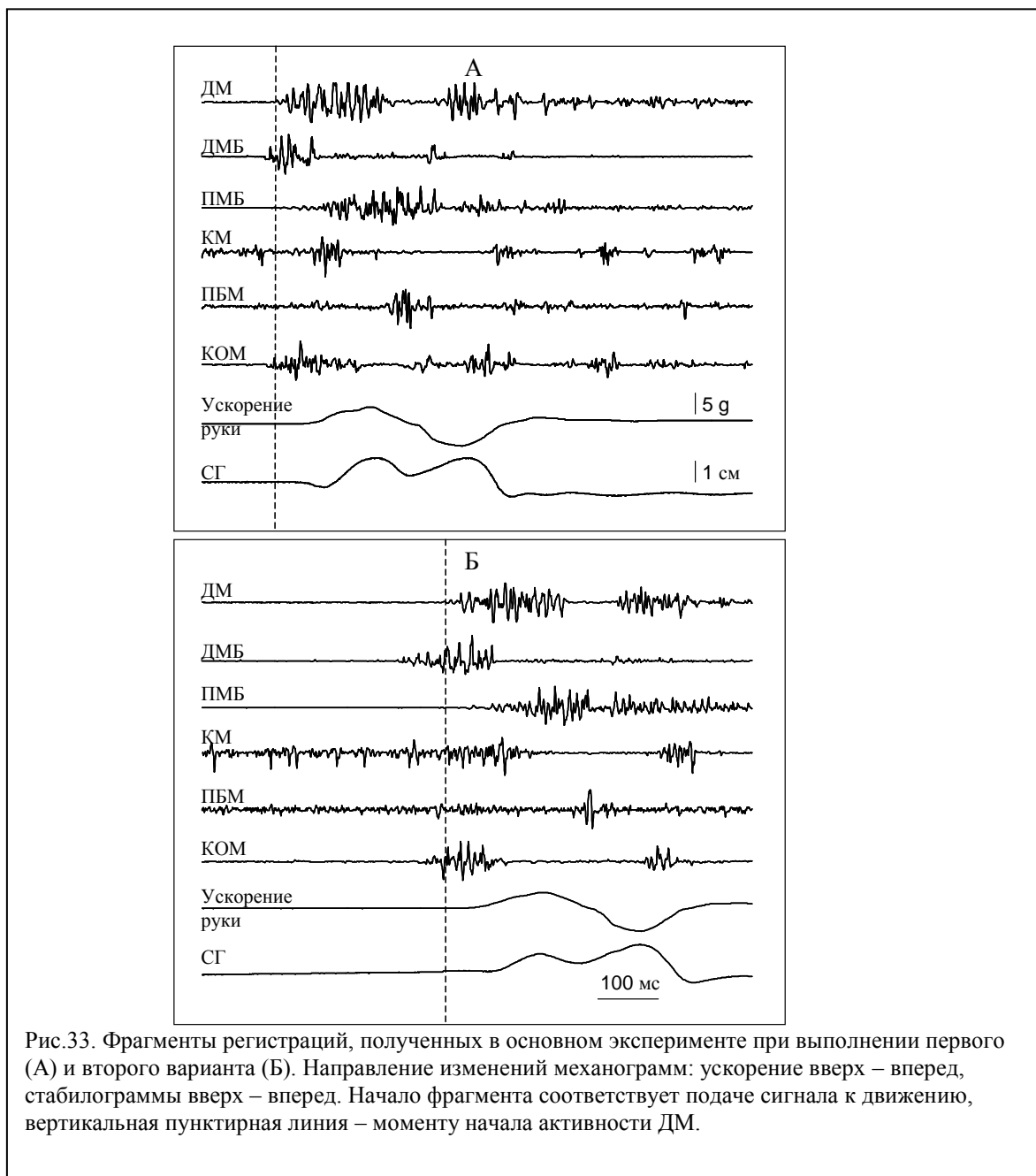
При одновременном предъявлении обоих стимулов, как и следовало ожидать, практически у всех обследуемых (кроме S5) ЛП был близок к минимальному по сравнению с использованием стимула одной модальности. Это подтверждается и результатом группового анализа, приведенного в табл.9. ANOVA тест выявил зависимость ЛП от модальности стимула ($F(2,8) = 5.0, p < 0.05$). Post-hoc анализ подтвердил, что при зрительном стимуле ЛП длиннее, чем при звуковом стимуле и при предъявлении стимулов двух модальностей ($p < 0.05$), и отсутствие отличия ЛП при предъявлении звукового стимула и стимулов двух модальностей ($p > 0.85$).

Анализ амплитуды ускорения перемещения руки вверх показал, что для светового стимула она составляла $4.5 \pm 0.5g$, для звукового стимула – $4.6 \pm 0.5g$ и для комбинации двух стимулов – $4.6 \pm 0.4g$. Эти небольшие вариации ускорений были статистически не различимы ($F(2, 8) = 1.1, p > 0.38$), т.е. ускорение движения руки не зависело от модальности сигнала к движению.

Следует обратить особое внимание на то, что, используя комбинацию различных стимулов и метод словесного «подстегивания и поощрения», нам действительно удалось достигнуть поставленной задачи получения минимально возможной временной задержки двигательного ответа. И эта задержка оказалась даже короче наиболее коротких ЛП, известных из литературы (Беленький и др., 1967, De Wolf et al., 1998).

Исходя из этих результатов, в основном эксперименте в качестве сигнала к движению мы использовали одновременное предъявление звукового и зрительных стимулов, что позволило нивелировать индивидуальные особенности обследуемых. Поскольку основной целью этого эксперимента был анализ зависимости упреждающих позных компонент от времени задержки двигательного ответа, и было желательно

просмотреть как можно более детально весь диапазон ЛП, никаких словесных комментариев при выполнении 1 варианта (как можно раньше начать движение) не делалось. При выполнении 2 варианта обследуемых



просили по возможности делать различные задержки в пределах 1 с от момента подачи сигнала к движению. Сравнение средних по группе максимальных значений ускорения подъема руки при 1 варианте (4.7 ± 0.4 g) и при 2 варианте эксперимента (4.6 ± 0.6 g) не показало различия ($p > 0.41$). Следовательно, мы можем полагать, что движения руки при обоих вариантах

были одинаковыми.

На рис. 33 представлены примеры типичных регистраций, сделанных при выполнении первого варианта (А) и второго варианта (Б) эксперимента. Следует отметить, что в обоих случаях картина изменения постуральных мышц была сходной и не отличалась от чаще всего встречающейся в литературе. До начала изменения активности ДМ наблюдалось увеличение активности ДМБ и КОМ и снижение активности КМ. Изменения в активностях ПБМ и ПМБ происходили после начала активации ДМ и поэтому в этой статье рассматриваться не будут. Также мы решили не приводить здесь анализ изменений активности КМ, поскольку точно определить начало вытормаживания часто достаточно затруднительно, поэтому результаты такого анализа нельзя считать достоверными. Кроме того, следует особо отметить тот факт, что хорошо выраженное вытормаживание, которое практически всегда присутствовало при коротких ЛП ДМ, в наших записях очень часто отсутствовало или даже наблюдалось некоторое увеличение активности КМ при больших ЛП (рис. 33,Б).

Поэтому далее мы будем детально анализировать упреждающие изменения ЭМГ активности только двух мышц – ДМБ и КОМ, так как они были хорошо выражены у всех обследуемых при всех ЛП активации ДМ. Из анализа были исключены пробы с заметными изменениями ЭМГ активности каких-либо мышц в период до подачи сигнала к движению или ранее чем за 200 мс до начала активации ДМ. Таких проб было сравнительно немного, и они будут рассмотрены отдельно ниже. Отметим, что результаты анализа зависимости начала упреждающей активности отобранных мышц были сходными у всех обследуемых и не имели принципиальных отличий, поэтому в статье будут подробно рассмотрены результаты одного представительного обследуемого. Выбор этого обследуемого был основан на том, что ему удалось довольно полно использовать диапазон ЛП ДМ от минимально возможного до примерно 550 мс (более длинные ЛП на графиках представлены не будут из-за их малочисленности, но они

принципиально не меняли картину).

На рис. 34 представлены графики зависимостей времени упреждения начала увеличения активности ДМБ (А) и КОМ (Б) по сравнению с началом активности ДМ от ЛП двигательного ответа. Из графиков видно, что при коротких ЛП (примерно до 170 мс) время упреждения ДМБ и КОМ нарастало практически линейно ($r = 0.94$ и $r = 0.65$, соответственно), а затем при

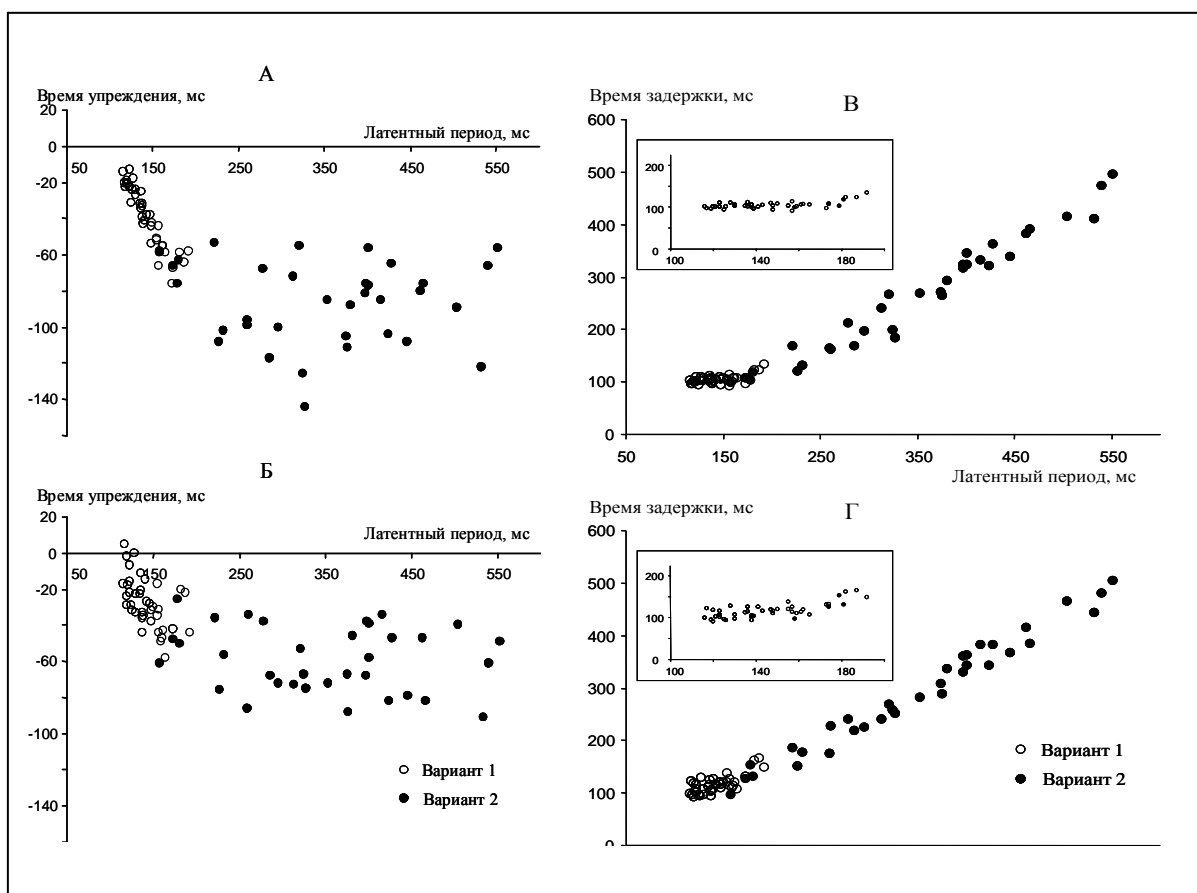


Рис. 34. Зависимость времени упреждения активности и задержки активации ДМБ (А, В) и КОМ (Б, Г) от латентного периода активации ДМ. Каждая точка соответствует одной пробе. В левом верхнем углу графика времени задержки активации представлен увеличенный фрагмент для коротких ЛП.

больших ЛП двигательного ответа оно практически не зависело от него ($r = 0.17$ и $r = 0.03$, соответственно). 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

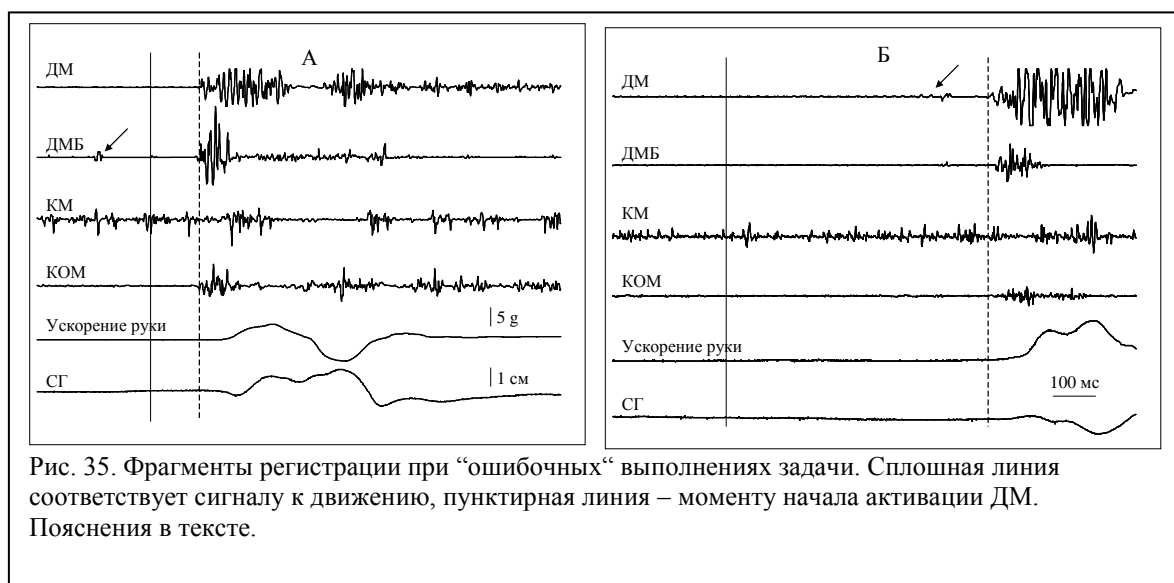
к движению с временем задержки двигательного ответа ДМ (рис. 34, В, Г). В начальный период (до ЛП примерно 170 мс) время задержки изменения активности этих постуральных мышц не зависело от ЛП активности ДМ. При ЛП свыше 170 мс время задержки активностей ДМБ и КОМ линейно нарастало с увеличением ЛП ДМ. Таким образом, время начала изменений ДМБ и КОМ определялось только величиной ЛП ДМ.

При коротких ЛП двигательного ответа средняя задержка изменения активности по отношению к сигналу к движению для представленного обследуемого составляла для ДМБ 102.7 ± 5.1 мс и для КОМ 112.1 ± 12.2 мс. Эти значения мало отличаются от результатов анализа по группе – 105.2 ± 3.9 мс для ДМБ и 121.6 ± 11.2 мс для КОМ.

Такие результаты можно объяснить, по-видимому, только одним образом. При коротких ЛП двигательного ответа ЦНС не успевает провести в полном объеме позную настройку перед началом движения, вероятно, она не может начаться раньше, чем примерно через 100 мс после сигнала к движению, что приводит к сокращению времени упреждения активностей постуральных мышц. На то, что позная подготовка происходит не полностью, указывает и регистрация сагиттальной СГ, т.е. положения проекции ОЦМТ на опорную плоскость, что хорошо видно на рис. 33. При больших ЛП (как на рис. 33, Б) изменения СГ начинались довольно поздно (примерно через 70-80 мс после начала активации ДМ и даже позже начала движения руки) и СГ имела известную двугорбую форму отклонения вперед с возвращением в конце примерно к исходному уровню. При коротких ЛП (рис. 33, А) общая картина изменения положения ОЦМТ сохранялась, но до первого отклонения тела вперед всегда присутствовало отклонение тела назад. При этом среднее отклонение проекции ОЦМТ на опорную поверхность назад у данного обследуемого составляло 0.54 ± 0.26 см. У других обследуемых оно находилось в диапазоне 0.3 – 2.1 см, в среднем 1.1 ± 0.8 см, но присутствовало всегда. Заметим, что невозможность проведения позной настройки в полном объеме не приводила к увеличению

ЛП двигательного ответа, что свидетельствует в пользу параллельной схемы управления стабилизации позы и управления движением.

Полученные нами результаты соответствуют большинству известных по литературе результатов, однако, существует три публикации, в которых описаны несколько отличающиеся данные для коротких ЛП. Мы не можем



однозначно оценить причину такого различия, но высказать некоторые предположения можем. Так в работе (Lee, 1980) у 2 из 5 обследованных людей наблюдался довольно высокий процент проб, в которых отсутствовало упреждение активностью ДМБ активности ДМ. Мы считаем, что возможной причиной этого могло служить то, что во время эксперимента авторы искусственно добивались отсутствия фоновой активности ДМБ, в то время как при спокойном стоянии у части обследуемых ее действительно нет, а у части обследуемых она присутствует практически всегда. Такое искусственное изменение фоновой активности, а, следовательно, и проприоцепции могло приводить к изменению упреждающей позной настройки и активации других постуральных мышц. Поскольку авторы регистрировали только ЭМГ ДМБ и ДМ судить об этом невозможно. В работах (Bevenuti et al., 1997, De Wolf et al., 1998) при коротких ЛП увеличение активности ДМБ происходило в среднем одновременно или даже

чуть позже начала активации ДМ и этот факт объясняли инструкциями обследуемому начинать движение как можно раньше. В нашем случае при той же инструкции упреждение наблюдалось во всех даже отдельно рассмотренных пробах, за исключением активности КОМ в двух пробах с очень коротким ЛП. Следует отметить, что величины ЛП в нашем случае были даже значительно короче чем в работах (Bevenuti et al., 1997, De Wolf et al., 1998). Мы можем предположить две возможные причины их результатов. Одна может заключаться в автоматической обработке регистраций, при которой используемый ими алгоритм достаточно хорошо определяет начало активации ДМ, но может приводить к заметному сдвигу в большую сторону начала активации ДМБ и КОМ, в случае наличия фоновой активности или фазического изменения их активности до начала активации ДМ. Другой причиной подобного результата могло служить отсутствие предварительного отбора (по крайней мере, авторы это не указали), т.е. исключение из анализа проб с изменением активности мышц в ранний период.

К чему могут приводить такие изменения, будет видно из рассмотрения тех проб, которые по тем или иным причинам не вошли в описанную выше обработку. На рис. 35 представлены два наиболее типичных примера. На рис. 35, А представлена регистрация (того же самого обследуемого, что и на рис. 33) выполнения пробы из 1 варианта, в которой ЛП двигательного ответа составлял примерно 100 мс и в период между командой «внимание» (на рисунке не показан) и сигналом к движению (сплошная вертикальная линия) произошло увеличение активности ДМБ (показано стрелкой). Такое даже небольшое «ошибочное» срабатывание мышцы (мы специально подобрали кадр с очень маленьким изменением активности), по-видимому, происходило на команду внимание или являлось попыткой предугадать появление сигнала к движению. Это приводило к изменению привычной ЭМГ картины и все изменения ЭМГ – увеличение активности ДМ, ДМБ и КОМ и уменьшение активности КМ происходили практически одновременно (момент появления активности ДМ показан пунктирной линией). Другой, более редкий вариант

«ошибочного» выполнения задачи показан на рис. 35, Б. При большом ЛП двигательного ответа (порядка 650 мс) в период после сигнала к движению отсутствует позная подготовка, через примерно 400 мс обследуемый предпринял попытку активировать ДМ (показано стрелкой), однако движения руки по непонятной причине не произошло, и он отложил выполнение движения на 250 мс. И вновь изменения в постуральных мышцах происходили одновременно или чуть позже начала активации ДМ (вертикальная пунктирная линия). Поскольку позной упреждающей настройки во всех этих случаях не было, движение руки, как и следовало ожидать, сопровождалось значительным начальным отклонением ОЦМТ назад.

Заметим, что всегда, когда происходили «ошибочные» преждевременные изменения активации постуральных мышц, в последующем их изменения начинались одновременно с активацией ДМ. И наоборот, если мы видели подобное одновременное изменение активности всех мышц, мы всегда находили «ошибочные» срабатывания того или иного вида. Лишь в одной из шестисот зарегистрированных проб мы не смогли этого сделать, и мы предполагаем, что возможно в этой пробе оно произошло раньше, чем за 500 мс до появления сигнала к движению, когда мы начинали регистрацию.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют в пользу параллельной модели взаимодействия двух систем – управления позой и управления произвольным движением. 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.

Другим важным вопросом является вопрос – какие компоненты мышечной активности относятся к той или иной системе. Большинство исследователей относят активность мышц реализующих движение к системе управления движениями, а изменения активности постуральных мышц к системе управления позой. Однако, некоторые авторы (в частности Lee, 1980) склонны рассматривать, по крайней мере, часть изменений активности постуральных мышц, как входящие в комплекс предпрограммируемых компонент реализуемых движений. Сходных позиций придерживаемся и мы, и косвенно об этом свидетельствуют пробы с «ошибочным» срабатыванием.

4.3. Влияние позных ограничений на упреждающую активность при быстром произвольном подъеме руки.

Возможно, что часть изменений активности постуральных мышц входит в комплекс компонент, предпрограммируемых системой управления движением. 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. При выполнении локальных движений, таких, как например, подъем руки или сгибание руки в локте для собственно реализации движения активность постуральных мышц (ног, туловища или шеи) не является необходимой. Поэтому у большинства исследователей сложилось представление, что изменения в активностях мышц, выполняющих локальные движения, являются следствием действия системы регуляции движения, а первичные (упреждающие) изменения в постуральных мышцах – системы регуляции позы. Более поздние изменения в постуральных мышцах принято рассматривать как следствие действия обратных связей.

Материалы и методы. В обследованиях принимали участие 6 практически здоровых мужчин в возрасте 22-59 лет. Все они не имели истории неврологических заболеваний.

Исходно руки обследуемого были опущены вдоль корпуса. За 1-3 с до появления сигнала к движению подавалась вербальная команда «внимание». При появлении сигнала (одновременное загорание зеленого светодиода, расположенного на расстоянии примерно 1.5 м напротив вытянутой руки, и звукового сигнала типа «бип») он должен был поднимать правую руку с максимальной скоростью. Обследуемый получал инструкцию исходно стараться как можно точнее указать рукой на мишень, однако после начала

движения не вносить никакой коррекции, даже в случае существенных ошибок. Это было сделано для того, чтобы по возможности избежать слияния предпрограммируемых и корректирующих изменений мышечной активности.

Подъем руки выполнялся в различных условиях поддержания равновесия в положении стоя и сидя.

Эксперимент 1.

В этом эксперименте исследовали подъем руки в положении стоя при различных вариантах фиксации тела в пространстве к неподвижному объекту. Фиксация осуществлялась с помощью жестких ремней, при этом мы стремились по мере возможности сохранить пространственное положение тела, так чтобы уровни тонических активностей регистрируемых мышц были близки к уровням при обычном стоянии. Для этого между фиксируемыми сегментами тела и опорной поверхностью вставлялись прокладки необходимой толщины, а уровень ЭМГ контролировался по экрану монитора. Проводилось 3 варианта фиксации (варианты 1-3, рис. 36). 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. Эти типы фиксации тела были выбраны по следующим соображениям: все они существенно, хотя и в разной степени, упрощают задачу удержания равновесия. Фиксация только на уровне таза в значительной степени стабилизирует положение нижней части тела, однако верхняя часть туловища остается свободной. Фиксация только на уровне груди приводит к стабилизации верхней части туловища (за исключением головы), но оставляет до некоторой степени подвижной нижнюю часть туловища (тазобедренные и более проксимальные суставы). Наконец, фиксация на обоих этих уровнях приводит к практически полной стабилизации положения тела в пространстве.

Эксперимент 2.

В этом эксперименте обследуемый поднимал руку в положении сидя. 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

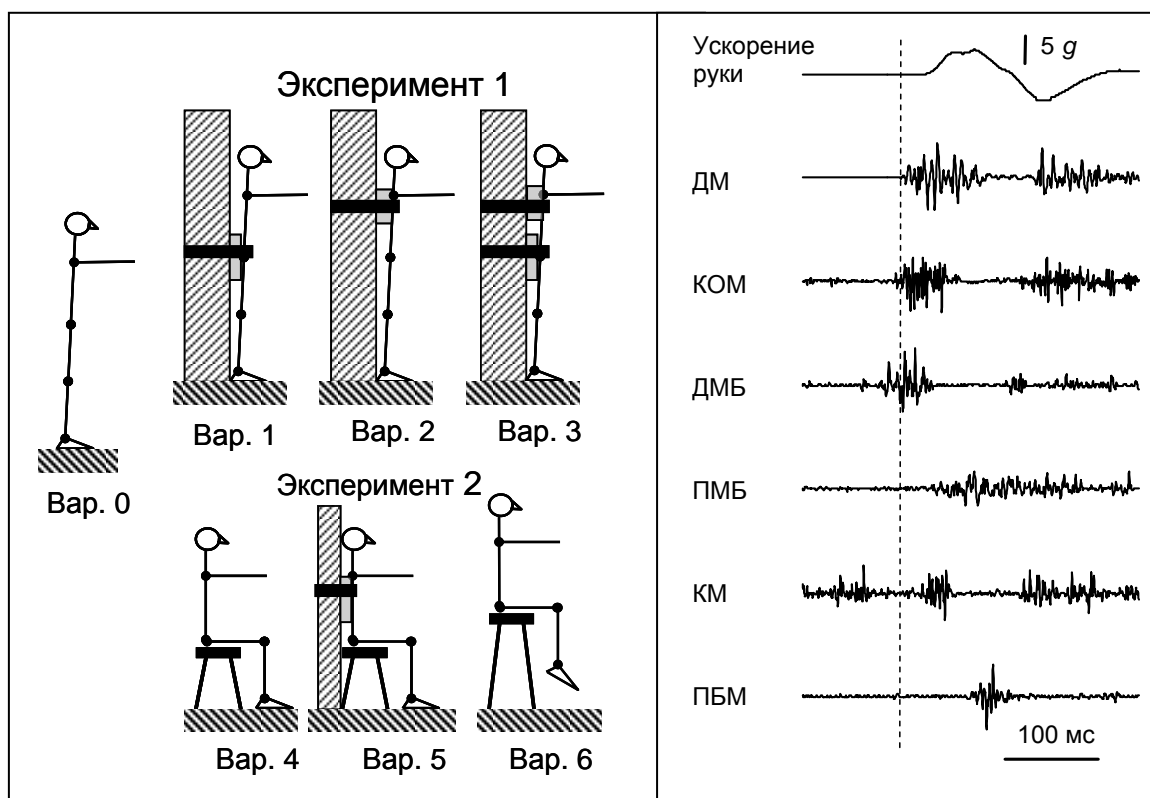


Рис. 36. Схема эксперимента и пример регистрации и фрагмент регистрации, полученной во время подъема руки при нормальном стоянии. Вертикальная пунктирная линия соответствует моменту начала активности ДМ. Направление изменения ускорения: вверх – вперед.

эксперимента (варианты 4-6, рис. 36). При варианте 4 обследуемый сидел на табурете с опорой на стопы, при этом оставались свободными верхняя часть тела и голова. Углы в тазобедренном и коленном суставах составляли примерно 90 град, а углы в голеностопных суставах примерно соответствовали углам при обычном стоянии, чтобы сохранить длины камбаловидных и передних большеберцовых мышц. 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.

Последовательность вариантов внутри экспериментов, также как и последовательность этих двух экспериментов была у разных обследуемых различной. До начала и в конце каждого эксперимента проводились две контрольные серии обследования (вариант 0) по 20 проб каждая, в которых подъем руки выполнялся при обычном спокойном стоянии.

С помощью акселерометра, установленного на запястье руки на специальном браслете, регистрировали тангенциальное ускорение перемещения руки в сагиттальной плоскости. 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). Такой выбор был основан на том, что при подъеме руки изменения в ЭМГ этих мышц были, как правило, ярко выражены, носили стабильный характер и в меньшей степени, чем сходные изменения в других мышцах, зависели от индивидуальных особенностей обследуемых. Регистрация всех аналоговых сигналов осуществлялась на компьютере через АЦП с частотой 2 кГц, начиналась за 0.5 с до подачи сигнала к движению и продолжалась 2 с.

До начала регистраций обследуемый выполнял несколько тренировочных проб при обычном стоянии. Сразу после завершения каждой пробы регистрация выводилась на экран монитора для контроля времени задержки (латентного периода – ЛП) двигательного ответа (по ЭМГ ДМ) и правильности выполнения движения. Проба считалась выполненной правильно, если ЛП не был короче 90 мс и не превышал 300 мс, кроме того не должно было быть существенных изменений ЭМГ мышц в период более ранний чем за 200 мс до сигнала к движению, и ускорение руки было близко к максимальному, определяемому в процессе тренировочных проб. Проба,

отвечающая этим условиям, заносилась в память компьютера. В каждом варианте эксперимента регистрировали по 20 проб.

При обработке полученных результатов анализируемый фрагмент регистрации выводился на экран монитора компьютера, и с помощью визира отмечались моменты соответствующих изменений ЭМГ и ускорения руки. За нулевой момент времени принимался момент начала активности ДМ и все времена высчитывались относительно этого момента времени. Затем на основании этой ручной разметки вычислялись исследуемые параметры, и проводилось групповое усреднение и статистический анализ методом ANOVA. В качестве фактора были взяты варианты эксперимента. Уровень статистической значимости был установлен 0.05.

Результаты. На рис. 36 представлен пример регистрации, полученной при подъеме руки при обычном стоянии. Анализировались следующие параметры: ЛП от звукового сигнала до начала активности ДМ; длительность и мощность вспышки электрической активности ДМ; начало и максимальная амплитуда ускорения руки; время начала, длительность и мощность первых вспышек электрической активности ДМБ, КОМ, ПМБ и ПБМ; время начала и длительность уменьшения (вытормаживания) электрической активности КМ. У большинства обследуемых можно было выделить и проанализировать вторую вспышку активности в ДМБ, КОМ и вспышку в КМ, следующей за вытормаживанием активности. Мощность вспышек вычислялась как интеграл выпрямленной ЭМГ за соответствующий период времени. Для сравнения активности ЭМГ у разных обследуемых, мощности нормировались по отношению к мощности соответствующей мышцы при подъеме руки при обычном стоянии (вариант 0), которая принималась за 100%.

Эксперимент 1.

Как и при большинстве нейрофизиологических исследований подобного рода, результаты отличались индивидуальными особенностями, однако, почти у всех наших обследуемых можно было выделить типичные компоненты изменений активности постуральных мышц при подъеме руки в условиях нормального стояния (рис. 36). Как правило, еще до начала движения (за 27 ± 15 мс), определяемого по началу активации ДМ происходило полное вытормаживание или существенное снижение (как на

Таблица 10

Параметры движения руки \pm среднеквадратичное отклонение в разных вариантах эксперимента (* обозначает статистическую значимость различий при сравнении с вариантом 0)

		Максимальное ускорение руки, g	Длительность вспышки ДМ, мс	Мощность вспышки ДМ, %
Положение стоя	Вариант 0	4.2 ± 0.5	201.2 ± 22.3	100
	Вариант 1	4.1 ± 0.5	205.4 ± 24.9	94 ± 18
	Вариант 2	4.0 ± 0.4	194.9 ± 27.0	97 ± 9
	Вариант 3	4.0 ± 0.6	200.5 ± 22.4	96 ± 8
Положение сидя	Вариант 4	4.2 ± 0.5	196.0 ± 22.0	91 ± 10
	Вариант 5	4.1 ± 0.5	200.1 ± 34.2	102 ± 15
	Вариант 6	4.2 ± 0.5	193.3 ± 27.9	$86 \pm 11^*$

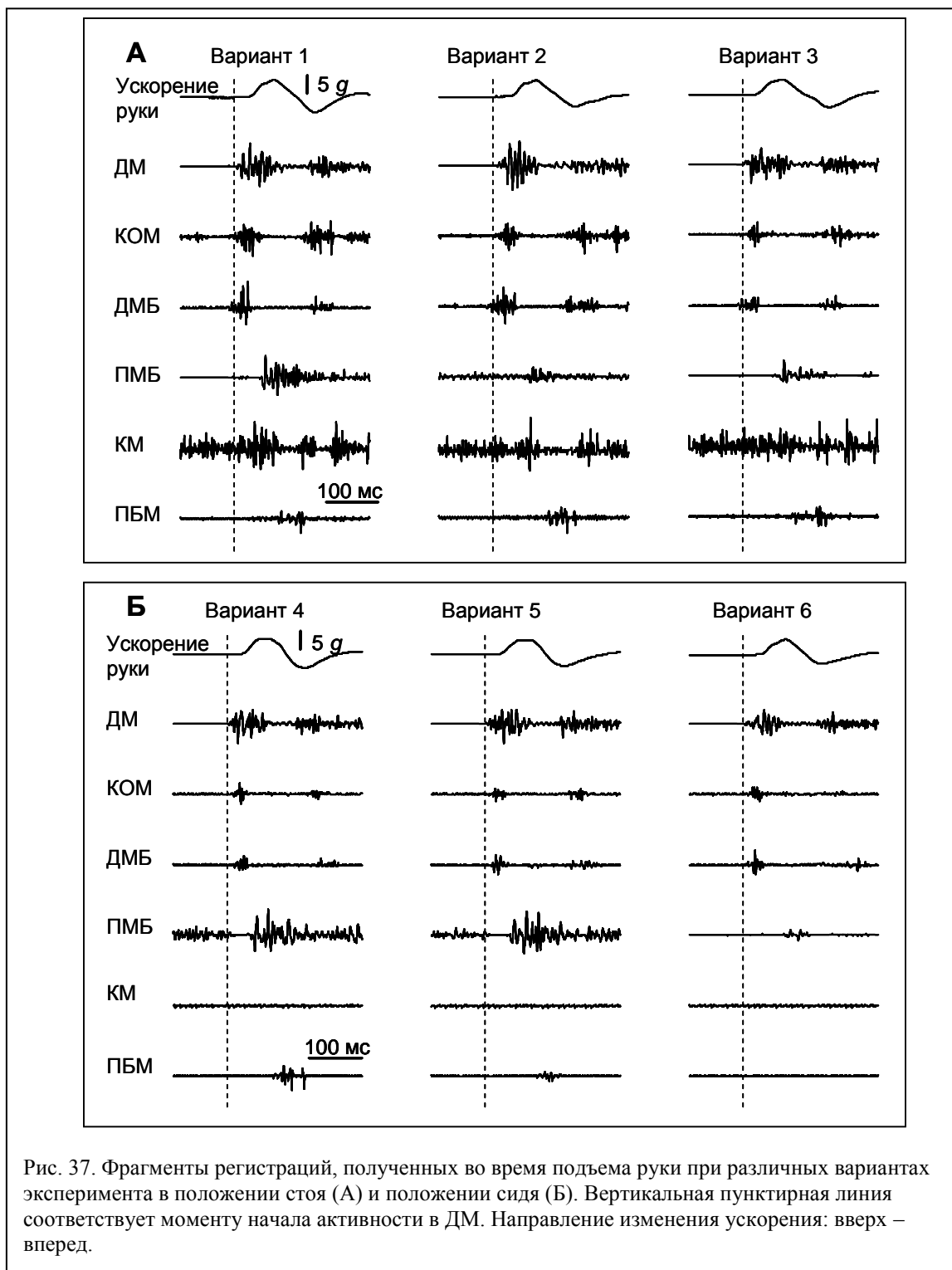
представленном рисунке) фоновой активности КМ (у 5 из 6 обследуемых) и у всех обследуемых наблюдались вспышки активности ДМБ и КОМ (за 39 ± 12 мс и 18 ± 11 мс, соответственно). Позднее, уже после начала активации ДМ картина отличалась большей вариативностью, но можно выделить более частые случаи. С разными временами задержки наблюдались вспышки активности на ПМБ (у 5 из 6 обследуемых, через 40 ± 31 мс), КМ (у 5

обследуемых, 49 ± 27 мс), ПБМ (у 4 обследуемых, 32 ± 51 мс) и вторые (у всех 6 обследуемых) вспышки активности на ДМБ (304 ± 57 мс) и КОМ (268 ± 20 мс). Все эти компоненты хорошо были выражены у обследуемого, пример регистрации которого представлен на рис. 36. Эти более поздние изменения активности постуральных мышц большинство исследователей относят к позной регуляции, основанной на использовании обратных связей. Позднее мы вернемся к этим компонентам изменений активностей постуральных мышц, но вначале рассмотрим те компоненты, которые начинаются раньше или одновременно с началом активации мышцы выполняющей движение – ДМ. Поскольку подобные компоненты наблюдались только в трех из зарегистрированных нами постуральных мышц, рассмотрим в первую очередь активность этих мышц – КОМ, ДМБ и КМ, мышцы, реализующей движение – ДМ и ускорение движения руки.

На рис. 37, А представлены типичные примеры регистраций, полученных при стоянии с различными вариантами фиксации тела, для того же обследуемого, что и на рис. 36. Из рис. 37, А видно, что при использовании любого из типов фиксации ЭМГ картина принципиально не менялась, можно отметить только практически полное исчезновение почти у всех обследуемых упреждающего вытормаживания активности КМ (оно сохранялось лишь у 2 обследуемых из 6 при фиксации на уровне таза и у 1 обследуемого при двух других типах фиксации). Количественные же изменения в КОМ и ДМБ происходили при любой из этих фиксаций, они имели у всех сходный характер, что позволило воспользоваться результатами усреднения по группе.

Рассмотрим сначала параметры движения руки, которые приведены в табл. 10.. Видно, что максимальное ускорение руки не зависело от варианта фиксации и соответствовало максимальному ускорению при обычном стоянии ($F(3, 15)=1.50, p=0.26$). Однако почти все обследуемые отмечали, что подъем руки при любой из фиксаций становился менее комфортным. Не происходило и статистически значимых изменений в ЭМГ ДМ,

осуществляющей движение, – не менялась ни длительность ($F(3, 15)=0.95$, $p=0.44$), ни мощность ее активности ($F(3, 15)=0.47$, $p=0.71$) во время подъема



руки.

Рассмотрим теперь, что происходит с упреждающими вспышками ДМБ и КОМ. На рис. 38, А представлены диаграммы, отражающие время начала,

длительность и мощность этих вспышек при различных вариантах фиксации тела в положении стоя. Анализ времени начала вспышек ДМБ показал, что фиксация приводила к достоверному различию времени упреждения ($F(3,$

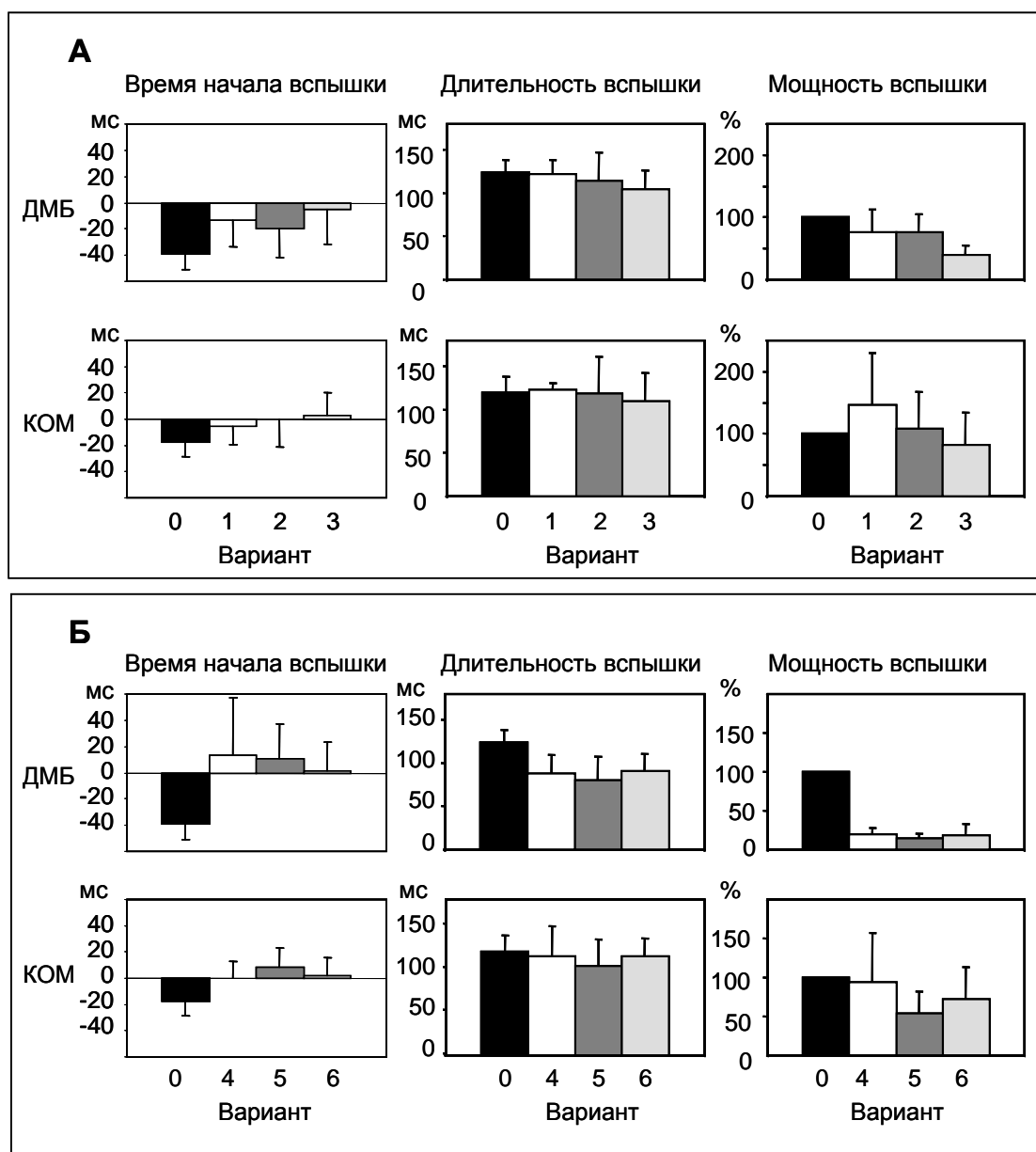


Рис. 38. Время начала, длительность и мощность вспышек активности в ДМБ и КОМ при различных условиях эксперимента в положении стоя (А) и положении сидя (Б). Вертикальные линии обозначают среднеквадратичное отклонение.

15)=7.31, $p<0.005$). Post-hoc анализ выявил достоверность уменьшения этого параметра при вариантах 1 и 3, включающих фиксацию на уровне таза, по сравнению с обычным стоянием ($p<0.05$) и недостоверность снижения при

варианте 2, когда фиксация осуществлялась только на уровне груди, а нижняя часть тела оставалась свободной. Длительность вспышки при этом оставалась практически неизменной ($F(3, 15)=1.83, p=0.19$), а мощность вспышки хотя и снижалась ($F(3, 15)=5.16, p<0.01$), однако post-hoc анализ показал, что это снижение было достоверным только при сравнении варианта 3 с обычным стоянием ($p<0.05$). Анализ времени начала вспышек КОМ показал, что и для этой мышцы фиксация приводила к достоверному различию времени упреждения ($F(3, 15)=6.30, p<0.01$), вспышка появлялась практически одновременно с началом активации ДМ (т.е. значительно позже, чем при обычном стоянии). Post-hoc анализ подтвердил достоверность уменьшения этого параметра при вариантах 2 и 3, включающих фиксацию на уровне груди, по сравнению с обычным стоянием ($p<0.05$) и недостоверность снижения при варианте 1, когда фиксация осуществлялась только на уровне таза, а верхняя часть тела оставалась свободной. Длительность вспышки КОМ ($F(3, 15)=0.57, p=0.64$) и ее мощность ($F(3, 15)=2.18, p=0.13$) при этом менялись незначительно.

К достаточно неожиданному результату привел качественный анализ поздних, возникающих уже после начала движения, изменений активности зарегистрированных постуральных мышц. Поскольку поведение большинства поздних вспышек активности отличалось значительной индивидуальностью, использование группового усреднения и статистического анализа не представлялось возможным, и мы проводили качественное рассмотрение результатов. У обследуемого, представленного на рис. 36 и 37, А, все эти компоненты были хорошо выражены и их легко можно видеть. В большинстве случаев, если удавалось выделить эти компоненты при обычном стоянии, они сохранялись и при различных вариантах фиксации тела при стоянии. Так, вторая вспышка активности ДМБ, которая появлялась через 304 ± 57 мс после начала активации ДМ и длилась 151 ± 37 мс, наблюдалась у всех обследуемых и она сохранялась у всех при фиксации на уровне только тазовой точки или груди и исчезала

лишь у одного обследуемого при фиксации на двух уровнях. При любой фиксации временные параметры этой вспышки (время начала, длительность) мало изменялись по сравнению с обычным стоянием, мощность вспышки при вариантах 1 и 2 примерно соответствовала мощности при обычном стоянии, а при варианте 3 значительно снижалась. Вторая вспышка активности КОМ появлялась через 268 ± 20 мс, длилась 148 ± 23 мс. Она наблюдалась у всех обследуемых при обычном стоянии и варианте 1 и у 5 из 6 обследуемых при двух других вариантах фиксации. При этом ее временные параметры и мощность не подвергались существенным изменениям ни при одном из вариантов фиксации. Вспышка активности ПМБ наблюдалась при обычном стоянии у 5 из 6 обследуемых, она появлялась через 40 ± 31 мс и продолжалась 172 ± 89 мс. Эта вспышка сохранялась у 4 обследуемых при вариантах 1 и 2 и у 3 обследуемых при варианте 3. Ее параметры практически не зависели от вариантов фиксации, однако, при любой из фиксаций вспышка начиналась позднее, ее длительность оставалась практически неизменной, а мощность при любой из фиксаций снижалась примерно в два раза по сравнению с мощностью при обычном стоянии. Вспышка активности КМ появлялась через 49 ± 27 мс после начала активации ДМ (сразу же после упреждающего вытормаживания), продолжалась 135 ± 32 мс и наблюдалась у 5 из 6 обследуемых при обычном стоянии и варианте 1 и у 3 обследуемых при двух других вариантах фиксации. Ее временные параметры оставались неизменными, а мощность не зависела от варианта фиксации и была примерно в два раза больше чем при обычном стоянии. Наконец вспышка ПБМ при спокойном стоянии наблюдалась у 4 из 6 обследуемых, она появлялась через 32 ± 51 мс, длилась 160 ± 59 мс и у всех них сохранялась при любом из вариантов фиксации. Никаких систематических изменений параметров этой активности не наблюдалось.

Эксперимент 2.

Эксперименты в положении сидя (варианты 4-6) выполнялись, чтобы снять задачу поддержания вертикальной позы. На рис. 37, Б представлены

типичные примеры регистраций, полученных при различных вариантах эксперимента в положении сидя для того же обследуемого, что и на рис. 36 и 37, А. В табл. 10 приведены значения параметров движения руки для этих вариантов, усредненные по всей группе обследуемых. Видно, что 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 ($F(3, 15)=0.47, p=0.70$). Такой же результат дало и сравнение длительностей вспышки ДМ ($F(3, 15)=0.59, p=0.63$). Ее мощность отличалась от мощности при обычном стоянии только при сидении со свешенными стопами ($F(3, 15)=5.21, p<0.05$, post-hoc тест $p<0.05$).

Рассмотрим теперь изменения активностей постуральных мышц при различных вариантах подъема руки из положения сидя и сравним их с изменениями активностей мышц при подъеме руки при обычном стоянии. Из сравнения рис. 36 и рис. 37, Б видно, что, несмотря на в основном сохранившийся паттерн электрической активности постуральных мышц, произошли существенные количественные изменения, причем эти изменения были специфичны для каждой из обследованных мышц. Упреждающее вытормаживание на 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 за исключением одного, у которого отсутствовала эта вспышка активности на ДМБ при варианте сидя со свешенными стопами (вариант 6). На рис. 38, Б представлены результаты обработки параметров этих вспышек. При всех вариантах эксперимента в положении сидя у всех обследуемых первые вспышки ДМБ и КОМ начинались примерно в одно и то же время. Эти вспышки появлялись значительно позже чем при обычном стоянии ($F(3, 12)=17.29, p<0.001$, post-hoc тест $p<0.05$; $F(3, 15)=14.16, p<0.001$, post-hoc тест $p<0.05$, соответственно) и переставали быть упреждающими. Длительность вспышки активности

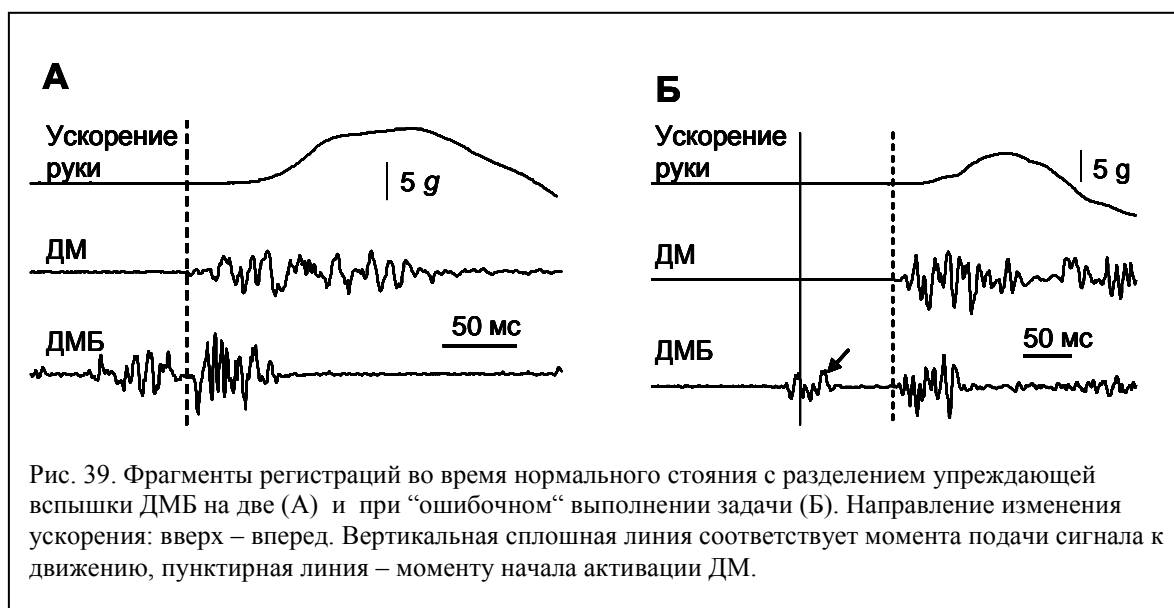
ДМБ не зависела от варианта эксперимента и была короче ($F(3, 12)=5.25$, $p<0.02$, post-hoc тест $p<0.05$) по сравнению с длительностью при обычном стоянии. Ее мощность также не зависела от варианта эксперимента и резко падала по сравнению с обычным стоянием ($F(3, 12)=126.08$, $p<0.00001$, post-hoc тест $p<0.05$). Длительность вспышки активности КОМ не зависела от варианта эксперимента и примерно соответствовала длительности при обычном стоянии ($F(3, 15)=1.04$, $p=0.41$). Ее мощность при варианте 4 была примерно равна мощности при обычном стоянии, а при вариантах 5 и 6 снижалась, хотя и не достоверно ($F(3, 15)=2.78$, $p=0.08$).

Рассмотрим теперь, что происходит при различных вариантах эксперимента в положении сидя с компонентами изменения поструральной мышечной активности, возникающими после начала движения. При всех вариантах большинство этих компонент сохранялось, как это видно из регистраций, представленных на рис. 37, Б. Так, вторая вспышка активности КОМ, наблюдавшаяся при обычном стоянии у всех обследуемых, сохранялась у всех при варианте 4 и у 5 из 6 обследуемых при вариантах 5 и 6. При этом она начиналась несколько позже чем при стоянии и была немного короче, а ее мощность по сравнению с мощностью при обычном стоянии уменьшалась примерно на 30% при вариантах 4 и 5, и на 60% при варианте 6. Вторая вспышка активности на ДМБ, которая также при обычном стоянии была хорошо выражена у всех обследуемых, сохранялась у 4 при варианте 4, у 3 при варианте 5 и у 1 обследуемого при варианте 6. При этом в тех случаях, когда она сохранялась, ее начало было немного позднее и она была несколько короче и значительно слабее по мощности чем при обычном стоянии. Вспышка активности ПМБ, наблюдавшаяся при обычном стоянии у 5 из 6 обследуемых, сохранялась при вариантах 4 и 5 у всех, а при варианте 6 у 4 обследуемых. При всех вариантах в положении сидя она начиналась заметно позднее, имела примерно такую же длительность, а ее мощность при вариантах 4 и 5 не изменялась или несколько снижалась, а при варианте 6 падала существенно. Вспышка активности КМ, наблюдавшаяся при обычном

стоянии также у 5 из 6 обследуемых, сохранялась при вариантах 4 лишь у 2 обследуемых, при варианте 5 у 3 обследуемых и исчезала у всех при варианте 6. При этом в тех случаях, когда она сохранялась, ее временные параметры были идентичны временным параметрам при обычном стоянии, а мощность заметно снижалась. Наконец вспышка активности ПБМ, наблюдавшаяся при обычном стоянии у 4 из 6 обследуемых, сохранялась при вариантах 4 и 5 у всех, а при варианте 6 у 3 обследуемых. В положении сидя при всех вариантах ее временные параметры были примерно одинаковы. По сравнению с обычным стоянием она начиналась заметно позднее, имела такую же длительность или была несколько короче, а ее мощность у двух обследуемых менялась мало, у двух других обследуемых существенно снижалась.

Для того чтобы продвинуться в понимании взаимодействия систем поддержания вертикальной позы и управления произвольным движением, рассмотрим какие компоненты изменений в постуральных мышцах отражают работу той или иной системы. Мы исходили из предположения, что вряд ли взаимодействие организовано столь просто и нерационально, что система управления произвольными движениями осуществляет контроль активности мышц, реализующих движение, а система регуляции вертикальной позы управляет мышцами, осуществляющими поддержание равновесия. В этом случае согласование работы двух этих систем было бы в значительной степени затруднено, и достаточно хорошо скоординированное движение вряд ли было бы возможно. Если бы это было так, тогда упрощение, а тем более снятие задачи стабилизации и сохранения вертикальной позы приводило бы к исчезновению выраженных, связанных по времени с движениями руки фазических изменений активности постуральных мышц, обслуживающих голеностопные, коленные и тазобедренные суставы. Однако, как показали наши результаты, этого не происходило ни при различных вариантах эксперимента с фиксацией тела стоящего человека, ни даже при различных вариантах эксперимента в положении сидя. Большая часть этих изменений

сохранялась у большинства обследуемых практически при любых вариантах эксперимента. Следовательно, с большой достоверностью можно утверждать, что, по крайней мере, часть фазических изменений активности постуральных мышц планируется и реализуется системой управления движением. 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.

Поскольку система управления движением планирует последовательность мышечной активации автоматически на основе проприоцептивной информации, трудно было ожидать, что все компоненты мышечной активности будут оставаться неизменными, очевидно, что они должны зависеть от исходного состояния мышц – наличия фоновой активности, длины и т.д. Кроме того, как это следует из работы (Попов и др., 1982) сама специфичность поддержания вертикальной позы на порядок снижает порог кинестетического восприятия движения в голеностопном суставе по сравнению с положением сидя. Причем это снижение не

определялось ни наличием фоновой активности мышц, ни давлением на стопы, а действовал, по-видимому, сам фактор необходимости поддержания вертикальной позы. Есть все основания полагать, что и при фиксации тела и особенно в положении сидя порог активации мышц мог быть существенно выше, чем при обычном стоянии. Этим, по-видимому, по крайней мере, частично определяется и сдвиг активности постуральных мышц в более поздние моменты времени и снижение величины этой физической активности в положении сидя.

Какие же изменения в постуральных мышцах можно считать результатом действия системы регуляции позы, а какие – системы управления движением? В дальнейших рассуждениях мы исходили из предположения, что эти две системы управления действует параллельно и в значительной степени независимо. Нам представляется, что достаточно уверенно результатом позного управления можно считать упреждающее вытормаживание исходной фоновой активности КМ. Это следует из того факта, что такое вытормаживание исчезало у большинства обследуемых при любом варианте фиксации тела в положении стоя, когда задача поддержания позы упрощалась. Причем вытормаживание отсутствовало, несмотря на наличие значительной фоновой активности. По-видимому, то же самое можно сказать и об упреждающем вытормаживании активности ДМБ в тех случаях, когда наблюдалась исходная фоновая активность. Однако, поскольку число проб с фоновой активностью ДМБ при обычном стоянии было небольшим, мы можем высказать только предположение.

Ситуация с ранними вспышками ДМБ и КОМ нам представляется более сложной. Наиболее вероятно, что при подъеме руки при обычном стоянии в начальный период обе системы управления параллельно активируют эти мышцы с некоторым временным сдвигом. При этом более ранняя активация осуществляется системой регуляции позы, и она начинается до начала активации ДМ. Мы предположили, что вспышка активности, инициируемая системой управления движением, начинается примерно одновременно с

активацией ДМ, в тот момент, когда вспышка активности, запускаемая системой регуляции позы, еще не кончается. Таким образом, две эти вспышки обычно сливаются в одну. Рассмотрим полученные результаты с позиций такого предположения. Если это предположение верно, то при снятии задачи поддержания вертикальной позы первичные фазы этих вспышек должны исчезнуть и по времени они должны перестать быть упреждающими. И действительно, при любом из вариантов эксперимента в положении сидя первые вспышки активности как ДМБ, так и КОМ перестают быть упреждающими и начинаются либо одновременно, либо несколько позже начала активации ДМ. Существенный сдвиг в сторону уменьшения упреждения ДМБ наблюдается при вариантах фиксации таза в положении стоя, а при наличии фиксации на уровне груди вспышка активности КОМ перестает быть упреждающей. То есть, по-видимому, упрощение задачи стабилизации положения той или иной части тела приводит к снижению необходимости или уменьшению упреждающей позной подготовки в соответствующих мышцах. В некоторых (небольшом числе) регистрациях удается напрямую увидеть разделение этих двух вспышек (рис.39,А). Другим доказательством того, что начало первой фазы активации ДМБ и КОМ отражает работу системы регуляции позы, а не управления движением может быть то, что при коротких временах реакции начала этих вспышек привязаны к сигналу к движению, а не ко времени начала реализации движения. Становятся понятными и регистрации с «ошибочным» выполнением проб, когда обследуемый пытался предугадать момент подачи сигнала к движению. «Ошибочная» активация ДМБ системой поддержания позы приводит к тому, что при выполнении движения вспышка активности в этой мышце возникала вследствие работы системы управления произвольным движением практически одновременно с активацией ДМ (рис. 39,Б).

Что касается более поздних компонент, из которых мы пытались проанализировать вспышки активности на КМ, ПБМ, ПМБ и вторые

вспышки активности на ДМБ и КОМ, то следует отметить, что эти вспышки носили более выраженный индивидуальный характер. Но у тех обследуемых, у которых они наблюдались при обычном стоянии, они, как правило, сохранялись при различных вариантах фиксации в положении стоя, и довольно часто при различных вариантах в положении сидя. Это дает основание, правда с большой степенью осторожности, предположить, что возможно по крайней мере часть этих компонент также управляются системой регуляции движения и планируется скорее всего заранее.

Заключение.

Таким образом, картину взаимодействия двух систем можно представить следующим образом. После поступления инструкции (или команды «внимание») система управления, отвечающая за регуляцию вертикальной позы, планирует подготовительные упреждающие компоненты соответственно ожидаемому возмущению от движения, а после их реализации работает в обычном режиме на основе обратных связей. 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.

5. 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 имеет возможность индивидуализированного управления мышцами, 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, обследуемый 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 осуществляется внезапно другим человеком, то упреждающего изменения активности нет, и наблюдается произвольное движение руки вверх. Движение руки происходит даже в случае, если сам обследуемый вызывает разгрузку не непосредственно, а размыкая цепь электромагнита, которым груз крепится к нагруженной руке. Только после повторения такой разгрузки несколько

десятков раз, обследуемый обучается производить упреждающее изменение мышечной активности, которое соответствует времени и амплитуде разгрузки и в результате которого не наблюдается заметного движения разгружаемой руки (Paulignan et al., 1989). 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.

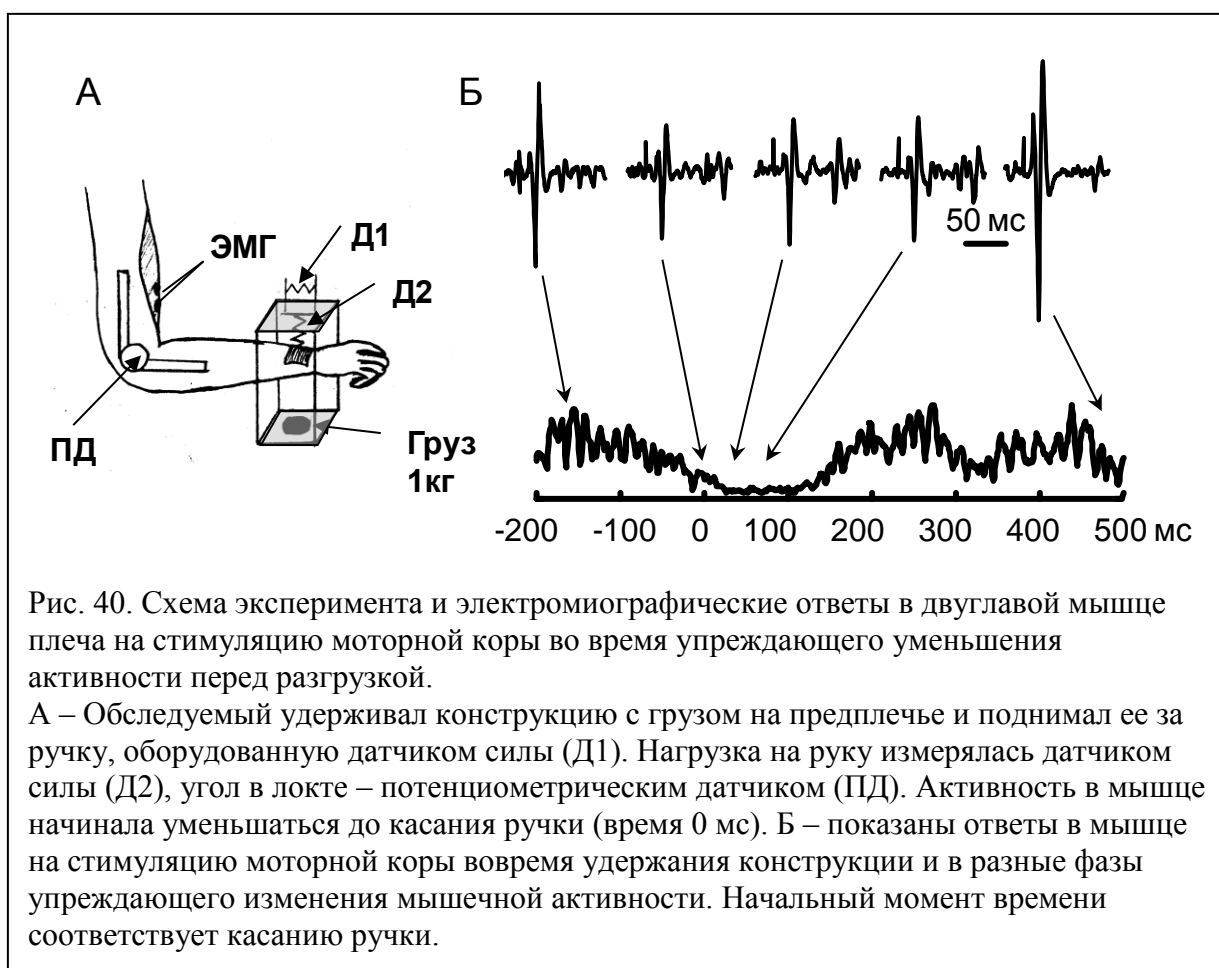
5.1. Корковые влияния на упреждающее изменение мышечной активности при привычной бимануальной разгрузке.

Материалы и методы. На рис. 40,А представлена схема экспериментальной установки. Обследуемый сидел в кресле с закрытыми глазами и должен был удерживать груз весом 1 кг, подвешенный на запястье левой руки. Левая рука была согнута в локте на 90 градусов при горизонтальном положении предплечья, плечо располагалось на специальном упоре так, что для удержания груза было достаточно активности сгибателей локтевого сустава. На верхней части груза была смонтирована ручка, за которую груз можно было поднять указательным и большим пальцем правой руки. Снятие груза производил либо сам обследуемый по звуковому стимулу (активная разгрузка - АКТ), либо экспериментатор при предъявлении зрительного стимула на экране монитора (пассивная разгрузка - ПАСС). При активной разгрузке правая рука обследуемого располагалась около ручки, и он мог по команде поднять груз без зрительного контроля.

Угол в локтевом суставе левой руки измеряли с помощью потенциометра, установленного на локте. Установленный на ручке тензометрический датчик 1 измерял силу сжатия. Тензометрический датчик 2, установленный между грузом и рукой, на которой он висел, измерял

нагрузку на руку. ЭМГ двуглавой мышцы плеча левой руки регистрировали с помощью поверхностных электродов.

Транскраниальную магнитную стимуляцию (ТМС) моторной коры производили с помощью стимулятора фирмы “Schwarzer” (Германия) с магнитной катушкой в виде кольца путем нанесения одиночных импульсов. Величину ВМО двуглавой мышцы плеча на ТМС измеряли как разницу между максимальным и минимальным значением ЭМГ в диапазоне 15-40 мс



после артефакта от нанесения стимула. Перед началом эксперимента место стимуляции подбирали так, что при силе стимуляции в 50% максимально возможной для данного стимулятора (2.4 Тл), ВМО двуглавой мышцы плеча на расслабленной левой руке превышал уровень фоновой активности в 3-5 раз. Для предотвращения изменения места стимуляции во время эксперимента, катушку крепили липкой лентой к резиновой шапочке,

надетой на голову обследуемого.

В эксперименте для запуска магнитного стимулятора использовали сигнал от датчика 1, измеряющего силу сжатия. Этот сигнал пропускали через фильтр низких частот с отсечкой 4 Hz, после чего момент начала сжатия определяли по порогу первой производной силы сжатия. В условиях активной разгрузки стимулы наносили в момент начала сжатия (АКТ-0), через 20 мс (АКТ-20) и 40 мс (АКТ-40) после момента начала сжатия и после окончания разгрузки – через 500 мс после момента начала сжатия (АКТ-500). В условиях пассивной разгрузки момент стимуляции сдвигали от момента начала сжатия на время возникновения реакции на разгрузку. Это время определяли визуально по 5 пробам перед основной серией, и оно составляло примерно 120-150 мс. Устанавливая задержку по времени, стимуляцию при пассивной разгрузке наносили в начале уменьшения ЭМГ бицепса (ПАСС-0), через 20, 40 мс после него (ПАСС-20, ПАСС-40) и после окончания разгрузки (ПАСС-500).

По условию эксперимента правая рука при активной разгрузке захватывала и поднимала груз. Известно, что такая манипуляция сопровождается повышенной активностью в моторной коре левого полушария. Предположительно эта активность через межполушарные связи могла повлиять на величину ВМО в левой руке. Это предположение было исследовано в дополнительном “контралатеральном” тесте (КОНТР), когда ТМС наносили во время стационарного удержания груза левой рукой и подъема другого такого же груза правой. Таким образом, всего было исследовано пять различных условий: активная разгрузка (АКТ), пассивная разгрузка (ПАСС), стационарное удерживание руки с грузом (НАГРУЗ) и без него (РАЗГРУЗ) и контралатеральный тест (КОНТР). Комбинации из указанных 5 условий и 4 подусловий для условий АКТ и ПАСС (с разными задержками 0, 20, 40, 500 мс после начала изменения мышечной активности) производились в псевдослучайном порядке, будучи разбиты на 6 блоков с перерывом для отдыха обследуемого между блоками в течение 5 минут.

Длительность эксперимента составляла 1ч 30 мин.

Уровень фоновой активности двуглавой мышцы плеча правой руки в тестах НАГРУЗ, РАЗГРУЗ, КОНТР измеряли как среднее значение выпрямленной ЭМГ за 50 мс перед стимулом. В тестах, когда активность двуглавой мышцы плеча существенно изменялась в ходе пробы, АКТ и ПАСС, за уровень фоновой активности принимали среднее значение выпрямленной ЭМГ мышцы в интервале 5-15 мс после стимула, когда след от артефакта, связанного со стимулом уже закончился, а ВМО на ТМС еще не появился.

Для сравнения фоновой активности у разных обследуемых в разных условиях эксперимента фоновую активность представляли в процентном выражении, принимая за 100% среднее значение выпрямленной ЭМГ на нагруженной руке.

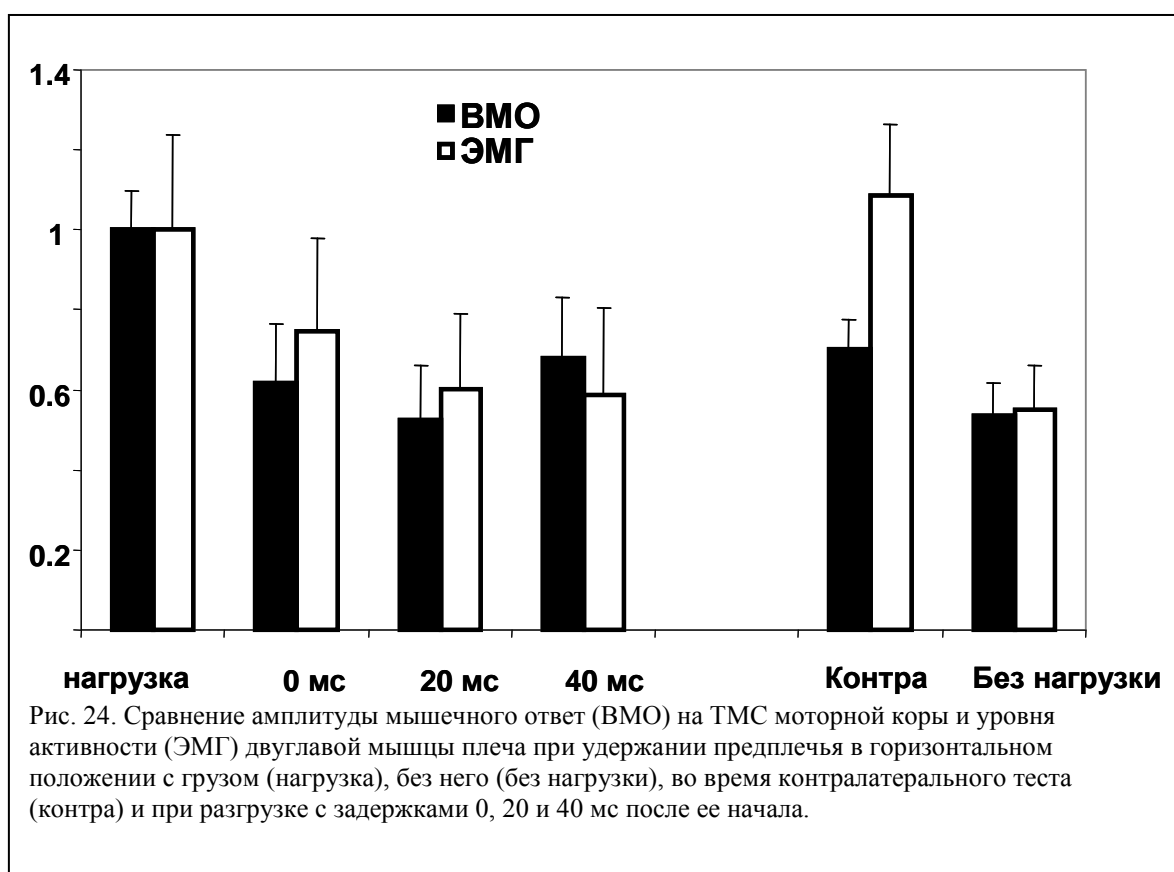
Для сравнения амплитуды ВМО у разных обследуемых в разных условиях эксперимента амплитуду ВМО представляли в процентном выражении, принимая за 100% среднее значение ВМО на нагруженной руке.

Для оценки влияния уровня фоновой ЭМГ на ВМО в условиях НАГРУЗ, РАЗГРУЗ, КОНТР проводили двухфакторный дисперсионный анализ с факторами: параметры ЭМГ (уровень фоновой активности, ВМО) и условия эксперимента (НАГРУЗ, РАЗГРУЗ, КОНТР). Для оценки того, как уровень активности двуглавой мышцы плеча при разгрузке влияет на величину ВМО в этой мышце, проводили однофакторный дисперсионный анализ с фактором – условия эксперимента (АКТ 0, АКТ 20, АКТ 40, АКТ 500, НАГРУЗ). ВМО при активной и пассивной разгрузке сравнивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа: факторы - условия разгрузки (активная, пассивная с разными задержками) и параметры ЭМГ (уровень фоновой активности и амплитуда ВМО). Результаты статистического анализа считались достоверными, если вероятность ошибки заключения была менее 0.05.

Результаты. *Позная преднастройка в мышцах разгружаемой руки при*

бимануальной разгрузке. При активной разгрузке уменьшение активности двуглавой мышцы плеча разгружаемой руки возникало за 20-50 мс до касания ручки разгружающей рукой, в то время как уменьшение нагрузки на руку начиналось через 20-50 мс после начала захвата ручки. Изменения же в положении руки обнаруживались не ранее, чем через 80-120 мс. Таким образом, при активной разгрузке уменьшение напряжения в мышце до начала реальной разгрузки руки приводило к тому, что рука после разгрузки сохраняла свое положение. Пониженная активность двуглавой мышцы плеча сохранялась в течение 100-200 мс после начала разгрузки, а затем происходило восстановление ЭМГ.

При пассивной разгрузке уменьшение ЭМГ бицепса происходило через



100-150 мс после начала подъема груза в ответ на уменьшение нагрузки. Пониженная активность в двуглавой мышце плеча сохранялась в течение 200-300 мс, после чего уровень активности в этой мышце восстанавливался.

ВМО возникал в двуглавой мышце плеча с латентным периодом 16-18 мс (рис. 40,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. Очевидно, что удержание груза связано с произвольным контролем мышечной активности в мышцах, удерживающих предплечье в необходимом положении. Заметим, что фоновая мышечная активность на нагруженной руке соответствовала мышечной активности перед началом разгрузки, а уровень активности мышцы в руке без нагрузки соответствовал уровню активности после снятия груза. 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 ($51 \pm 15\%$) (рис. 41). Статистический анализ отношения амплитуды вызванного ответа и фоновой активности в стационарных условиях не показал достоверных различий этого параметра при нагруженной и ненагруженной руке (Anova, $P > 0.05$). Таким образом, величина ВМО на ТМС в стационарных условиях изменялась в той же степени, что и уровень фоновой мышечной активности.

Анализ величины ВМО на ТМС в контралатеральном тесте показал, что в этом условии ответ уменьшился по сравнению со ответом при стационарном удержании груза на $30 \pm 13\%$ (Т-тест, $P < 0.05$). Заметим, что модуляции фоновой активности стимулируемой мышцы при этом не было, и уровень активности двуглавой мышцы плеча соответствовал уровню при стационарном удержании груза (рис. 41). Таким образом, контралатеральная манипуляция в виде подъема аналогичного груза приводила к уменьшению ответа по сравнению со стационарным удержанием груза, несмотря на то, что уровень фоновой активности в обоих условиях был одинаковым. Такой результат указывает на то, что уровень мышечной активности при удержании определяется не только прямыми кортикоспинальными влияниями, но и влияниями через другие супраспинальные структуры, прежде всего,

базальные ганглии, педункуло-понтинное ядро и мозжечок с выходом через ретикулоспинальную систему и руброспинальный тракт.

ВМО на ТМС моторной коры в условиях активной разгрузки. По сравнению со стационарным удержанием груза уменьшение ВМО происходило как при нанесении стимула в момент захвата ручки, так и через 20 и 40 мс после него. Анализ усредненных данных показал, что при захвате ручки ВМО уменьшался до $57 \pm 27\%$ по сравнению со стационарным удержанием груза. Уменьшение ВМО при приложении стимулов через 20 мс и 40 мс после момента захвата ручки составляло $50 \pm 32\%$ и до $63 \pm 33\%$, соответственно (рис. 41). Анализ усредненных данных показал, что уровень фоновой активности в эти моменты составлял $64 \pm 34\%$, $55 \pm 31\%$, $55 \pm 33\%$ от уровня фоновой активности при стационарно нагруженной руке. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что ВМО и фоновая ЭМГ достоверно изменялись в данных условиях ($p < 0.05$, $F(3, 27) = 8.23$). Post-hoc анализ выявил, что при стимуляции в моменты выраженного торможения ЭМГ-активности (АКТ-0, АКТ-20, АКТ-40) амплитуда ВМО была меньше, чем при стимуляции на нагруженной руке (Tukey test, $P < 0.05$). Взаимодействие двух факторов в проведенном дисперсионном анализе не было значимым ($F(3, 27) = 2.28$, $p > 0.10$), поэтому нет оснований для предположения о том, что ВМО и фоновая ЭМГ в этих условиях изменялась по-разному. При активной разгрузке активность двуглавой мышцы плеча значительно изменялась, поэтому были проведены дополнительные статистические тесты над параметром - отношение амплитуды ВМО к величине текущей фоновой активности. Этот анализ также не обнаружил достоверных различий в разных условиях эксперимента ($P > 0.31$, $F(4, 28) = 1.23$). Наблюдалась тенденция к увеличению отношения ВМО/фоновая активность при стимуляции, нанесенной через 40 мс после сжатия на 37%. Но это увеличение не было достоверным (Т-тест $P > 0.29$) и, вероятно, оно было связано с сильным вытормаживанием активности в мышце через 40 мс после момента начала сжатия.

ВМО на ТМС в условиях пассивной разгрузки. При пассивной разгрузке величина ВМО в двуглавой мышце плеча также уменьшалась при уменьшении активности мышцы. В условиях ПАСС-0, ПАСС-20, ПАСС-40 ВМО составлял $42\pm 37\%$, $60\pm 33\%$, $68\pm 39\%$, от ВМО при стационарном удержании груза, соответственно. Двухфакторный дисперсионный анализ данных показал, что различия между изменениями ВМО и фоновой активностью при активной и пассивной разгрузке были недостоверны (Anova, $p > 0.52$, $F(1,3) = .48$). Таким образом, ВМО изменялся при активной и пассивной разгрузках схожим образом.

Таким образом, при бимануальной разгрузке, часто используемой в повседневной жизни, 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. Параллельное снижение ВМО и активности в мышце может быть объяснено снижением возбудимости моторной коры, которая определяет уровень активности мышц. Другое объяснение состоит в том, что мышечная активность при удерживании груза в основном определяется базальными ганглиями. Тогда изменения возбудимости спинальных мотонейронов могут быть результатом изменения активности базальных ганглиев без изменения активности моторной коры. В этом случае снижение ТМС ответа может полностью определяться снижением сегментарной возбудимости мотонейронов.

Полученные результаты не дают возможности принять то или другое предположение. Для решения вопроса о путях реализации влияний моторной коры на позднюю подготовку к движению необходимы дополнительные эксперименты. В связи с этим следует сказать, что реакция стабилизации предплечья при активной разгрузке формируется в раннем онтогенезе (Schmitz et al., 1999), так же как стояние и ходьба и является, таким образом, естественной координацией. Согласно ряду данных (Massion et al., 1999, Ioffe et al., 2002), эта естественная координация специфически не нарушена у

больных с поражениями моторной коры и пирамидной системы, в противоположность непривычной, специально выработанной координации, в которой разгрузка осуществляется при подъеме другой рукой другого эквивалентного груза и позная преднастройка, приводящая к стабилизации позной руки, возникает лишь после обучения (Paulignan et al., 1989). В такой выученной координации позная преднастройка (торможение сгибателей позной руки перед разгрузкой) специфически нарушена у больных с поражениями кортикоспинальной системы и гораздо меньше – при поражениях базальных ганглиев или других структур мозга (Massion et al., 1999, Ioffe et al., 2002). Целью следующей серии экспериментов было исследование возбудимости моторной коры с помощью ТМС при формировании упреждающего торможения во время выученной координации разгрузки.

5.2. Корковые влияния на упреждающее изменение мышечной активности во время формирования нового двигательного навыка при необычной бимануальной разгрузке.

Материалы и методы. В экспериментах принимали участие 10 праворуких обследуемых (8 мужчин и 2 женщины) в возрасте 35-55 лет, не имеющих в анамнезе неврологических заболеваний. Исследование проводилось в соответствии с этическими правилами, утвержденными Всемирной медицинской ассоциацией (Хельсинкская декларация). Все обследуемые были информированы о процедуре исследований и дали согласие на участие в эксперименте.

Обследуемые сидели в удобной позе на жестком кресле. Для разгрузки предплечья кресло было оснащено специальными упорами. Правое плечо с помощью ремня крепили к упору чуть выше локтя. В этом положении угол между плечом и вертикалью составлял около 20 град., предплечья обеих рук располагались горизонтально, кисть полупронирована. Известно, что обучение идет быстрее, если доминантная рука выполняет позную задачу (Diedrichsen et al., 2005). Поэтому в нашем эксперименте правая, доминантная для обследуемых, рука, была всегда позной или разгружаемой. На запястье правой руки была подвешена специальная конструкция, к которой снизу с помощью электромагнита крепился груз весом 1 кг. Разгрузку правой руки инициировало движение предплечья левой руки: по звуковому сигналу обследуемый должен был как можно быстрее согнуть левую руку в локте с амплитудой около 10 см. При этом к предплечью был жестко прикреплен груз 1 кг, и исходное положение предплечья было горизонтальным. Когда давление левой руки на подставку уменьшалось вдвое, цепь размыкалась, электромагнит выключался и груз, подвешенный на правой руке, падал, разгружая ее с задержкой около 15 мс (время срабатывания электромагнита). Обследуемого просили поддерживать

предплечье правой (позной) руки горизонтально в течение всего эксперимента. Движения предплечий происходили в вертикальной парасагиттальной плоскости.

Регистрировали угол в локтевом суставе правой руки потенциометрическим датчиком, установленном на локте и нагрузку на правую руку с помощью тензометрического датчика. Электромиографическую активность (ЭМГ) двуглавой (ДМП) и трехглавой (ТМП) мышц плеча правой руки регистрировали с помощью поверхностных электродов.

Транскраниальную магнитную стимуляцию (ТМС) моторной коры производили одиночными импульсами с помощью стимулятора “Mags-1” фирмы “Schwarzer” (Германия) с магнитной катушкой в виде кольца (внутренний диаметр кольца - 9 см, внешний - 12.1 см). Катушку располагали слева вблизи вертекса в области коркового представительства ДМП правой руки при слабом напряжении этой мышцы. ВМО в ДМП в этом положении в 3-5 раз превышал уровень фоновой активности мышцы при силе стимула 40-50% от максимально возможной для данного стимулятора (2.4 Тл). Для предотвращения смещения места стимуляции во время эксперимента катушку крепили липкой лентой к резиновой шапке, надетой на голову обследуемого. Для запуска магнитного стимулятора использовали сигнал на размыкание электромагнита. Во время стимуляции обследуемые не испытывали никаких болезненных или неприятных ощущений. Возникало лишь ощущение непроизвольного сокращения мышцы, сходное с таковым при стимуляции нерва.

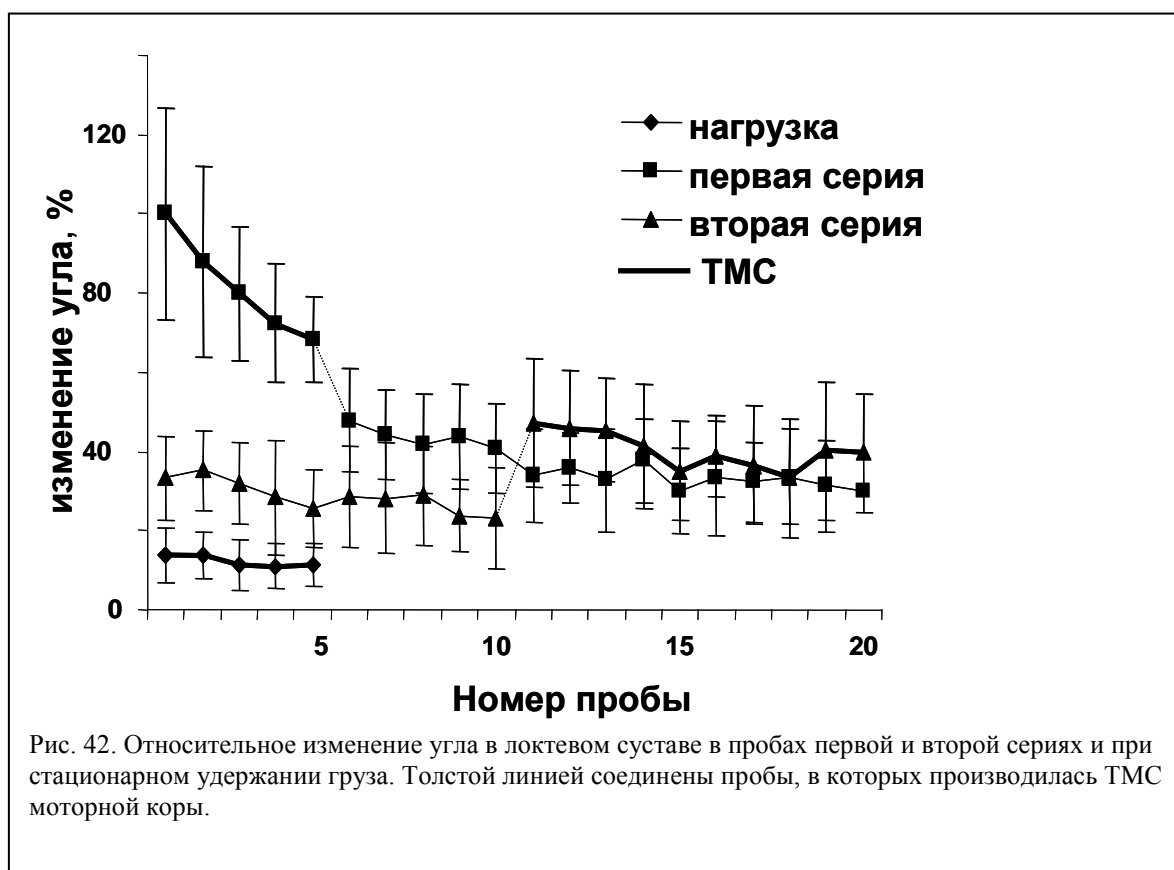
Процедура обучения состояла из 60 проб, разделенных на три экспериментальные серии по 20 проб каждая (ОБУЧ1, ОБУЧ2 и ОБУЧ3). ТМС наносили в первых 5 пробах первой серии и последних 10 пробах третьей серии. Между сериями обследуемый отдыхал 3-4 мин. Для контроля неизменности положения катушки на голове обследуемого в начале и конце

эксперимента регистрировали ВМО в нагруженной одним килограммом правой руке (НАГРУЗ). Заметим здесь, что неизменность положения катушки, так же как и положения руки, подтвердил тот факт, что разница между фоновой активностью мышцы при стационарной нагрузке, так же как и между величинами ВМО, полученных при этом до и после обучения, была недостоверна ($p=0.7$). Кроме того, поскольку в данном эксперименте левая рука поднимала груз, то, предполагая, что подъем груза левой рукой сам по себе сопровождается повышенной активностью в правой моторной коре и через межполушарные связи может влиять на величину ВМО в мышцах правой руки, дополнительно проводили так называемый контралатеральный тест (КОНТР). В нем при подъеме груза левой рукой разгрузки правой руки не происходило. Тест КОНТР проводили дважды: 5 раз с ТМС до обучения, и 10 раз после (ТМС наносили в 5 последних пробах). Длительность всего эксперимента составляла около 40 минут, в течение которых обследуемые получали 40 ТМС-стимулов.

Электромиографические и механографические сигналы оцифровывали с частотой 1000 и 20 Гц соответственно и вводили в компьютер для последующей обработки. Величину ВМО на ТМС 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 и сглаженной ЭМГ в интервале 5-20 мс до нанесения стимула (ФОН 2). Для оценки степени торможения, упреждающего разгрузку, значение ЭМГ в интервале 5-20 мс до нанесения стимула сравнивали с таковым в период 400-900мс до нанесения стимула (ФОН 1). Для сравнения фоновой активности и амплитуды ВМО у разных обследуемых в разных сериях фоновую активность и амплитуду ВМО представляли в процентном выражении. Амплитуду движения в локтевом суставе вычисляли как разницу между средним значением показаний гониометрического датчика за время 100 мс до момента разгрузки и за такой же период времени после окончания разгрузки.

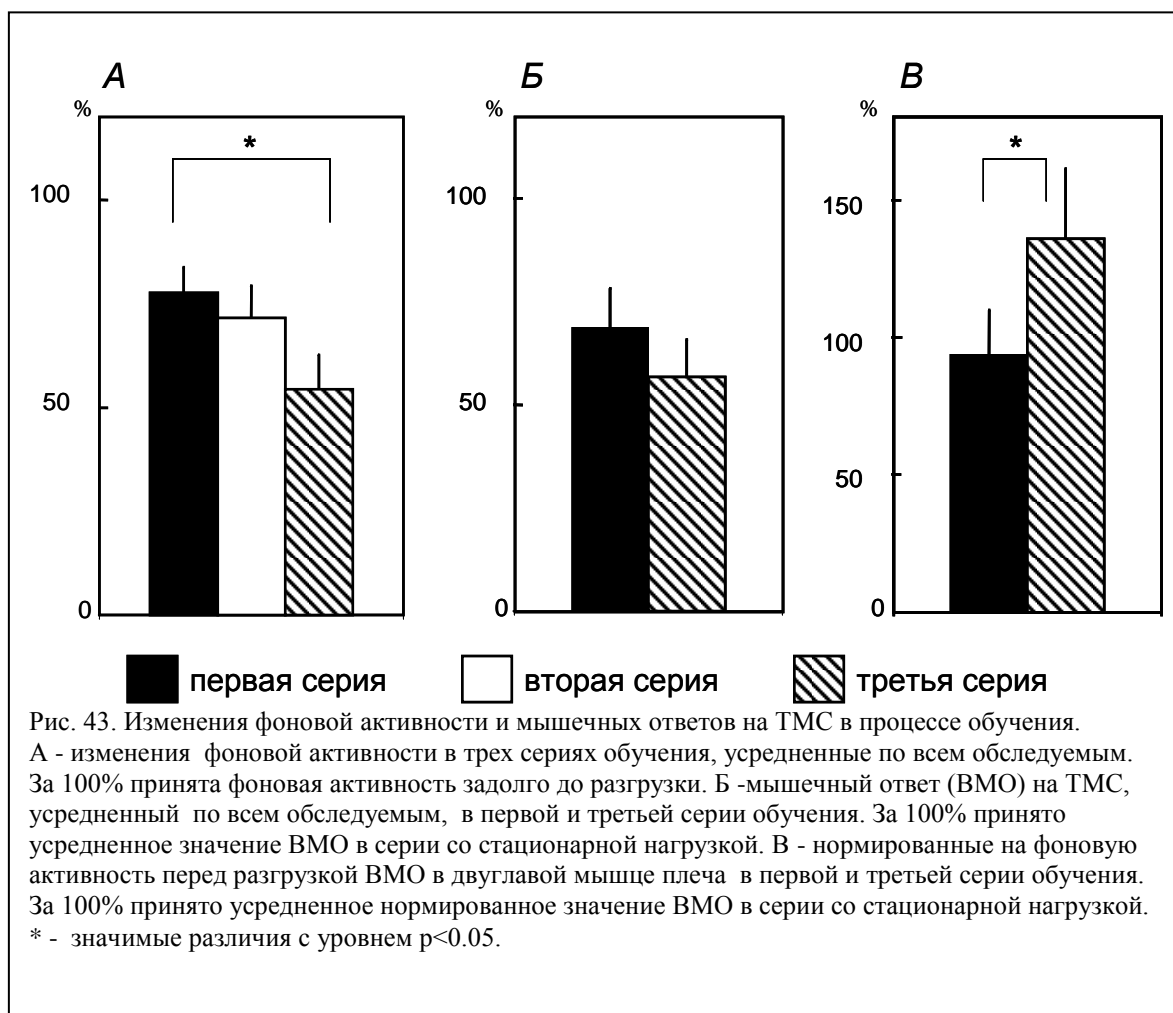
Для оценки степени изменения амплитуды движения предплечья и активности двуглавой мышцы плеча в процессе обучения проводили однофакторный дисперсионный анализ ANOVA с фактором - номер серии обучения (ОБУЧ1, ОБУЧ2, ОБУЧ3). ВМО в начале и в конце обучения (серии ОБУЧ1 и ОБУЧ3) сравнивали с помощью t-теста. Результаты статистического анализа считались достоверными, если вероятность ошибки была менее 0.05.

Результаты. При обучении упреждающему уменьшению мышечной активности во время необычной разгрузки в начале обучения амплитуда локтевого сгибания правой руки составляла в среднем для всех обследуемых 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 (ANOVA, $F(2,18)=21.44$, $p<0.05$). Изменение движения в локте, усредненные по всем обследуемым, представлены на рис. 42. Видно, что самое значительное уменьшение движения при разгрузке наблюдаются в первых пробах. Общее

снижение углового движения было 66% в первой серии и всего 19% - в третьей. Движение в локте из-за ТМС (различие между 5 и 6 пробами первой серии и 10 и 11 пробами третьей серии) не различалось в обучающих сериях и в серии с постоянной нагрузкой.

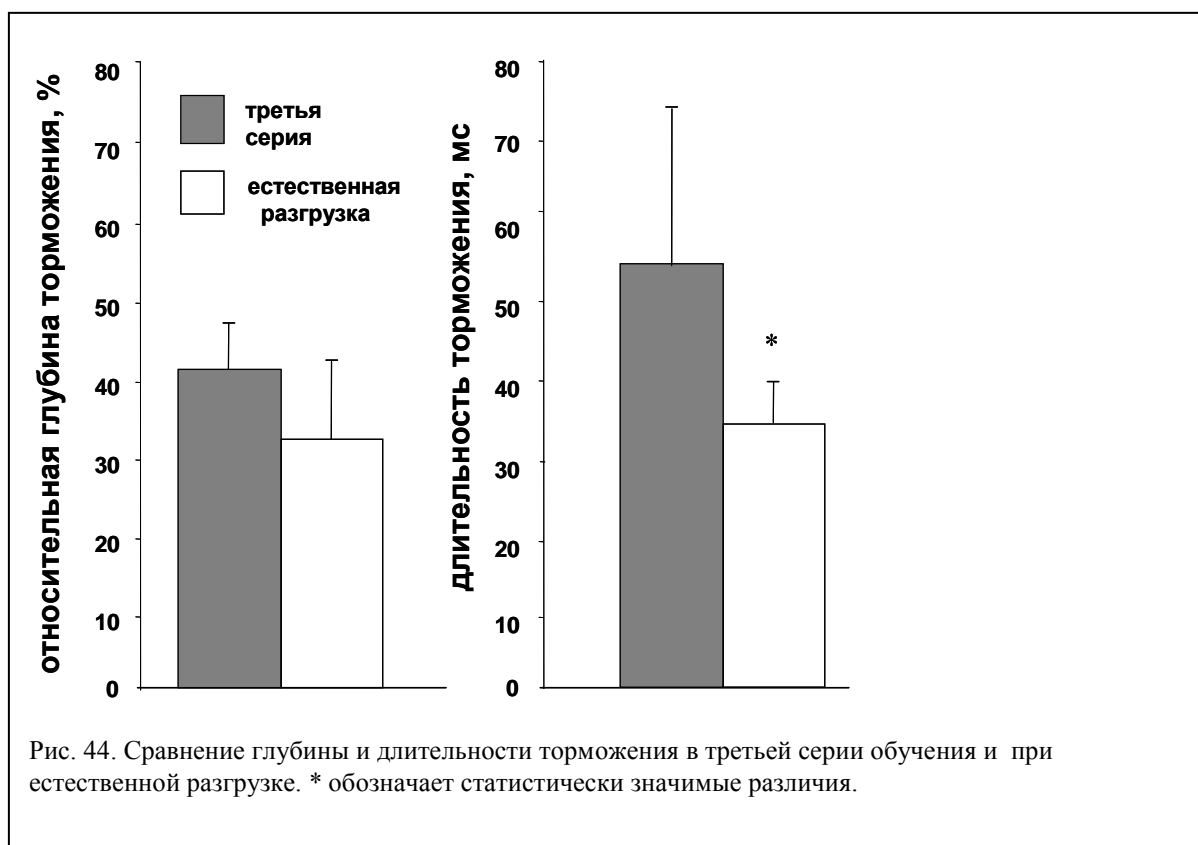


Постепенное уменьшение амплитуды сгибания в процессе обучения сопровождалось изменением упреждающей мышечной активности в двуглавой мышце плеча. В первой пробе первой серии ФОН2 существенно не отличался от ФОН1, однако уже в течение первой серии он уменьшался и в среднем по всей серии составлял $76 \pm 25\%$ от ФОН1. При выполнении последующих проб ФОН2 достоверно уменьшался до 72 ± 25 и $55 \pm 19\%$ во второй и третьей сериях, соответственно (ANOVA, $F(2,18)=7.00$, $p < 0.05$, рис. 43,А). Сравнение торможения мышечной активности при обычной и

необычной разгрузках показало, что в третьей серии обучения его глубина примерно соответствовала торможению, наблюдаемому при естественной разгрузке ($p>0.14$, Т-тест). При этом начало торможения мышечной активности не было хорошо синхронизировано с моментом разгрузки и имело большую длительность ($p<0.05$, Т-тест, Рис.44).

В антагонисте двуглавой мышцы - трехглавой мышце плеча текущая мышечная активность перед разгрузкой существенно не изменялась. В целом по всем обследуемым ее изменение составляло менее 10% от фона и было недостоверным.

До обучения в тесте КОНТР у некоторых обследуемых наблюдалось



возрастание мышечной активности в правой руке (ФОН2) на 40-50% от ФОН1. Усредненное по всем обследуемым, это увеличение составляло 19% и не было достоверным ($p=0.13$). При этом усредненный по всем пробам ВМО в тесте КОНТР до обучения составлял 83% от ВМО в условии НАГРУЗ, но

это уменьшение также не было достоверным ($p=0.27$).

После обучения в тесте КОНТР наблюдалось некоторое уменьшение мышечной активности в правой руке (ФОН2). Усредненный по всем обследуемым ФОН2 в тесте КОНТР составлял $86\pm 21\%$ от ФОН1 и это изменение не было статистически значимым. Вместе с тем ФОН2 в тесте КОНТР после обучения стал достоверно меньше ФОН2 в тесте КОНТР до обучения. ВМО в тесте КОНТР после обучения составлял $76\pm 28\%$ от ВМО в тесте НАГРУЗ ($p<0.05$). ВМО до и после обучения существенно не различались ($p=0.6$), однако отношение ВМО/ФОН2 после обучения уменьшилось ($p=0.058$). ВМО в тесте НАГРУЗ после обучения составлял 94% от ВМО в тесте НАГРУЗ до обучения и это изменение не было достоверным ($p=0.70$).

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.

Заключение.

Сравнение ответов в двуглавой мышце плеча не ТМС моторной коры во время уменьшения мышечной активности перед разгрузкой время привычного движения и во время необычной разгрузки показало, что при необычной разгрузке вызванные ТМС ответы и мышечная активность изменяются по-разному. Во время привычного движения мышечная активность и вызванные ТМС ответы уменьшались параллельно, а при

необычном движении уменьшение мышечной активности происходило в большей степени, чем уменьшение вызванных ответов. Хорошо известно, что активность в моторной коре увеличивается при обучении новому движению (Иоффе 1991). Во второй серии наших экспериментов происходило формирование упреждающего изменения мышечной активности перед произвольным движением. Таким образом, происходило не столько обучение новому двигательному навыку, сколько формирование предшествующего этому движению изменения мышечной активности, которое противодействует возмущению, вызванному произвольным движением. Заметим, что такое изменение мышечной активности в привычных движениях осуществляется автоматически и не требует специального участия моторной коры. На это указывают результаты изменения корковых влияний во время привычной бимануальной разгрузки. Однако, формирование такой активности при необычном способе разгрузки происходит при участии моторной коры. Такой результат согласуется с результатами, полученными на собаках, показывающими, что увеличение рефлекторного ответа на электрическую стимуляцию нерва перед выработанным произвольным движением сохраняется после перерезки бульбарных пирамид (Иоффе 1991). По-видимому, такой результат означает, что формирование координации произвольного движения и упреждающего изменения мышечной активности происходит при участии пирамидных влияний, а затем может активироваться и без них. Это означает, что корковые влияния не играют существенной роли при предварительной настройке во время выполнения хорошо заученных движений, а необходимы для выработки подготовки перед новым необычным движением. С этой точки зрения интерпретация результатов наших экспериментов состоит в том, что привычная разгрузка сопровождается стандартным упреждающим изменением мышечной активности в позной руке и происходит без дополнительной активации моторной коры. Однако при новом непривычном движении упреждающая активность постоянно корректируется с учетом

результатов предыдущей пробы. Таким образом, выработка упреждающей активности при новой необычной разгрузке происходит при повышенной активности моторной коры. Таким образом, активность в моторной коре при выполнении движения, последствия которого не совсем предсказуемы, оказывается выше по сравнению с движением, вызывающим предсказуемые последствия. В исследовании по произвольному управлению позой было показано, что в обучении произвольному контролю позы участвуют как нигро-спинальная, так и кортикоспинальная система (Иоффе и др., 2003). Можно предположить, что стандартные позные компоненты, сопровождающие выполнение привычного движения, активируются через нигро-спинальную систему. При выполнении непривычного движения, приводящего к непрогнозируемым позным возмущениям, формирование позных компонент происходит при участии моторной коры. Для проверки такого предположения в следующей серии экспериментов были исследованы корковые влияния во время позных настроек в мышцах пальцев, удерживающих предмет, при движении всей 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. Например, при быстром подъеме руки стоящим человеком до начала движения руки наблюдаются изменения активности мышц ног, действие которых уменьшает возмущения позы, связанные с подъемом руки (Беленький и др., 1967). Упреждающая активность в мышцах проявляется не только при выполнении произвольного движения, связанного с перемещением больших масс (подъем руки, вставание на носки) (Липшиц и др., 1982, Nardone and Schieppati, 1988), но и при выполнении небольших движений, не связанных с перемещением массивных частей тела, но приводящих к существенному взаимодействию с внешними объектами (Aruin and Latash, 1995, Aruin et al., 2001). 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.

Во второй серии исследовали зависимость упреждающих изменений в зависимости от наличия предварительной информации о массе падающего груза. Во всех случаях упреждающие изменения активностей мышц программируются заранее на основании предыдущего опыта и текущей информации. Источником подобной информации могут быть любые

афферентные системы. Так, если обследуемый сам отпускал груз, сила сжатия начинала увеличиваться примерно за 200 мс до контакта груза с платформой, и это время не зависело от массы падающего груза, но величина, до которой возрастала сила сжатия перед ударом, увеличивалась с увеличением массы груза (Johansson and Westling, 1988b). Таким образом, проприоцептивной информации о весе падающего груза было достаточно для правильной настройки силы сжатия. Кроме того, в опытах, когда вес предметов одного размера, но разной массы обозначался сенсорными сигналами разной модальности (разный вес соответствовал разному цвету или разной звуковой тональности) сила сжатия при подъеме предмета после нескольких проб начинала соответствовать реальному весу предмета (Ameli et al., 2008). Однако, при подъеме предметов одинакового веса, но разного размера сила сжатия настраивалась неправильно – при подъеме большего по размерам предмета прикладывалась большая сила сжатия (Gordon et al., 1991). Таким образом, в этом случае на основе субъективного иллюзорного восприятия зависимости веса от размера сила сжатия настраивалась неправильно, что указывает на роль сознания в программировании упреждающей активности мышц. С другой стороны, при быстром подъеме руки с неизвестным грузом в вертикальной позе вербальная информация о массе груза не могла быть использована для адекватного планирования упреждающей активности мышц, для этого требовалась проприоцептивная информация (глава 4.1). Во второй серии планировалось проверить достаточно ли вербальной информации о массе груза для правильной настройки силы сжатия при падении груза в чашку, а также определить какая сила сжатия будет развиваться при отсутствии информации о массе падающего груза.

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

6.1. Зависимость упреждающих изменений активности мышц руки и силы сжатия от высоты падения при ловле 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. 45А). Расстояние между пальцами составляло 40 мм. В скобу были встроены тензометрические датчики, позволяющие измерять силу сжатия и вертикальную нагрузку. Коромысло не было уравновешено, поэтому для его удержания в горизонтальном положении требовалось усилие 5-7 Н. На коромысле была установлена чашка, дно которой было покрыто пластилином для предотвращения отскока груза после удара. 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 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

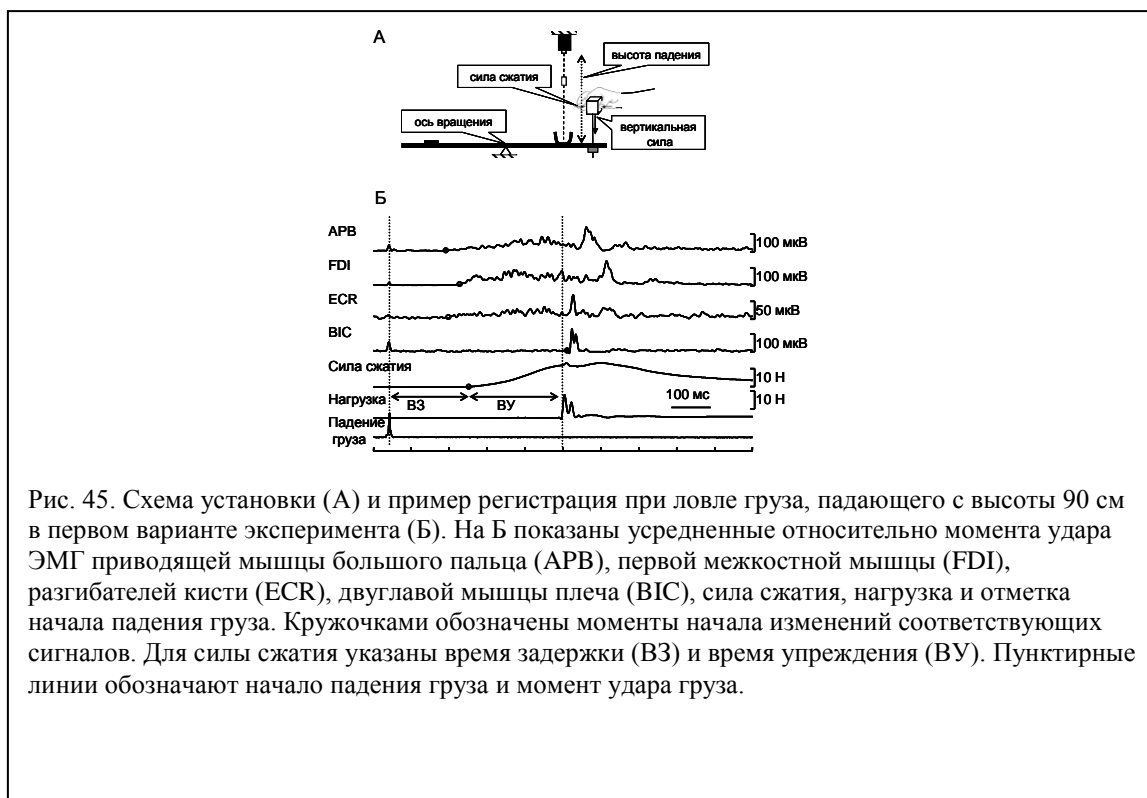


Рис. 45. Схема установки (А) и пример регистрация при ловле груза, падающего с высоты 90 см в первом варианте эксперимента (Б). На Б показаны усредненные относительно момента удара ЭМГ приводящей мышцы большого пальца (APB), первой межкостной мышцы (FDI), разгибателей кисти (ECR), двуглавой мышцы плеча (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.

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 bravies – APB), первой межкостной мышцы (first digit interouseus – 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.45Б). 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 силы после удара и стационарный уровень силы через 2 с после удара.

Значения параметров каждого обследуемого использовали для проведения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), фактором анализа была высота, с которой падал груз (3 уровня – 30, 50, 70 см). Для анализа различий между вариантами эксперимента проводили двухфакторный анализ, в котором вторым фактором был вариант эксперимента. В качестве post-hoc анализа использовался Тьюки тест. Уровень статистической значимости для принятия различий был установлен 0.05.

Результаты. Сила сжатия, с которой обследуемый удерживал чашку до начала падения груза, была одинаковой для проб с разной высотой падения груза, но немного различалась в зависимости от варианта эксперимента (Табл. 11). В варианте 3 сила начальная сила сжатия была немного больше, чем сила сжатия в варианте 2 (Табл. 11). По-видимому, такое различие было связано с ожиданием внезапного удара в варианте 3, и с полностью предсказуемой ситуацией в варианте 2. При этом статистически достоверно начальная сила сжатия была больше только при сравнении проб с падением груза в варианте 3 с высоты 70 см с падением груза с любой высоты в

варианте 2 ($p < 0.05$, post-hoc Тьюки тест).

В первом варианте эксперимента обследуемый видел начало падения груза. Увеличение силы сжатия начиналось до удара, через 130-150 мс после начала падения груза (рис. 45Б), 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 (Рис. 46А, 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 (Рис. 46А, 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 (рис. 46В, $F(2, 16)=236.39$, $p < 0.0001$). 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, рис. 46Б). При падении с высоты 70, 90 и 105 см ВЗ достоверно возрастало с увеличением высоты падения ($F(2, 10)=18.48$, $p < 0.0005$, рис. 46Б). 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 ($F(2, 10)=1.17$, $p = 0.35$, рис. 46Г). 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. Хотя он не

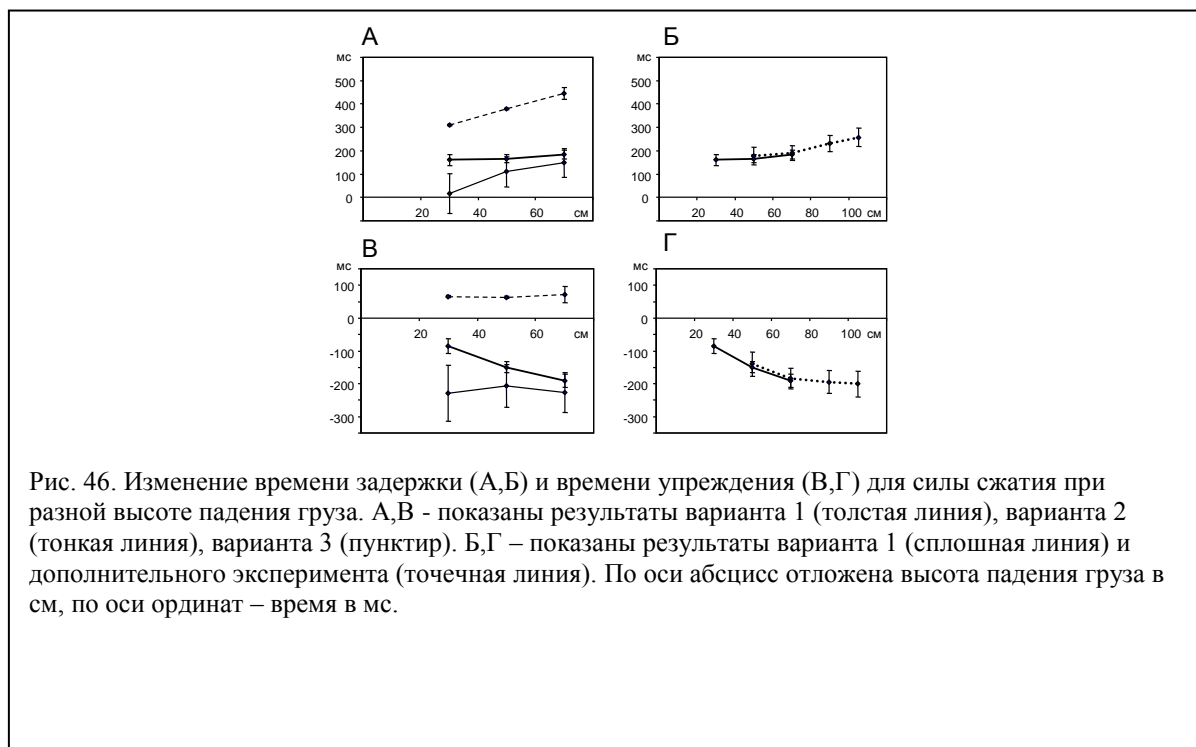
Таблица 11. Сила сжатия в разные моменты проб при падении груза с разной высоты в разных вариантах эксперимента и результат дисперсионного анализа. Представлена сила сжатия в Н и результат однофакторного дисперсионного анализа для разных высот падения груза.

		Высота падения груза			
		30 см	50 см	70 см	
Вариант эксперимента	Момент измерения	Сила сжатия, Н			Результат ANOVA
вариант1	до падения	6.61±2.72	6.04±2.60	6.03±3.03	F(2,16)=0.89, p=0.43
	момент удара	11.23±4.16	14.58±4.70	17.11±4.87	F(2,16)=12.97, p=0.001
	после удара	7.93±2.99	7.09±2.98	7.47±4.01	F(2, 16) =0.57, p=0.58
вариант2	до падения	5.60±2.00	5.54±2.74	5.80±2.76	F(2, 16)=0.18, p=0.83
	момент удара	12.82±5.59	14.65±4.69	17.05±4.93	F(2,16)=10.27, p=0.002
	после удара	7.05±1.99	6.99±2.67	7.45±2.66	F(2,16)=0.29, p=0.75
вариант3	до падения	7.14±2.13	7.00±1.78	7.61±2.29	F(2,16)=0.52, p=0.61
	в момент максимальной силы после удара	14.24±3.46	16.29±4.29	16.43±1.93	F(2,16)=1.46, p=0.26
	после удара	8.21±2.27	8.34±2.51	8.35±2.01	F(2,16)=0.02, p=0.99

видел движение груза, однако из предварительных проб мог оценить длительность падения груза и подготовиться к ожидаемому удару. Действительно, в этом варианте обследуемый почти всегда удерживал чашку после удара. На рис. 46А видно, что ВЗ увеличения силы сжатия возрастало с увеличением высоты падения груза ($F(2, 16)=15.72$, $p<0.0002$, рис.46А), но ВУ увеличения силы сжатия не зависело от высоты падения груза (Рис. 46В, Табл. 12, $F(2, 16)=0.52$, $p=0.60$). Таким образом, увеличение силы сжатия было привязано к моменту удара. При падении груза с высоты 30 см увеличение силы сжатия иногда начиналось до того, как обследуемый размыкал цепь электромагнита, удерживающего груз.

Поскольку во втором варианте эксперимента увеличение силы сжатия

происходило на основании прогнозирования момента удара груза, можно предположить, что и в варианте 1 при ловле груза, падающего с больших высот, увеличение силы сжатия также происходит на основании прогноза о



времени удара груза. Такое заключение поддерживается сравнением ВУ увеличения силы сжатия при высоте падения груза 70 см в вариантах 1 и 2 основного эксперимента. Различие ВУ в вариантах 1 и 2 становилось недостоверным ($p > 0.083$, Рис. 46В). 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 вариантах 1 и 2 сила сжатия к моменту удара увеличивалась. При этом, чем больше была высота, с которой падал груз, тем больше была сила сжатия к моменту удара (Табл. 11). Достоверные различия в силе сжатия были только при сравнении проб с падением груза с высоты 30 см и 70 см (post-hoc Тьюки тест $p < 0.05$), различия силы сжатия в пробах с высотой падения 50 и 70 см были недостоверны. Различия силы сжатия к моменту удара между пробами с разной высотой падения груза в вариантах 1 и 2 были недостоверны ($F(2, 16) = 1.08$, $p = 0.36$).

В третьем варианте эксперимента обследуемый не видел ни начало падения груза, ни его движения. Время начала увеличения силы сжатия

Таблица 12. Время начала упреждающего увеличения активности в мышцах и силы сжатия перед ударом

Вариант эксперимента	Время упреждения измерено для	Высота падения груза		
		30 см	50 см	70 см
Вариант1	APB	-108±33	-185±35	-239±24
	FDI	-110±28	-190±16	-226±21
	ECR	-95±51	-187±22	-207±42
	BIC	23±5	25±5	26±3
	Сила сжатия	-85±23	-150±17	-191±19
Вариант2	APB	-283±121	-240±70	-268±74
	FDI	-266±90	-260±90	-273±91
	ECR	-237±113	-218±91	-241±111
	BIC	25±5	25±5	25±4
	Сила сжатия	-229±84	-206±65	-227±61
Вариант3	APB	48±8	47±8	39±14
	FDI	46±9	38±8	39±11
	ECR	29±12	24±3	26±12
	BIC	25±6	27±3	27±3
	Сила сжатия	65±4	63±3	71±24

увеличивалось пропорционально увеличению высоты (Рис. 46А), а из рис. 46В видно, что изменение силы сжатия происходило после удара груза, как реакция на этот удар (Табл.11). При этом время реакции не зависело от высоты падения. Заметим, что в этом случае обследуемый часто не был способен быстро увеличить силу сжатия, особенно когда высота падения была большой, и не мог удержать чашку после удара. Поскольку в варианте 3 эксперимента обследуемый не знал времени начала движения груза, то сила сжатия к моменту удара увеличивалась всего на 0.2-0.6 Н и это изменение не было достоверным ($F(2, 16)=1.1415, p=0.34$). В тех пробах, когда обследуемый удерживал чашку после удара, максимальная сила сжатия не зависела от того с какой высоты падал груз и составляла около 15 Н (Табл. 11).

Дисперсионный анализ показал, что сила сжатия, которая развивалась к моменту удара в вариантах 1 и 2, достоверно не отличалась от максимальной

силы в варианте 3 ($F(4, 32)=1.65$, $p=0.19$). Таким образом, к моменту удара упреждающее увеличение силы сжатия в вариантах 1 и 2 было достаточно для удержания чаши при ударе.

Через 2 с после удара груза сила сжатия возвращалась на стационарный уровень, который превышал уровень силы перед началом падения груза, однако, это увеличение достигало уровня статистической значимости только для Варианта 2 ($F(1, 8)=7.82$, $p=0.03$), а для других вариантов было недостоверно.

Увеличению силы сжатия перед ударом падающего груза предшествовало увеличение активности в мышцах кисти. В мышцах APB, FDI и ECR активность начинала увеличиваться за 40-60 мс до начала увеличения силы сжатия (Табл. 12). Время упреждения для этих мышц достоверно не различалось. Время активации в разных вариантах эксперимента изменялось таким же образом, как и время начала увеличения силы сжатия (Табл. 12). Различия во ВЗ активности в мышцах APB, FDI и ECR были недостоверны ($F(4, 28)=2.04$, $p=0.12$). ВУ активации мышц перед ударом во втором варианте эксперимента не изменялось при разной высоте падения груза (Табл. 12, $F(4, 28)=0.30$, $p=0.88$). В третьем варианте эксперимента активация мышц начиналась после удара. При этом в APB и FDI активность возникала с латентным временем 40-45 мс, соответствующим двигательной реакции на возбуждение механорецепторов кожи (Johansson et al 1992). В мышце ECR активность возникала через 25-28 мс, а активность в ВИС во всех вариантах эксперимента начиналась через 20-25 мс после удара падающего груза. По-видимому, активация в ECR и ВИС происходит в результате рефлекс на растяжение соответствующих мышц во время удара.

В варианте 1 доля активности мышц до удара по отношению к общей активности в пробе возрастала при увеличении высоты падения груза с 30 см до 50 см, и не изменялась при увеличении высоты с 50 до 70 см (Табл. 13). В варианте 2 эта доля почти не изменялась при увеличении высоты. Таким

образом, хотя наблюдались различия между упреждающей активностью мышц в вариантах 1 и 2 ($F(2, 16)=10.07, p<0.002$), они были достоверны для высоты падения груза 30см (post-hoc Тьюки тест $p<0.05$) и не различались

Таблица 13. Относительная доля активности в мышцах до удара и отношение силы сжатия в момент удара к максимальной силе в пробе

Вариант эксперимента	Параметр измерен в	Высота падения груза		
		30 см	50 см	70 см
Вариант1	APB	0.13±0.06	0.22±0.07	0.28±0.06
	FDI	0.15±0.08	0.30±0.11	0.33±0.11
	ECR	0.10±0.08	0.19±0.08	0.21±0.10
	Сила сжатия	0.61±0.07	0.81±0.10	0.82±0.12
Вариант2	APB	0.25±0.07	0.25±0.07	0.28±0.08
	FDI	0.29±0.09	0.33±0.13	0.33±0.13
	ECR	0.20±0.11	0.21±0.12	0.22±0.12
	Сила сжатия	0.70±0.11	0.79±0.16	0.77±0.22

при высотах падения груза 50 и 70 см ($p>0.05$). Отношение силы сжатия в момент удара к максимальной силе в пробе увеличивалось в варианте 1 при увеличении высоты падения груза с 30 до 50 см, но не различалось при высоте падения груза 50 и 70 см (Табл. 13). В варианте 2 отношение силы сжатия к максимальной силе в пробе достоверно не изменялось при разной высоте падения груза.

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. Уровень силы сжатия до начала падения груза был достаточен для того, чтобы рефлекторного увеличения силы сжатия на удар груза хватило для удержания скобы при этом ударе. На это указывают результаты варианта эксперимента, в котором не было информации о времени падения груза.

В варианте, когда обследуемый видел начало падения груза, при

больших временах падения (т.е. при больших высотах) время упреждающего увеличения силы сжатия была привязана к моменту удара падающего груза. При небольшой высоте падения груза активация мышц была связана с началом движения груза и начиналась с коротким временем, типичным для двигательной реакции на зрительный стимул (130-150 мс).

В варианте эксперимента, когда обследуемый сам вызывал падения груза, активность в мышцах пальцев появлялась за 200-300 мс до удара независимо от высоты падения груза (т.е. от силы удара падающего груза).

Таким образом, упреждающая активность в мышцах пальцев отражает подготовку к удару падающего груза и проявляется как в стационарной силе, с которой удерживается чашка, так и в динамическом увеличении силы к прогнозируемому моменту удара. 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.

Заключение.

При отсутствии информации о времени удара падающего груза изменения мышечной активности и силы сжатия происходили в ответ на удар груза. Если начало падения груза определял сам обследуемый, то изменения мышечной активности и силы сжатия начинались за 200-280 мс до удара, и это время не зависело от высоты падения груза. При зрительной информации о начале падения груза при высотах небольших высотах падения начало упреждающих изменений происходило через время реакции на начало падения и не зависело от высоты. При больших высотах падения изменения мышечной активности и силы сжатия начинались за один и тот же временной интервал до удара груза, который не зависел от высоты падения груза. Таким образом, при малых высотах падения груза время увеличения силы сжатия определялось в основном моментом начала движения груза, а

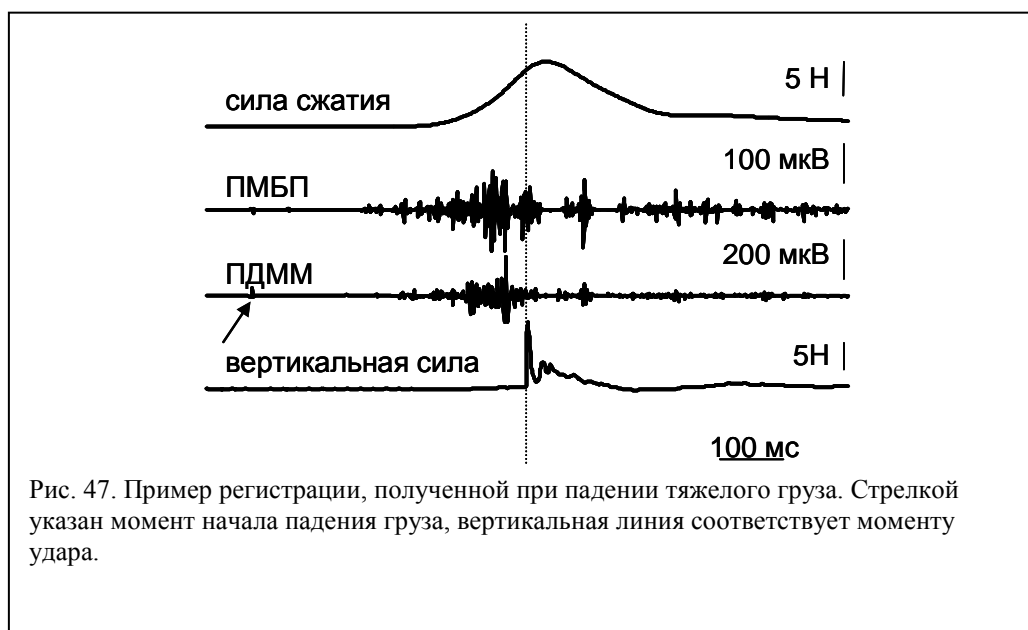
при больших – увеличение силы сжатия было связано с прогнозируемым моментом удара.

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

Материал и метод. 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 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. 45). Расстояние между пальцами составляло 40 мм. В скобу были встроены тензометрические датчики, позволяющие измерять силу сжатия и вертикальную нагрузку. С помощью противовеса коромысло было уравновешено так, что для его удержания в горизонтальном положении требовалось минимальное усилие (порядка 1 Н). На коромысле была установлена чашка, дно которой было покрыто пластилином. Над ней на высоте 70 см в электромагните удерживался груз цилиндрической формы (диаметр – 1.8 см, высота – 5 см), который после размыкания цепи электромагнита падал в чашку. Использовали два груза, имеющие одинаковые размеры и не отличающиеся внешне, - масса первого составляла 100 г («тяжелый») и второго 40 г («легкий»). 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. 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. Эти серии проводились для того, чтобы зарегистрировать изменения силы сжатия и мышечной активности обследуемого при падении только легкого или только тяжелого груза. Перед началом контрольных серий проводилось несколько тренировочных проб с грузом соответствующей массы, чтобы избежать влияния процесса адаптации. 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. Последовательность контрольных серий, а также последовательность блоков для разных обследуемых была различной. Проба начиналась



командой «внимание», по которой обследуемый должен был начать смотреть на груз, прикрепленный к электромагниту. Через 1-2 с после этого экспериментатор размыкал цепь электромагнита, и груз падал в чашку.

Регистрировали силу сжатия, вертикальную силу нагрузки, а также ЭМГ приводящей мышцы большого пальца (ПМБП) и первой дорсальной межкостной мышцы (ПДММ). Регистрация осуществлялась с помощью аппаратуры ВІОРАСК с частотой оцифровывания 1000 Гц.

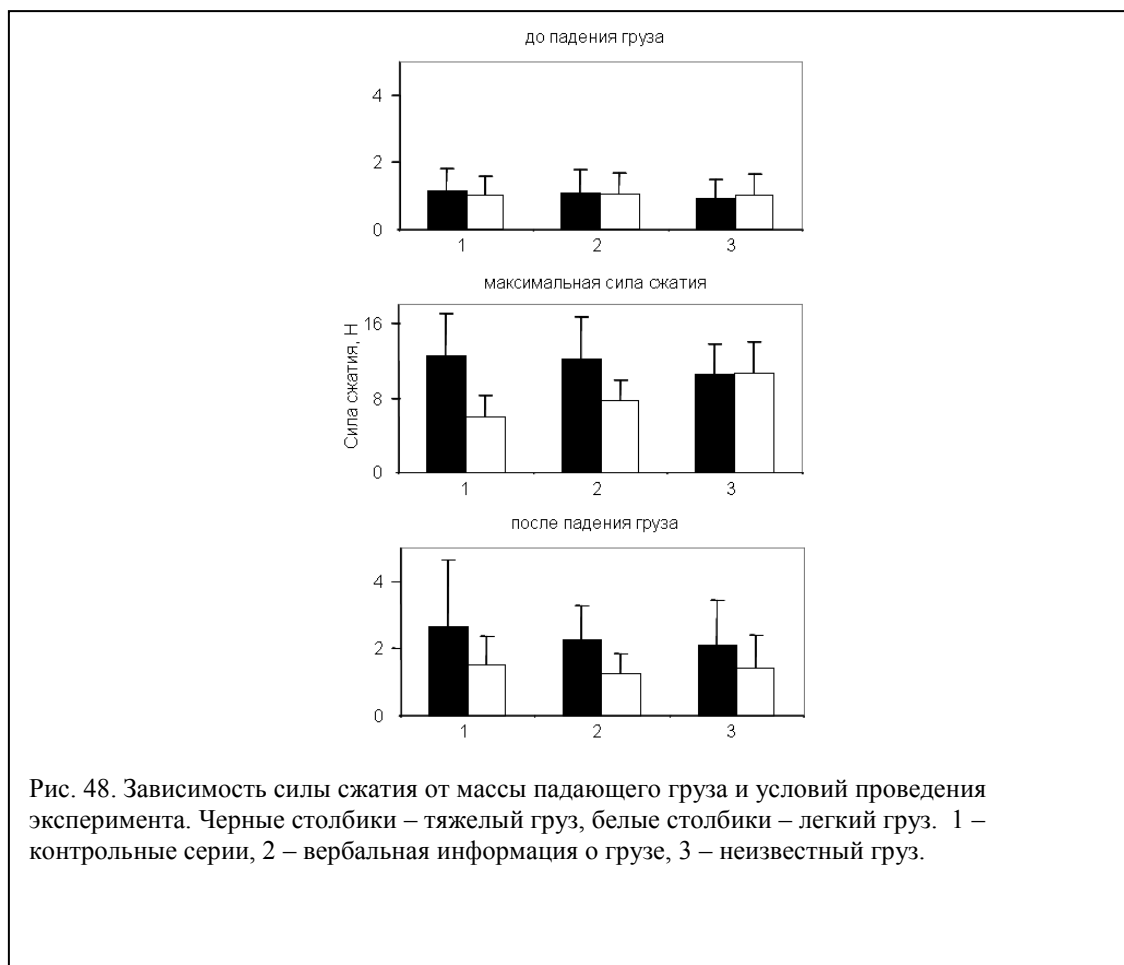
Для обработки данных на экран компьютера выводили участок записи длительностью 1 с, начинающийся за 500 мс до момента падения груза (Рис. 47). Все времена измерялись относительно момента удара груза о чашку. С помощью курсора отмечали момент начала увеличения и момент достижения максимальной амплитуды силы сжатия. Измеряли величину силы в эти моменты времени и через 1 с после удара. На записях ЭМГ отмечали начало и окончание соответствующей вспышки активности мышцы и вычисляли мощность вспышки как интеграл выпрямленной ЭМГ активности на этом интервале. Также вычисляли мощность ЭМГ на таких же интервалах, начинавшихся за 700 мс до и через 800 мс после удара.

Для каждого обследуемого усредняли измеряемые параметры по каждой экспериментальной серии, причем обе контрольные серии для груза одной массы объединяли. Средние значения параметров использовали для проведения двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Первым фактором анализа была серия (3 уровня – контрольная серия, серия с наличием информации о массе падающего груза и серия без такой информации), вторым фактором была масса падающего груза (2 уровня – тяжелый и легкий груз). В качестве post-hoc анализа использовался Turkey тест. Уровень статистической значимости для принятия различий был установлен 0.05.

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. Так как коромысло было практически уравновешено, исходно до начала падения груза конструкция удерживалась за счет небольшой активности мышц контролирующих силу сжатия пальцев (Рис. 48). Эта сила сжатия составляла 1.06 ± 0.09 Н и не зависела ни от массы падающего груза ($F(1,9)=1.74$, $p>0.21$), ни от наличия или отсутствия предварительной информации о величине этой массы ($F(2,18)=1.34$, $p>0.28$).

Для того, чтобы успешно выполнить поставленную задачу,

обследуемый должен был заранее, еще до падения груза в чашку, увеличить силу сжатия до минимально необходимого уровня, в противном случае



конструкция выскользнула бы у него из пальцев. Такое выскользывание мы наблюдали у некоторых обследуемых в первых пробах, когда они не успевали правильно выполнить преднастройку. Таких проб было очень мало, и они были исключены из обработки. 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 ($F(2,18)=2.58$, $p>0.10$). Время начала увеличения силы сжатия зависело от массы груза ($F(2,18)=5.99$, $p<0.01$). Post-hoc анализ показал, что это отличие было достоверным только в серии с вербальной информацией ($p<0.05$), при этом увеличение силы начиналось на 13 ± 11 мс раньше при легком грузе, и эта зависимость наблюдалась у 9 из 10 обследуемых. Мы не можем выдвинуть разумного

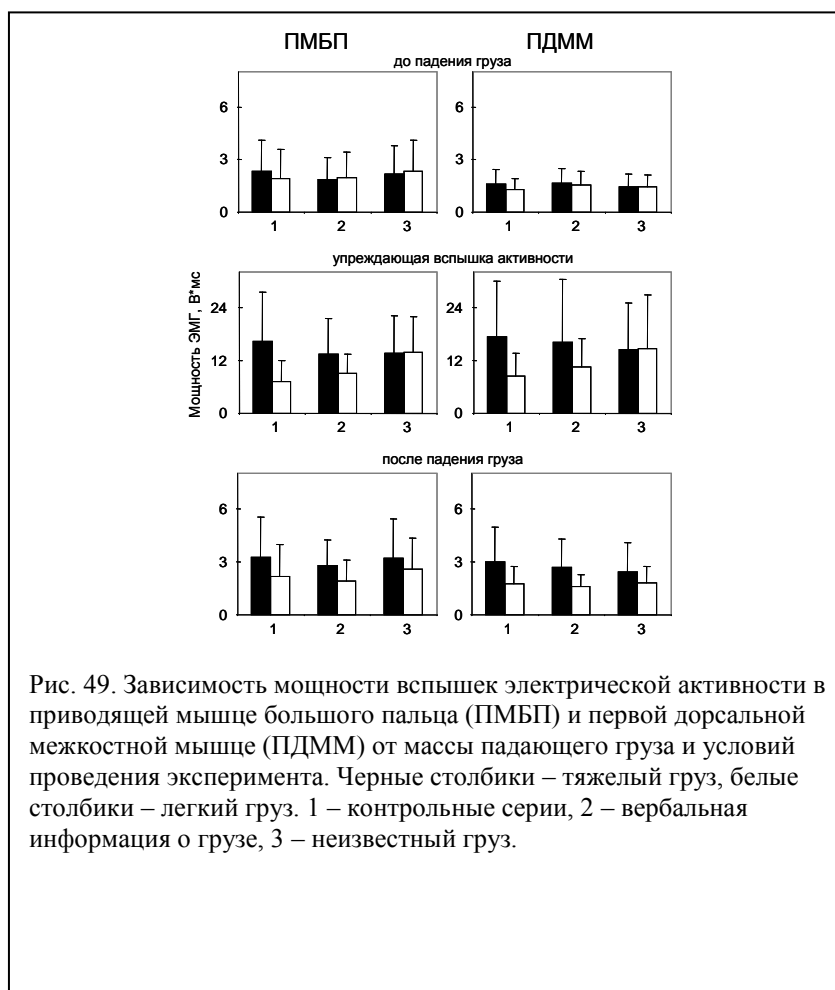
предположения для объяснения такого различия, и того почему оно возникало только в серии с предварительной вербальной информацией. Оно не может быть связано с разным временем падения легкого и тяжелого грузов потому, что в других сериях такого различия не наблюдалось.

Дисперсионный анализ показал (рис. 48), 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), и *post-hoc* анализ подтвердил достоверность этого различия ($p<0.0002$). 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 ($p>0.07$).

При установившемся после падения груза равновесии сила сжатия при тяжелом грузе в чашке составляла 2.34 ± 1.46 Н, а при легком – 1.42 ± 0.79 Н. Это различие было статистически достоверно ($F(1,9)=13.48$, $p<0.005$). Увеличение силы сжатия по сравнению с исходной было достоверно для тяжелого груза ($p<0.02$) и не достигало уровня значимости для легкого ($p>0.058$).

Результаты анализа ЭМГ (рис. 49) полностью соответствовали результатам анализа силы сжатия. До начала падения груза активность в

мышцах ПМБП и ПДММ не зависела от массы груза и наличия или отсутствия предварительной вербальной информации о его массе. Увеличение активности в ПМБП и ПДММ начиналось за 202 ± 7 мс и 208 ± 8 мс, соответственно. Длительность вспышек составляла 249 ± 4 мс для ПМБП и 255 ± 5 мс для ПДММ и также не зависела ни от массы груза, ни от наличия



предварительной информации о его массе. Дисперсионный анализ показал, что мощность вспышек ЭМГ, соответствующих увеличению силы во время падения груза, зависела от массы груза ($F(1,9)=11.19$, $p<0.008$ для ПМБП, $F(1,9)=10.77$, $p<0.01$ для ПДММ), и наличия или отсутствия предварительной информации о его массе ($F(2,18)=19.57$, $p<0.0001$ для ПМБП, и $F(2,18)=6.39$, $p<0.008$ для ПДММ). Post hoc анализ показал, что в контрольных сериях

мощности вспышек обеих мышц при падении тяжелого груза были больше, чем при падении легкого груза ($p < 0.002$). Подобное отличие наблюдалось и при использовании вербальной информации ($p < 0.05$). 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 вспышек ЭМГ при падении тяжелого и легкого грузов не различались ($p > 0.999$). При этом мощности вспышек были больше, чем при падении легкого груза в контрольных сериях ($p < 0.04$) и хотя они были несколько меньше, чем при падении тяжелого груза в контрольных сериях, однако, это различие было недостоверным ($p > 0.13$).

При установившемся после падения груза равновесии активность в обеих мышцах была больше при тяжелом грузе, чем при легком ($p < 0.02$), и это различие не зависело от условий проведения эксперимента ($p > 0.05$). Для тяжелого груза активность мышц при удержании груза в чашке была больше, чем активность в этих мышцах до начала падения груза ($p < 0.008$), а для легкого груза величина активности мышц статистически не отличалась от величин исходной активности ($p > 0.85$).

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.

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.

Заключение

Проведенные эксперименты показали, что: 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.

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

Материалы и методы. 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. Расстояние между пальцами составляло 40 мм. С помощью противовеса коромысло было уравновешено так, что для его удержания в горизонтальном положении требовалось минимальное усилие (порядка 1 Н). На коромысле была установлена чашка, дно которой было покрыто пластилином. Над ней на высоте 70 см в электромагните удерживался груз цилиндрической формы (диаметр – 1.8 см, высота – 5 см), который после размыкания цепи электромагнита падал в чашку. Использовали два груза, имеющие одинаковые размеры и не отличающиеся внешне, - масса первого составляла 100 г («тяжелый») и второго – 40 г («легкий»). 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. Исходно обследуемых просили сжимать скобу с небольшим усилием. В начале эксперимента проводилось несколько проб без чередования груза, для того, чтобы обследуемый ознакомился с условиями ловли легкого и тяжелого груза. 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 скобу были встроены тензометрические датчики, позволяющие измерять силу сжатия и вертикальную силу, действующую на

скобу. Регистрация осуществлялась с помощью аппаратуры ВЮРАСК с частотой оцифровывания 1000 Гц. Для оценки упреждающего изменения силы сжатия ее значение измеряли в момент касания падающим грузом дна чашки.

В обследованиях принимали участие 8 человек – 5 мужчин и 3 женщины. Все они не имели истории неврологических заболеваний и дали информированное согласие на участие в эксперименте. У двух обследуемых повторно было проведено исследование с другой случайной последовательностью падающих грузов. Результаты, полученные для двух разных последовательностей, не различались.

Для каждого обследуемого вычисляли средние значения упреждающей силы сжатия:

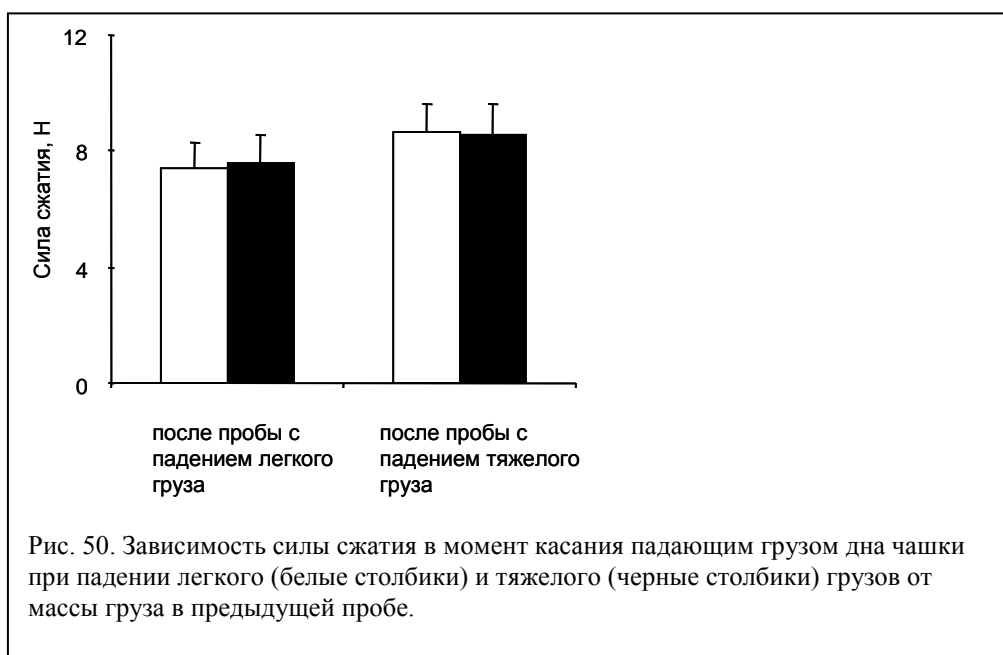
- 1) при ловле груза одной массы, независимо от того какой была масса груза в предыдущей пробе;
- 2) при ловле груза любой массы в зависимости от того, какой была масса груза в предыдущей пробе;
- 3) отдельно при ловле легкого и тяжелого груза в зависимости от того, какой была масса груза в предыдущей пробе.

Затем проводилось усреднение по группе. Достоверность различий упреждающих изменений силы сжатия для анализируемых последовательностей определялась с помощью дисперсионного анализа или t-теста. Уровень статистической значимости для принятия различий был установлен 0.05.

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). На рис. 50 представлены результаты группового усреднения силы сжатия для проб с падением груза различной массы, в зависимости от массы груза, падавшего в предыдущей пробе. Видно, что 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 ($F(1,7)=0.013$, $p > 0.91$).

Заключение.

Таким образом, результаты проведенных экспериментов показали, что упреждающее увеличение силы сжатия планировалось с учетом силы сжатия, развиваемой в предыдущей пробе. Такой результат согласуется с результатами экспериментов по исследованию силы сжатия во время поднятия груза, в которых программирование силы также происходило с

учетом 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. 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. 45). Расстояние между пальцами составляло 40 мм. В скобу были встроены тензометрические датчики, позволяющие измерять силу сжатия скобы. С помощью противовеса коромысло было уравновешено так, что для его удержания в горизонтальном положении требовалось минимальное усилие (порядка 1 Н). На коромысле была установлена чашка, дно которой было покрыто пластилином. Над ней на высоте 70 см в электромагните удерживался груз цилиндрической формы (диаметр – 1.8 см, высота – 5 см, масса 100 г), который после размыкания цепи электромагнита падал в чашку. Во время эксперимента обследуемый 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. Исходно обследуемых просили удерживать скобу с постоянным небольшим усилием (1-2 Н). Экспериментатор контролировал величину этого усилия по экрану монитора и в случае необходимости просил обследуемого скорректировать усилие. Во время выполнения каждой пробы производили ТМС с помощью стимулятора Schwarzer (одиночный прямоугольный импульс длительностью 200 мкс). Магнитную катушку закрепляли на голове обследуемого над первичной моторной корой левого полушария, подбирая ее положение так, чтобы стимуляция вызывала выраженный ответ в приводящей мышце большого пальца и первой дорсальной межкостной мышце при удержании скобы без падения груза. Затем силу стимуляции уменьшали до подпорогового уровня, при котором не возникало видимых изменений активности в этих мышцах при удержании скобы в отсутствие 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 ВЮРАСК 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. У 4 обследуемых в этот период попало большинство проб. У двух других обследуемых только небольшое число стимулов попали в исследуемый период времени. Рассмотрим результаты одного из обследуемых, у которого все пробы были успешными.

На рис. 51 для этого обследуемого показаны примеры регистраций активности мышц и изменения силы сжатия в трех пробах с разным моментом ТМС относительно начала увеличения силы сжатия. Увеличение силы сжатия начиналось примерно за 200-250 мс до момента падения груза в чашку (на рисунке этот момент находится правее границы выбранных сегментов) и сопровождалось увеличением активности как в мышцах, связанных с движением пальцев (AdPB, FDI), так и в мышцах сгибателей и разгибателей кисти (FCR, ECR). Увеличение активности мышц начиналось примерно за 15 мс до момента увеличения силы сжатия.

Как уже отмечалось сила стимуляции подбиралась так, чтобы при удержании скобы без падения груза ТМС не вызывала изменений электрической активности мышц, что подтверждает рис. 51, А, в котором ТМС производилась в момент размыкания цепи магнита, удерживающего

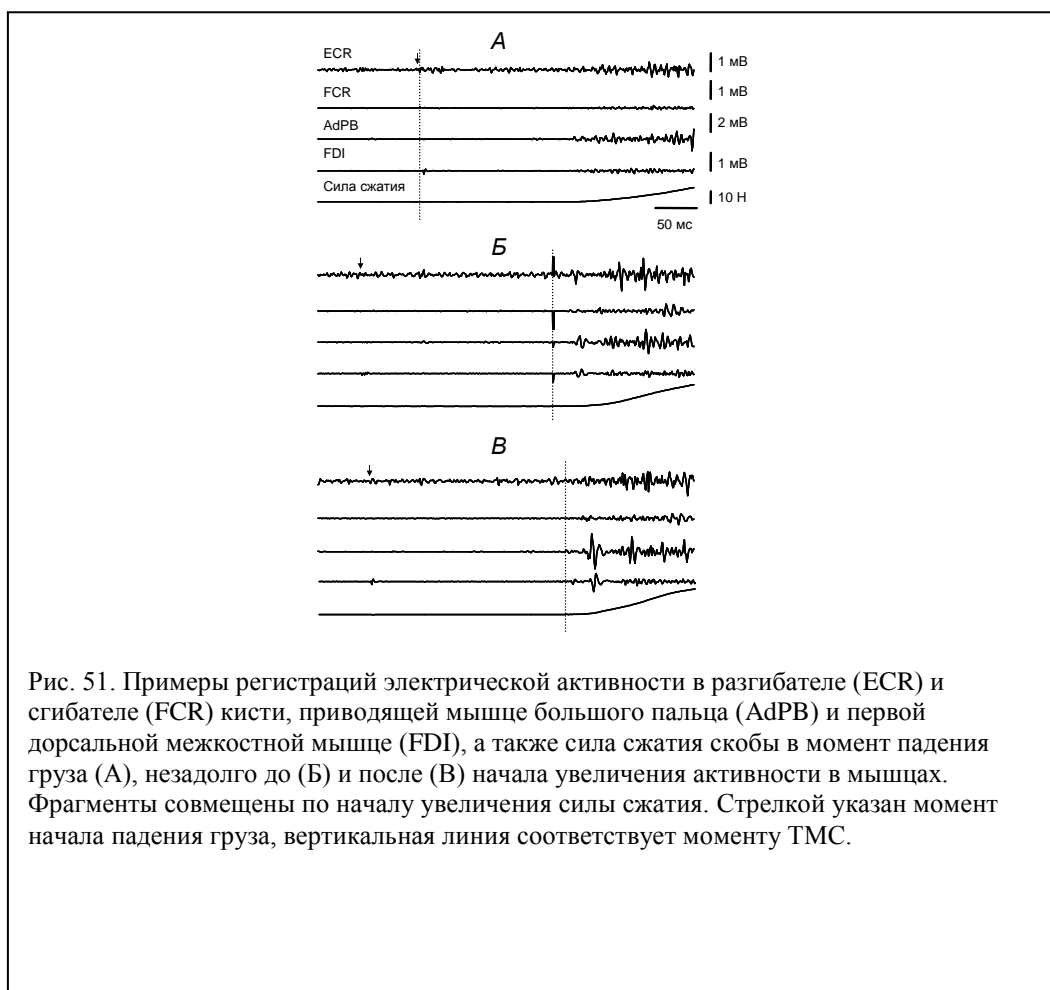


Рис. 51. Примеры регистраций электрической активности в разгибателе (ECR) и сгибателе (FCR) кисти, приводящей мышце большого пальца (AdPB) и первой дорсальной межкостной мышце (FDI), а также сила сжатия скобы в момент падения груза (А), незадолго до (Б) и после (В) начала увеличения активности в мышцах. Фрагменты совмещены по началу увеличения силы сжатия. Стрелкой указан момент начала падения груза, вертикальная линия соответствует моменту ТМС.

груз,

т.е. начала падения груза. 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 и отсутствовали или были очень слабыми ответы в двух других мышцах (рис. 51, Б). 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 (рис. 51, В). Ответы в FCR и ECR даже в эти моменты стимуляции были плохо отличимыми от флуктуаций фоновой активности в этих мышцах. Поскольку выраженные изменения ответов на ТМС наблюдались только в двух из зарегистрированных мышц (AdPB и FDI), дальнейший анализ производился только для этих мышц.

На рис.52 показана зависимость амплитуд текущей активности и

ответов на ТМС в мышцах AdPB (рис.52, А) и FDI (рис. 52, 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. Первый интервал (36-18 мс до начала увеличения силы сжатия – T1) был выбран

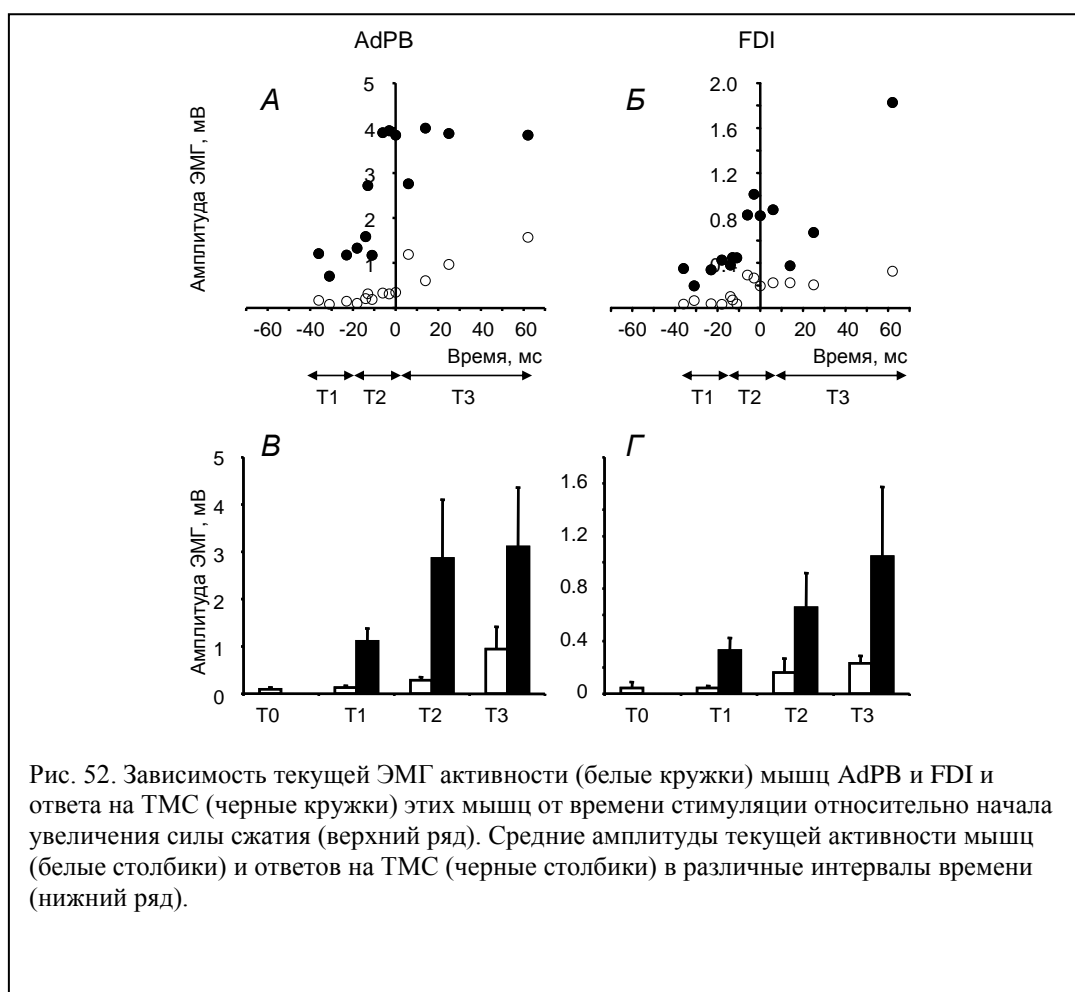


Рис. 52. Зависимость текущей ЭМГ активности (белые кружки) мышц AdPB и FDI и ответа на ТМС (черные кружки) этих мышц от времени стимуляции относительно начала увеличения силы сжатия (верхний ряд). Средние амплитуды текущей активности мышц (белые столбики) и ответов на ТМС (черные столбики) в различные интервалы времени (нижний ряд).

так,

чтобы в него вошли пробы с ответами до увеличения мышечной активности (всего таких проб было 4). Правая граница интервала была определена из тех соображений, что ответы в этих мышцах появляются примерно через 18 мс после стимуляции. Пример такой пробы приведен на рис. 51, Б. При ТМС в более позднее время ответ в мышцах появлялся на фоне увеличения мышечной активности. При этом в пробах с ТМС до увеличения силы сжатия, мышечная активность была заметно меньше по сравнению с

активностью мышц в пробах с ТМС после начала увеличения силы сжатия. Поэтому для последующего анализа обрабатывали отдельно пробы с ТМС на интервале 18-0 мс до начала увеличения силы сжатия (Т2, 6 проб,) и пробы с ТМС после начала увеличения силы сжатия (Т3, 5 проб).

Средние значения амплитуды ответов на ТМС и текущей активности в выбранные интервалы времени для мышцы AdPB показаны на рис. 52, В, для мышцы FDI – на рис. 52, Г. На этих рисунках также представлена средняя величина текущей активности для 15 проб, в которых ТМС производилась в начале падения груза (Т0). Напомним, что ЭМГ ответы на ТМС в этих пробах отсутствовали. 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 ($p<0.001$). Эти данные противоречат представлению о том, что величина ответов на ТМС определяется в основном величиной активности мышц. 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 (Т3), 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.

Подобрать задержку запуска стимуляции так, чтобы значительная часть ответов наблюдалась в районе начала увеличения силы сжатия, удалось еще у 3 обследуемых. У всех этих обследуемых результаты не отличались от результатов обследуемого, представленного выше. У двух других обследуемых только небольшое число стимулов попало во время, предшествующее началу увеличения силы сжатия, но и у них ответы в этих пробах также появлялись, хотя фоновая активность в мышцах не увеличивалась.

Заключение

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.

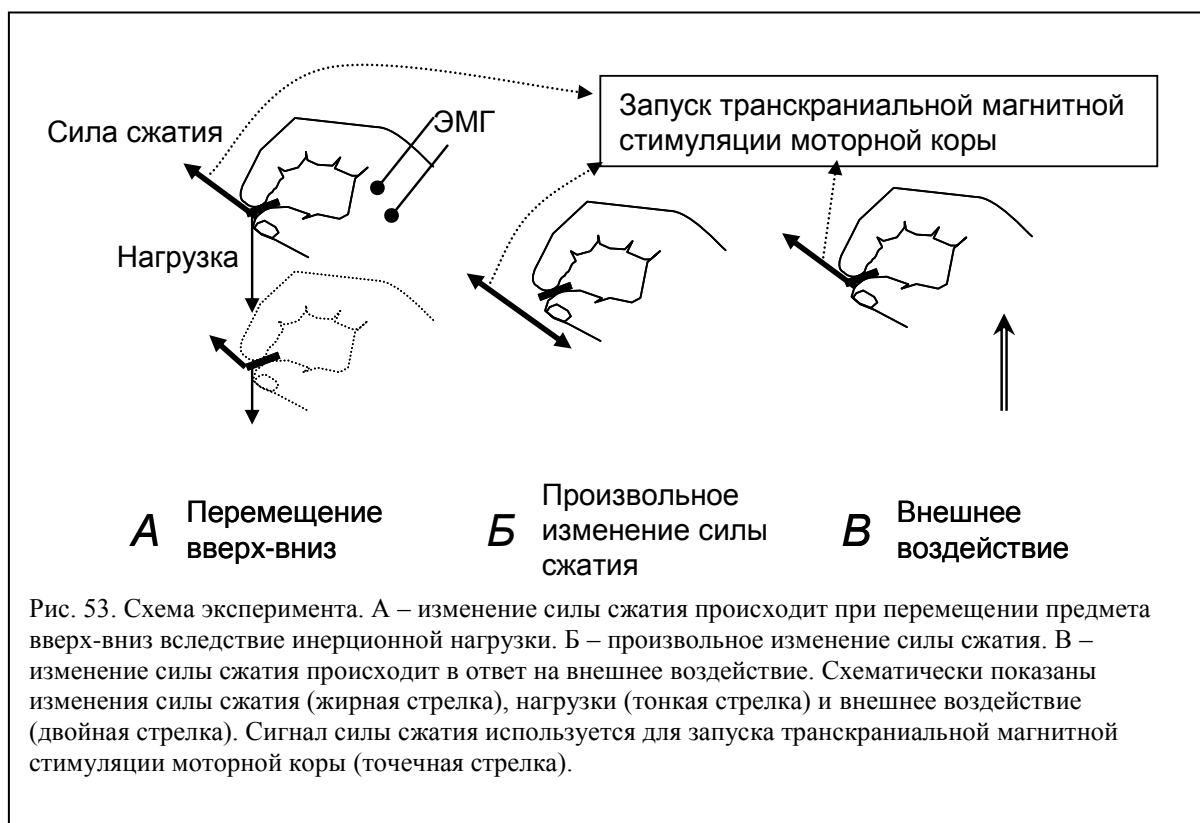
8. Корковые влияния на дистальные мышцы при инерционной нагрузке.

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 здоровые обследуемые в возрасте от 22 до 55 лет. Они были информированы о методике и целях проводимых экспериментов в соответствии с Хельсинской декларацией. В серии экспериментов принимали участие 13 человек.

Обследуемый 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

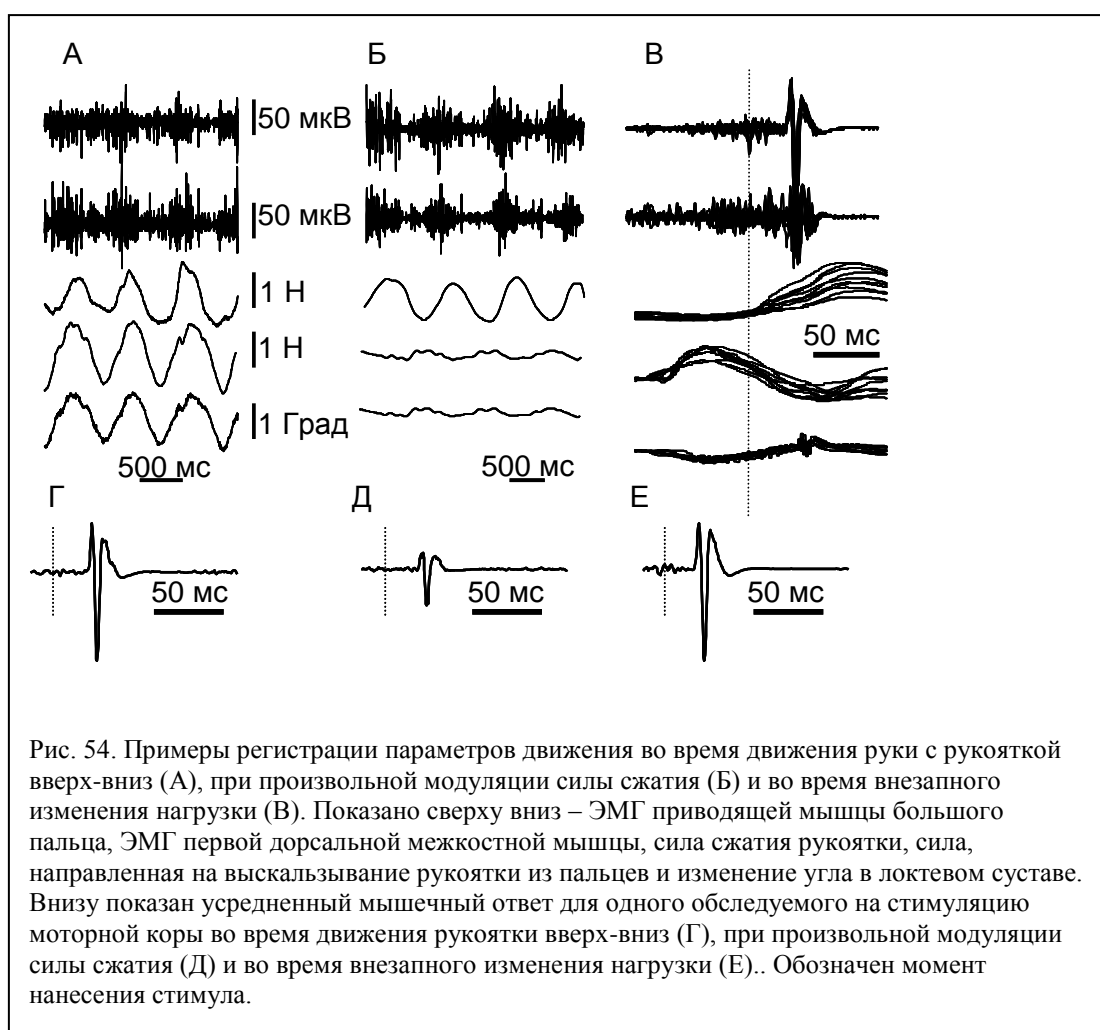
(adductor pollicis brevis – APB) и первой дорзальной межкостной мышцы (first dorsal interosseous muscle – FDI). Параметры движения регистрировали в четырех двигательных задачах. В первой задаче обследуемый удерживал рукоятку с разными грузами на весу. При этом плечо располагалось вдоль туловища, а предплечье горизонтально так, что угол в локтевом суставе составлял примерно 90 град. Во второй задаче обследуемый, 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 (рис. 53,А). В третьей задаче обследуемый произвольно изменял силу сжатия



неподвижной рукоятки (рис. 53,Б). 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 обследуемый удерживал рукоятку на весу и предплечье горизонтально. В случайные моменты времени экспериментатор толкал предплечье вверх (рис. 53,В). 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 обследуемыми, проводили стандартизацию параметров: среднее значение ВМО и фоновой ЭМГ по всему эксперименту для каждого обследуемого принимали за единицу.



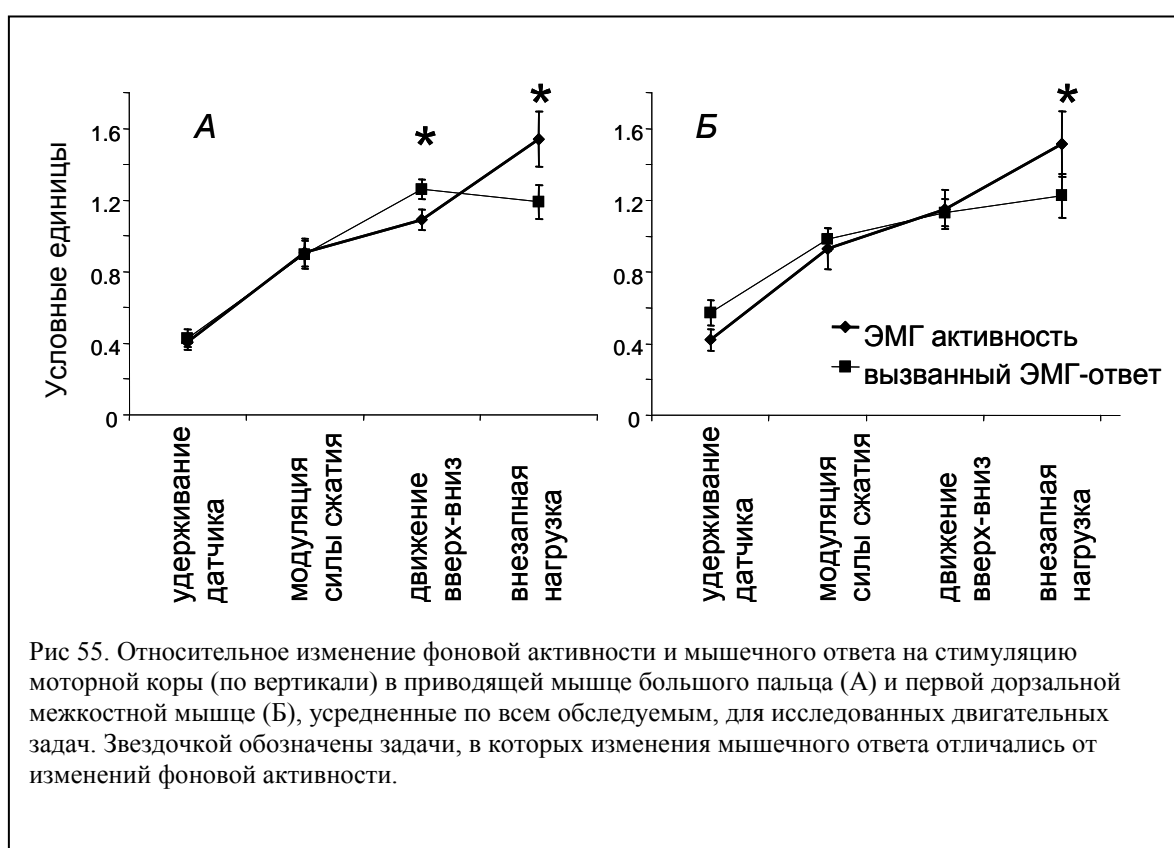
Для того чтобы удерживать рукоятку между большим и указательным пальцами необходимо сжать рукоятку с такой силой, чтобы трение между пальцами и рукояткой было больше, чем сила, вызывающая выскальзывание. В первой серии экспериментов увеличение массы предмета, прикрепленного

к рукоятке, приводило к тому, что сила сжатия рукоятки и текущая активность в мышцах пальцев возрастали. При этом ВМО при ТМС моторной коры также возрастал. Коэффициент корреляции между активностью в мышце и ВМО составлял 0.998 для APB и 0.838 для FDI. Таким образом, при удержании рукоятки с разным грузом ВМО возрастал пропорционально увеличению текущей мышечной активности.

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. 54,А). При произвольной модуляции силы сжатия изменения мышечной активности были более выражены, чем при движениях вверх-вниз (рис. 54,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. 54,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. На рис. 55,А показаны изменения ВМО и текущей мышечной активности в APB в исследованных задачах. В APB по сравнению со стационарным удержанием рукоятки без груза в других двигательных задачах выросли как ВМО, так и уровень текущей активности (ANOVA, $F(3,27)=17.5$, $p<0.05$). 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 (ANOVA, F(3,27)=9.34, p<0.001). При движении рукоятки вверх-вниз изменения мышечной активности и ВМО отличались от изменений при произвольной модуляции силы сжатия. ВМО вырос достоверно (Fisher LSD post-hoc test, p<0.05), а мышечная активность в



этих задачах изменилась незначимо (Fisher LSD post-hoc test, p=0.79). Различия в изменении мышечной активности и ВМО также наблюдались при сравнении этих параметров при движении вверх-вниз и при внезапном изменении нагрузки. Активность в мышце при внезапном изменении нагрузки была больше, чем при движении вверх-вниз (Fisher LSD post-hoc test, p<0.05), в то время, как, изменения ВМО в этих задачах было недостоверным (Fisher LSD post-hoc test, p=0.29). 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.

В FDI по сравнению со стационарным удержанием груза во второй, третьей и четвертой двигательных задачах выросли как ВМО, так и уровень текущей активности (рис. 30,Б, ANOVA, $F(3,27)=5.94$, $p<0.05$). По сравнению со стационарным удержанием рукоятки при движении рукоятки вверх-вниз мышечная активность увеличивалась в 3.77 ± 0.82 раза, при произвольной модуляции силы сжатия – в 2.45 ± 0.44 раза а, при внезапной нагрузке – в 5.86 ± 1.33 раза. Увеличение ВМО по сравнению со стационарным удержанием рукоятки составило при движении вверх-вниз 2.47 ± 0.51 раза, при произвольном изменении силы сжатия – 2.04 ± 0.41 , при внезапном изменении нагрузки – 2.69 ± 0.64 . В исследованных двигательных задачах увеличение мышечной активности в FDI отличалось от изменений ВМО (ANOVA, $F(3,27)=5.94$, $p<0.05$). Post-hoc-анализ показал, что фоновая активность возрастала при внезапном изменении нагрузки по сравнению с движением рукоятки вверх-вниз (Fisher LSD post-hoc test, $p<0.05$), в то время как различия в изменении ВМО не были достоверны (Fisher LSD post-hoc test, $p=0.19$). В остальных задачах наблюдалось параллельное изменение фоновой активности и ВМО.

Заключение.

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 обследуемого, ВМО изменялся пропорционально мышечной активности. При удержании груза разной массы и произвольной модуляции силы сжатия ВМО также 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.

Наши результаты согласуются с наблюдениями активности моторной коры при выполнении движений руки при разной динамике предстоящего движения. Так, разряды нейронов в мозжечке, и в первичной моторной коре, связаны с подготовкой к подъему предмета. Исследование кровотока показали, что в мозжечке, первичной моторной коре и дополнительной моторной коре возрастает активность перед движением руки, удерживающей предметы разной массы. Эти результаты указывают на то, что указанные области мозга принимают участие в предварительной настройке мышечной активности перед движением с прогнозируемой динамикой движения. Опыты с активацией моторной коры постоянным током указывают на то, что такая стимуляция в начале движения существенно уменьшает ошибки при выполнении движения (Hunter et al., 2009). Эти результаты свидетельствуют, что выработка представления о предстоящем движении происходит перед и в начале выполнения движения при участии моторной коры. В наших экспериментах сила сжатия предмета должна была соответствовать динамике движения руки вверх-вниз и изменяться при вариациях движения руки. Результаты проведенных экспериментов могут означать, что прогнозирование и адаптация силы сжатия к изменениям движения руки происходит при активном участии моторной коры.

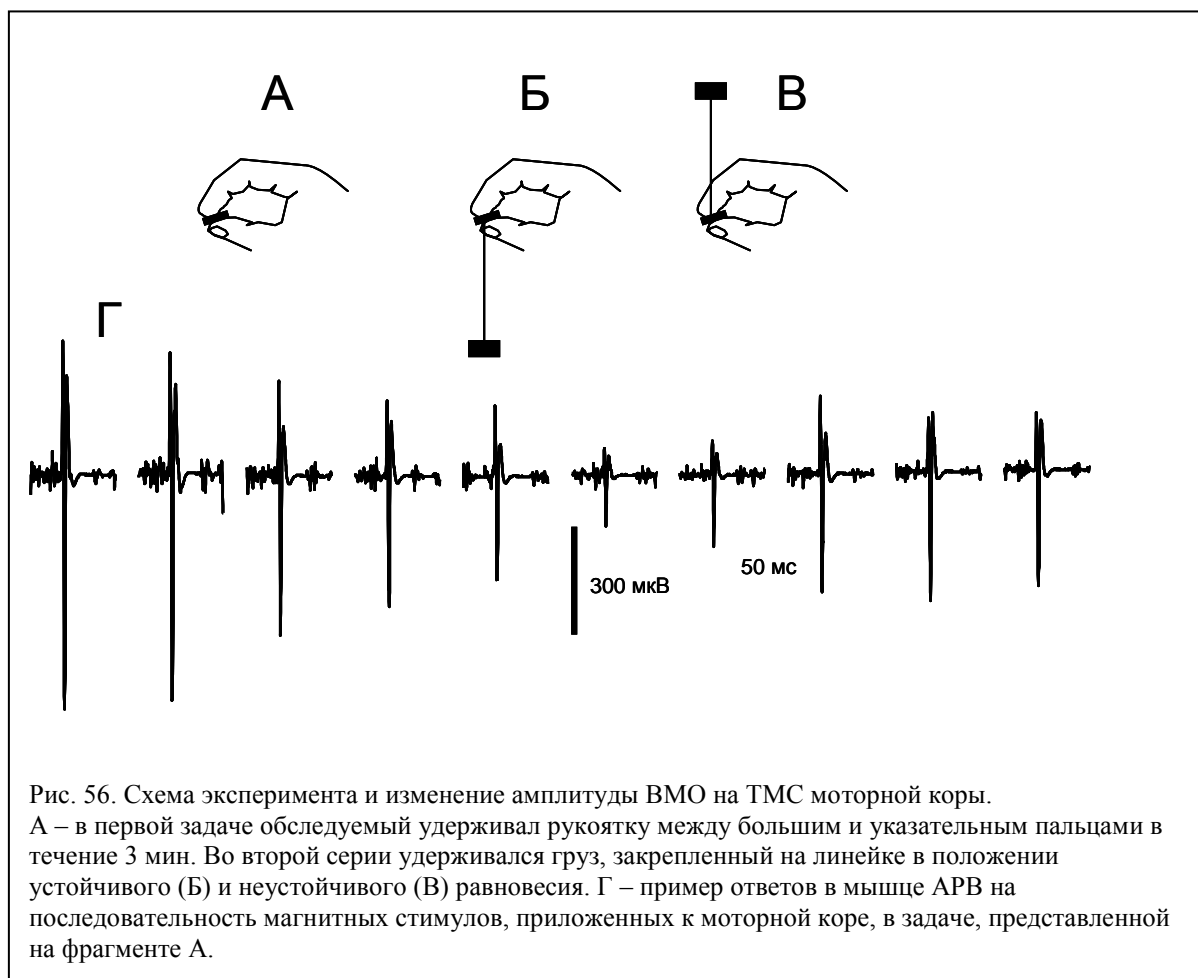
9. Исследование корковых влияний моторной коры при удержании груза в положении устойчивого и неустойчивого равновесия.

В настоящей работе 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 обследуемыми лёгкого груза. Изменение роли моторной коры в задаче удержания груза оценивалось по изменению амплитуды ВМО на ТМС моторной коры.

Материалы и методы. В экспериментах принимали участие обследуемые без неврологических заболеваний, обоего пола в возрасте от 21 до 53 лет. Все обследуемые были информированы о методике проведения эксперимента и дали согласие на участие.

Обследуемый сидел в удобной позе, его левое предплечье лежало на подставке. В первой серии обследуемый должен был удобно взять и

удерживать в течение 3 минут ручку с грузом так, чтобы кисть была примерно в горизонтальном положении (рис. 56,А). Во второй серии обследуемый выполнял две задачи. Первая состояла в удержании груза, закрепленного внизу на 30 см линейке (рис. 56,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. 56,В). Ручка была снабжена датчиками для регистрации силы сжатия и веса удерживаемого груза.

Сразу после того, как обследуемый удобно захватывал груз, начинали регистрацию данных. Через 500 мс после начала регистрации запускался магнитный стимулятор, и производилась стимуляция представительства пальцев в моторной коре. Стимуляция моторной коры производилась от

магнитного стимулятора через круглую катушку, прикрепленную к надетой на голову резиновой шапочке. Пороговая сила стимуляции подбиралась индивидуально для каждого обследуемого так, чтобы ВМО выделялся из шума при расслабленной руке. Обычно эта сила не превышала 45% от максимума. Длительность регистрации составляла 3 с. По окончании записи сразу начинали регистрацию следующего временного интервала для того, чтобы стимуляция моторной коры в начале удержания груза происходила как можно чаще. В первой серии за первые 30 с удержания груза моторную кору стимулировали 6 раз и еще 4 раза с интервалом 30 с между стимулами. Серия из 10 стимулов повторялась для каждого обследуемого 10 раз. Во второй серии ТМС моторной коры производили только 6 раз в течение первых 30 с.

Для проверки предположения о том, что большая амплитуда ВМО при первых стимулах связана с эффектом внезапности, проводили контрольную серию, в которой ТМС моторной коры начинали через 30 с после захвата груза. Чтобы проверить, связано ли изменение амплитуды ВМО с задачей удержания груза, проводили дополнительную контрольную серию – в ней рука свободно лежала на столике, при этом пальцы касались ручки с грузом, но не сжимали ее.

Чтобы проверить, зависит ли изменение ВМО на ТМС от силы стимуляции, в нескольких экспериментах ТМС моторной коры производили с разной амплитудой стимула, от минимально возможной (30%) до 50% от максимума. Даже при максимальной ТМС обследуемые легко удерживали груз в течение серии.

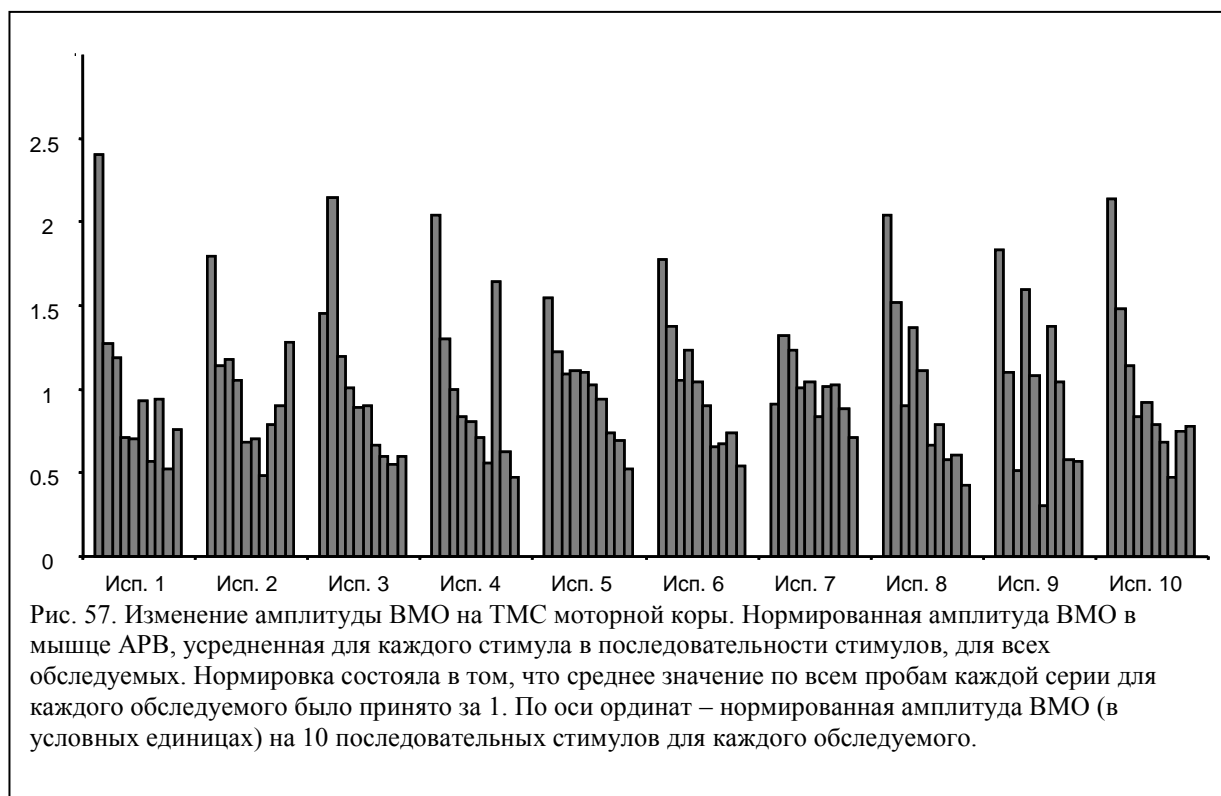
Данные эксперимента вводились в компьютер с помощью АЦП. Ручка была снабжена датчиками для регистрации силы сжатия, которую регистрировали с частотой 500/с. Электромиографическую активность (ЭМГ) мышц отводили с помощью поверхностных электродов. В первой серии регистрировали активность в мышцах *adductor 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. Такая нормировка уменьшала влияние медленных изменений, связанных с возможным сдвигом положения стимулирующей катушки или изменением состояния обследуемого. Кроме того, такая процедура приводила к тому, что данные для разных обследуемых в меньшей степени зависели от условий регистрации ЭМГ и стимуляции моторной коры и от индивидуальных особенностей обследуемых. Такие нормированные параметры усредняли по всем пробам каждого обследуемого 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. Для статистического анализа использовался модуль дисперсионного анализа ANOVA. Уровень статистической значимости для принятия предположения был установлен 0.05.

Результаты. В первой серии опытов участвовали 10 обследуемых. ТМС моторной коры, как правило, вызывала ВМО во всех регистрируемых мышцах. Первые компоненты ВМО появлялись через 15-20 мс после нанесения стимула. После ответа наблюдался период полного вытормаживания на 20-40 мс, затем следовало восстановление фоновой активности.

На рис. 56, Г показаны ВМО на последовательные стимулы,



приложенные к моторной коре, для одной серии у одного обследуемого. Первый стимул был нанесен сразу после доклада обследуемого о том, что он удерживает груз. На рис. 57 показано изменение амплитуды ВМО, усредненные для каждой пробы у каждого обследуемого. Видно, что амплитуда ВМО была наибольшей для первых стимулов, а реакция на последующие стимулы постепенно уменьшалась. Статистический анализ показал, что ВМО уменьшался с течением времени более чем в два раза (до $43 \pm 21\%$, среднее \pm стандартное отклонение) от начального уровня (ANOVA, $F(9, 81) = 15.78$, $p < 0.001$). Дополнительный Tukey-тест показал, что ВМО на первый и второй стимулы больше ответов на остальные стимулы ($p < 0.05$). ВМО на последующие стимулы изменялись в меньшей степени, и эти изменения не носили закономерного характера.

Заметим, что уровень фоновой активности в АБР также снижался со временем, однако это уменьшение составило менее 30% (в среднем до $77 \pm 21\%$). На рис. 58,А показаны результаты регрессионного анализа для изменений амплитуды ВМО и фоновой активности для одного обследуемого.

Оба параметра достоверно уменьшались с ростом номера стимула. При этом наклон регрессионной прямой для изменений ВМО был круче, чем для изменений фоновой активности. Из рис. 58,Б видно, что наклон прямой регрессии сильнее зависел от номера стимула для амплитуды ВМО, чем для фоновой активности у 9 из 10 обследуемых. Парный t-test показал, что эти различия статистически достоверны ($p < 0.05$). Следовательно, изменения ВМО и фоновой активности в мышце APB происходят различным образом.

Для мышц FDI и ADM также было получено, что фоновая активность и

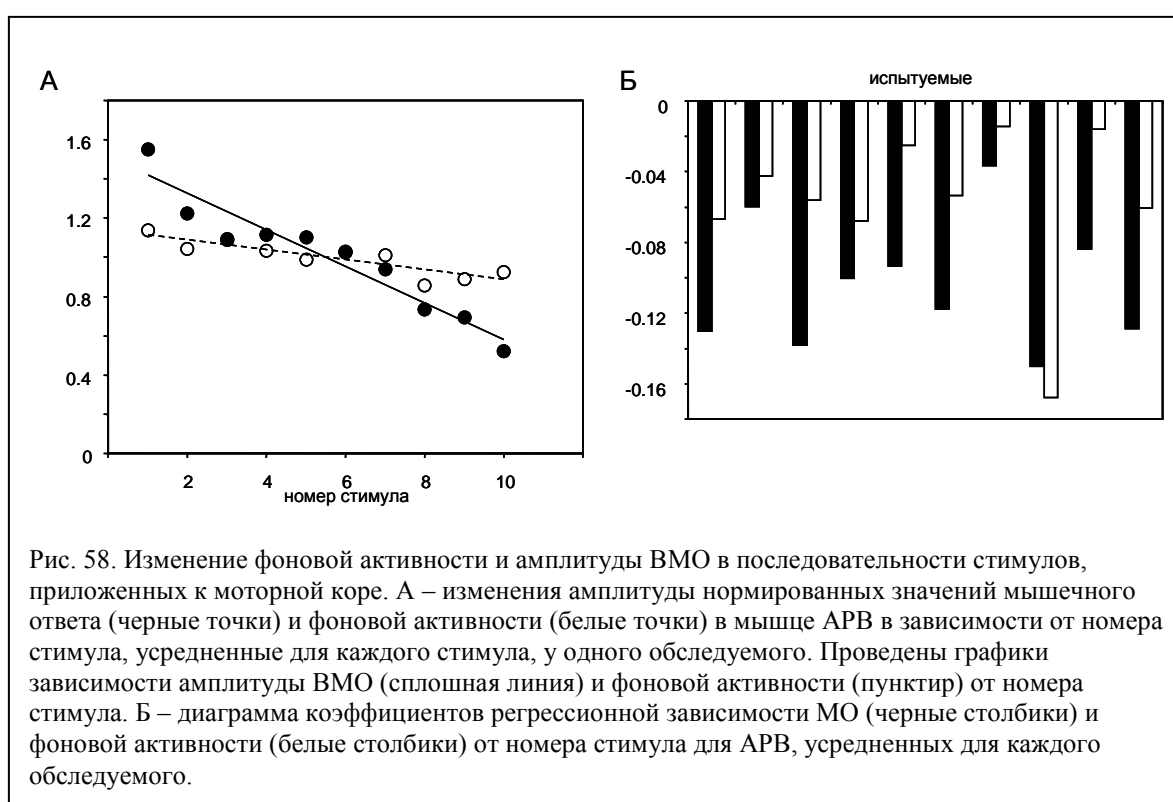


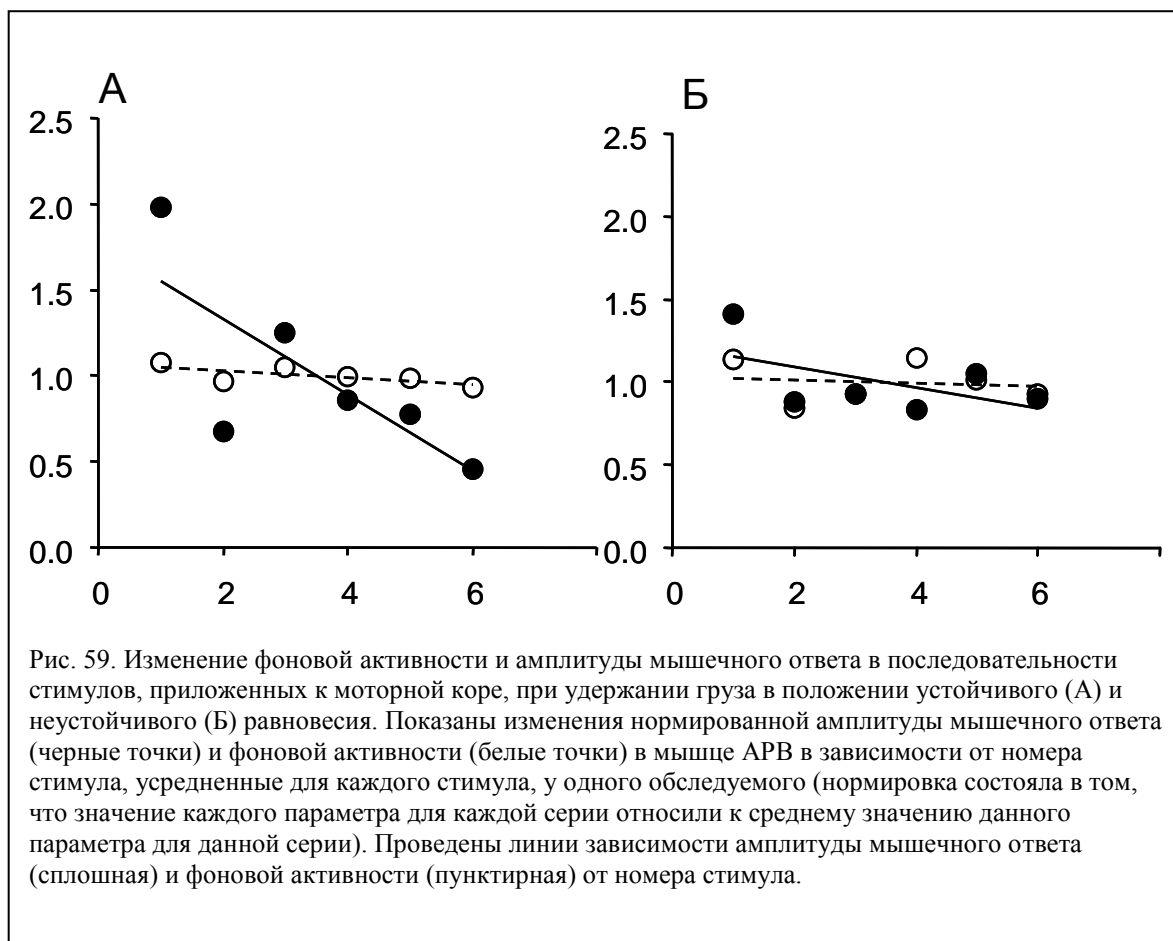
Рис. 58. Изменение фоновой активности и амплитуды ВМО в последовательности стимулов, приложенных к моторной коре. А – изменения амплитуды нормированных значений мышечного ответа (черные точки) и фоновой активности (белые точки) в мышце APB в зависимости от номера стимула, усредненные для каждого стимула, у одного обследуемого. Проведены графики зависимости амплитуды ВМО (сплошная линия) и фоновой активности (пунктир) от номера стимула. Б – диаграмма коэффициентов регрессионной зависимости МО (черные столбики) и фоновой активности (белые столбики) от номера стимула для APB, усредненных для каждого обследуемого.

амплитуда ВМО изменялась различным образом. Двухфакторный дисперсионный анализ для наклона регрессионной прямой (первый фактор – мышца (APB, FDI и ADM), второй фактор – наклон для фоновой активности и для амплитуды ВМО) показал, что у всех, зарегистрированных мышц амплитуда ВМО на стимуляцию моторной коры изменялась с номером стимула в большей степени, чем фоновая активность (ANOVA, $F(1, 9)=37.86$, $p < 0.001$). При этом различия изменений параметров у разных мышц не были статистически значимыми (ANOVA, $F(2, 18)=1.45$, $p=0.26$). Таким образом, ВМО в APB, FDI и ADM изменялись в большей степени, чем фон.

Во второй серии экспериментов принимали участие 7 обследуемых. При удержании груза в положении неустойчивого равновесия обследуемые сжимали рукоятку с большей силой, чем при удержании груза в состоянии устойчивого равновесия. Из-за этого фоновая активность дистальных мышц APB 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. Во второй серии фоновая активность в мышце APB была больше в 2.5 раза, а в мышце FDI – в 2.34 раза. В мышцах предплечья различия в фоновой активности в первой и второй серии были меньше (во второй серии больше на 6% и 13% для FCR и ECR, соответственно). Вместе с фоновой активностью возрастал и ВМО на транскраниальную стимуляцию моторной коры. При удержании устойчивого груза ВМО в APB был в 2.29 раза меньше, чем при удержании неустойчивого груза, а в FDI – в 1.81 раза меньше. В мышцах предплечья также наблюдалось увеличение ВМО на ТМС: для FCR – в 1.30 раза, для ECR – в 1.26 раза.

При ТМС моторной коры ВМО был наибольшим на первый стимул и уменьшался на последующие стимулы (рис.59,А). Такая картина наблюдалась при удержании груза как в положении устойчивого, так и неустойчивого равновесия (рис.59,Б). Для анализа различий в изменении ВМО и фоновой активности был проведен линейный регрессионный анализ, в котором в качестве переменной использовали номер стимула. При удержании груза в положении устойчивого равновесия изменения ВМО в мышце APB с номером стимула происходили быстрее, чем изменения фоновой активности ($p < 0.05$, парный t-тест, рис.59,А). При удержании груза в положении неустойчивого равновесия эти различия не были достоверными (рис.59,Б). Двухфакторный дисперсионный анализ (условия удержания груза \times параметры мышечной активности) показал, что ВМО и фоновая активность изменялись по-разному при переходе от первой серии ко второй ($F(1,$

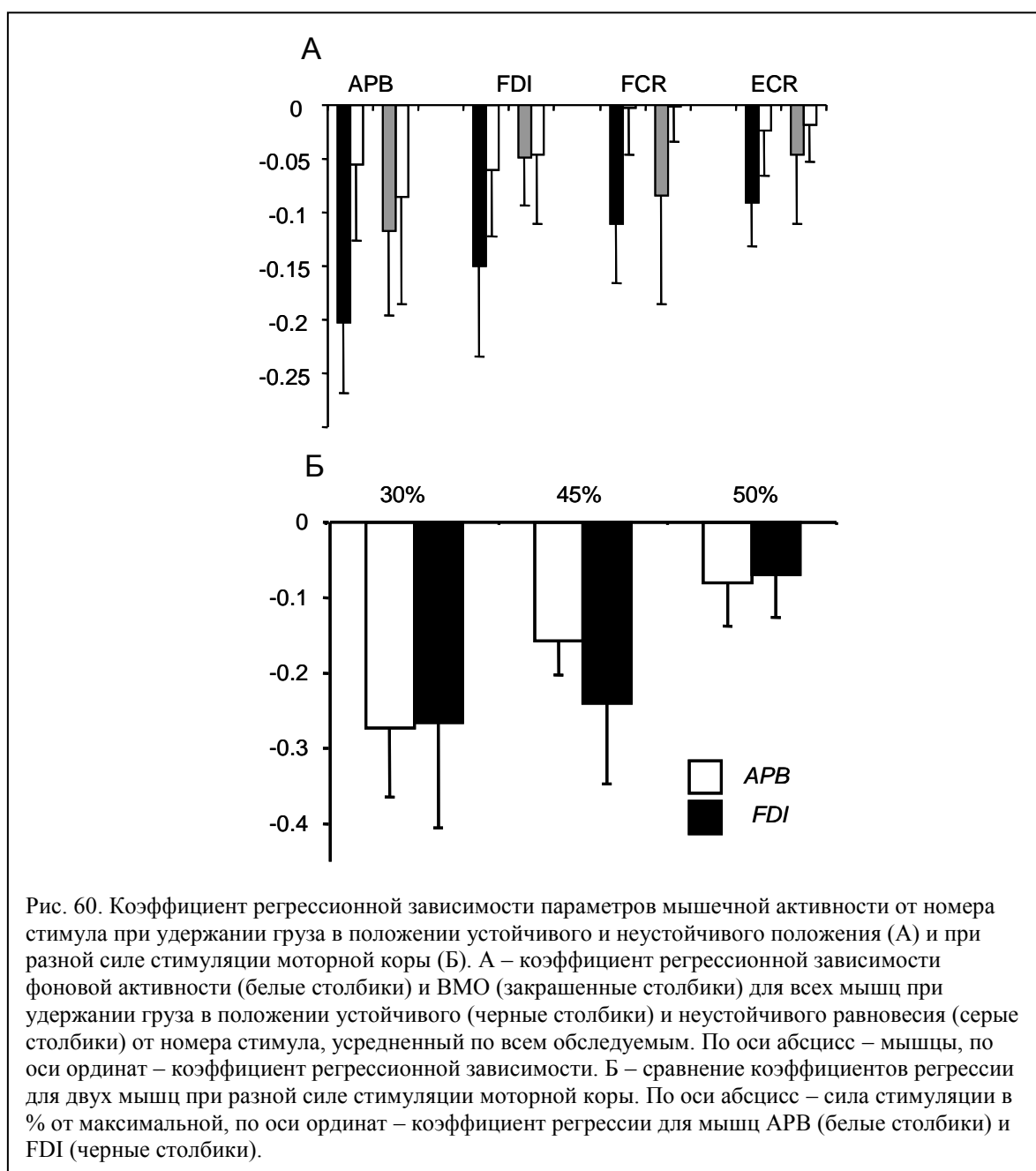
6)=20.83, $p<0.01$). Уменьшение зависимости ВМО от номера стимула при переходе от первой задаче ко второй также наблюдалась для FDI (рис. 60, А). Для этой мышцы ВМО и фоновая активность изменялись по-разному в двух исследованных задачах ($F(1,6)=7.50$, $p<0.05$). В дистальных мышцах взаимное изменение ВМО и фоновой активности происходило по-разному при удержании груза в положении устойчивого и неустойчивого равновесия.



Для флексоров предплечья FCR наблюдались различия между изменениями ВМО и фоновой активности ($p<0.05$, парный t-тест) как в первой, так и во второй серии эксперимента (рис. 60, А). Дисперсионный анализ не обнаружил различий в изменении ВМО и фоновой активности при переходе от первой ко второй серии ($F(1,6)=1.18$, $p>0.32$). Таким образом, изменения фоновой активности и ВМО происходили одинаковым образом в первой и второй задачах.

Для экстензоров кисти ECR наблюдалась тенденция к тому, что

изменения ВМО и фоновой активности с номером стимула происходят по-разному (рис. 59, А), но уровня достоверности эти различия достигли только



при удержании груза в положении устойчивого равновесия ($p < 0.05$, парный t -тест). Вместе с тем дисперсионный анализ не обнаружил различий в изменении ВМО и фоновой активности при переходе от первой ко второй серии ($F(1,6) = 2.09$, $p > 0.20$). Таким образом, для мышц FCR и ECR изменение ВМО и фоновой активности с номером стимула происходило сходным образом в первой и второй задачах в отличие от изменений в мышцах APB и

FDI. Дисперсионный анализ показал, что существуют различия в изменении ВМО с номером стимула при удержании груза в положении устойчивого равновесия для разных мышц ($F(3, 18)=5.27, p<0.01$). Наклон линии регрессии был больше для дистальных мышц APB и FDI, чем для мышц предплечья FCR и ECR (Tukey post-hoc test, $p<0.05$).

Для проверки предположения о том, что большая амплитуда первых ответов может быть связана с неожиданностью стимуляции моторной коры, была проведена контрольная серия стимуляции, когда первый стимул на моторную кору наносили через 30 секунд после захвата груза, т.е. это соответствовало шестому стимулу основной серии. В этой серии регрессионный анализ не обнаружил достоверной зависимости амплитуды ВМО на ТМС моторной коры и фоновой активности от номера стимула для APB и ADM ($p>0.22$). Для FDI было обнаружено достоверное увеличение фоновой активности, но при этом изменения амплитуды ВМО на ТМС моторной коры не были достоверными. Во время второй контрольной серии стимуляция моторной коры производилась, когда рука обследуемого лежала на столе и пальцы только касались ручки с грузом, но не сжимали ее. При этом фоновая активность возрастала в мышцах APB и FDI в 2 опытах из 4, но изменения амплитуды ВМО не были достоверными. Достоверных изменений ВМО и фоновой активности в ADM не было обнаружено. Таким образом, в контрольных экспериментах величина ВМО и фоновой активности не изменялась или немного увеличивалась, в то время как в основном эксперименте происходило уменьшение этих параметров.

Исследование изменений ВМО при разной силе стимуляции моторной коры показало, что наибольшее уменьшение амплитуды ВМО на последующие стимулы наблюдалось при минимальных силах стимуляции (рис. 59, Б). Для APB при силе стимуляции 30% от максимальной амплитуда ВМО на шестой стимул составляла 29% от амплитуды ВМО на первый, т.е. уменьшалась на 71%. При силе стимула 45% уменьшение составило 51%, а при 50% - всего 12%. Для FDI уменьшение составило 73%, 65% и 11%,

соответственно. На рис. 59, Б показано, как изменялся наклон регрессионной прямой зависимости амплитуды ВМО от номера стимула при разной силе стимуляции в мышцах APB и FDI. Таким образом, при большей силе стимуляции снижение амплитуды ВМО на последующие стимулы было выражено слабее.

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. Такое предположение подтверждается контрольной серией, в которой регистрировались ВМО на ТМС разной силы. При большой силе ТМС уменьшение ВМО было выражено слабее, что соответствует данным литературы о том, что при сильной стимуляции в моторной коре непосредственно возбуждаются аксоны пирамидных клеток т.е. в этом случае эффект стимуляции моторной коры связан не с ее активностью, а с прямым возбуждением нисходящих волокон. При слабой силе стимуляции ВМО появляются в основном из-за возбуждения нейронов коры, находящихся в активном состоянии близком к порогу срабатывания. Таким образом, уменьшение ВМО на последующие стимулы можно рассматривать, как указание на то, что со временем ослабляется роль моторной коры в управлении активностью мышц пальцев в данной задаче. Можно предположить, что при стационарной активности контроль уровня мышечной активности переходит от моторной коры к другим структурам, в частности к базальным ганглиям. Такое предположение поддерживается результатами исследований с использованием PET, в которых было показано, что некоторые области мозга активировались только при стационарном удержании клавиши, и не активировались при периодическом нажатии на нее (Dettmers et al., 1996). В частности, при

стационарной активности наблюдался повышенный кровоток в базальных ганглиях.

Заключение.

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.

Обсуждение.

Целью проведенных экспериментов было дальнейшее продвижение в понимании работы системы регуляции позы и управления произвольными движениями. Поддержание вертикальной позы формируется у детей в возрасте около 10 месяцев. Исследование позы у детей 1.5-2 лет показали, что с развитием моторных навыков формируется набор двигательных программ, используемых для восстановления нарушения вертикальной позы (Chen et al., 2008). Заметим, что в это время также происходит формирование кортикоспинальных влияний на мотонейронные пулы. В результате накопления опыта усиливается координация активности мышц на разных уровнях тела, препятствующих нарушению равновесия, а система восстановления равновесия работает в автоматическом режиме. Показано, что способность изменять вес различных сенсорных источников в процессе поддержания позы формируется у детей к 5-7 годам (Forssberg and Nashner 1982). В возрасте 7-12 лет не используют источники афферентной сигналов, дающие противоречивую информацию о равновесии вертикального положения (Hedberg et al., 2007). Можно предположить, что изменение способов использования афферентной информации связано с формированием связей в нервной системе, в том числе с установлением кортикоспинального контроля, характерного для взрослого организма. Можно ожидать, что возрастное улучшение адаптации поддержания вертикальной позы к изменению условий указывает на участие моторной коры в модификации работы системы позного контроля при изменении условий стояния. Для того чтобы изучать механизмы работы системы поддержания позы, часто приходится использовать непривычные условия поддержания равновесия. Например, для разделения локальных и нелокальных механизмов восстановления равновесия исследовали

поддержание позы на периодически наклоняемой опоре (Гурфинкель и др., 1974, 1980). В настоящей работе для изучения супраспинальных влияний на систему поддержания вертикальной позы у взрослых обследуемых было исследовано стояние человека на неустойчивой опоре. В таких непривычных условиях поддержания равновесия можно было ожидать, что система позного контроля будет перенастраиваться к новым необычным условиям, что позволит изучить супраспинальные влияния на позные механизмы. Использование ТМС моторной коры позволило показать, что возбудимость моторной коры в необычных условиях возрастает, что указывает на увеличение супраспинального контроля системы поддержания позы в необычных условиях.

Полученные результаты показывают, что при стоянии в усложненных условиях перераспределяется значимость афферентной информации, используемой для поддержания равновесия. Исследование поддержания равновесия на неустойчивой подвижной показали, что восстановление равновесия достигается не возвратом верхней части туловища в исходное положение, а подстановкой подвижной опоры под проекцию центра тяжести. Таким образом, угол в голеностопном суставе уже не является параметром, отражающим положение проекции центра тяжести, используемым системой поддержания позы для определения отклонения от равновесия. В таких условиях существенным фактором поддержания равновесия становится взаимодействие ног с опорой. На это, в частности, указывают исследования Радемакера (Rademaker, 1931), описывающие так называемую положительную реакцию опоры. Известно, что наличие или отсутствие опоры под ногами влияет на тоническую активность мышц и изменяет ответы на вибрацию мышц (Попов и др., 1981, Липшиц, 1993), поэтому можно ожидать, что при стоянии на подвижной неустойчивой опоре происходит изменение работы системы поддержания позы. В частности в наших экспериментах вибрационная стимуляция мышц ног, которая на твердом полу вызывает отклонение тела назад (Eklund, 1969, Латаш и

Гурфинкель 1976), при стоянии на неустойчивой опоре приводила к уменьшению отклонения тела от равновесия.

Изменение позной активности может быть связано не только с неустойчивым положением тела, но и с изменением значимости афферентной информации, получаемой от рецепторов разной модальности. В экспериментах с несимметричным распределением веса тела обследуемые не испытывали ощущение неустойчивости позы. В этих условиях также наблюдалось изменение значимости афферентной информации в зависимости от того, была нога нагружена или нет. Несимметричное распределение нагрузки между ногами приводит к изменению участия ноги в позном контроле, что является следствием адаптации к изменению условий поддержания позы. Такой эффект был описан в исследованиях по мышечной усталости, в которых амплитуда движения ЦД ноги после физических упражнений, приводящих к усталости мышц, уменьшался, т.е. поддержание вертикальной позы происходило в основном за счет «неусталой» ноги (Genthon et al., 2008б, Hlavackova and Vuillerme 2012).

Разгруженная нога у здорового обследуемого продолжала участвовать в поддержании позы в отличие от ситуации, наблюдаемой у пациентов после инсульта. Можно предположить, что в результате инсульта, происходило не только нарушение распределения веса между ногами (Genthon et al., 2008а), но паретическая ненагруженная нога не принимала участия в поддержании позы. Согласно результатам настоящего исследования, ненагруженная нога у здоровых обследуемых активно участвует в позном контроле, особенно во фронтальной плоскости. Конечно, перенос тяжести на здоровую ногу позволяет незатронутой инсультом ноге создавать большее усилие по восстановлению равновесия. Однако, некоторые больные стоят нагружая затронутую инсультом ногу, и при этом поддержание равновесия осуществляется менее нагруженной здоровой ногой (Mansfield et al., 2012). Можно предположить, что участие ноги в поддержании равновесия связано, не только с усилием, которое создает нога, но с тем, что опора на затронутую

инсультом ногу является неустойчивой т.е. афферентные сигналы от нее дают недостаточно точную информацию о смещении точки опоры для определения усилия, возвращающего к равновесному положению. Результаты экспериментов по стоянию с подвижной опорой под одной ногой показывают, что получение надежной информации о смещении центра давления ноги оказывается более важным, чем возможность создания момента силы.

Возможно, что асимметричная поза после инсульта связана со смещением внутренней системы координат (Barra et al., 2009). В экспериментах с иллюзиями, вызванными мышечной вибрацией, было показано, что коррекция позы осуществляется на основании внутреннего представления о положении тела, а не на реальном его положении. Поэтому можно предположить, что стояние с нагрузкой на одну ногу связано с перенастройкой внутреннего представления о положении тела, что проявляется в изменении влияния вибрации мышц на положение тела. Вероятно, что в наших экспериментах влияние односторонней вибрации мышц ног на вертикальную позу модулируется не только состоянием низкоуровневых механизмов, но и изменением внутреннего представления о положении тела.

Таким образом, можно предположить, что перенос тяжести на одну ногу влияет не только на механические условия поддержания вертикальной позы, но и позволяет получать более точную афферентную информации о смещении центра давления ноги.

Изменение работы системы поддержания позы при стоянии на неустойчивой подвижной опоре или после переноса тяжести на одну ногу происходит при усилении супраспинальных влияний, в частности влияний из первичной моторной коры. Действительно при стоянии на неустойчивой опоре ВМО возрастали в большей степени, чем текущая мышечная активность, что можно интерпретировать как участие моторной коры в адаптации позного контроля к изменившимся условиям поддержания

равновесия.

Исследование корковых влияний во время выполнения различных позных задач показало, что моторная кора участвует не только в управлении уровнем мышечной активности, но также в процессах координации движений разных частей тела и адаптации активности постуральных мышц к внешним условиям сохранения равновесия и изменения взаимодействия с внешними объектами.

Моторная кора в системе внутреннего представления

Моторная кора является высшим центром управления произвольными движениями, активность которого связана с индивидуальным управлением отдельными мышцами или движениями в ограниченном числе суставов. В то же время, поддержание позы рассматривают как набор автоматических действий на отклонение тела от равновесия. Поскольку отклонения от равновесия необходимо быстро устранить, то эти действия, как правило, осуществляются на низких уровнях нервной системы, преимущественно, на уровне спинного мозга и мозгового ствола. Поэтому при исследовании системы поддержания позы основное внимание было уделено работе спинальных и стволово-спинальных механизмов, а участие моторной коры в управлении позой не было изучено подробно.

Согласно точке зрения Шеррингтона и его последователей положение тела поддерживаются благодаря разным постуральным и выпрямительным рефлексам, простейшей формой которых являются проприоцептивные сегментарные рефлексы на растяжение. Помимо этих простейших форм позных рефлексов, имеется много более или менее сложных постуральных рефлексов, управляемых афферентными импульсами от кожи, суставов, некоторых мышц (например, мышц шеи), лабиринта и сетчатки. Впоследствии рефлекторная точка зрения была модифицирована добавлением сенсорной обратной связи. Теория поддержания вертикальной позы с системой управления на основе обратных связей позволяла описывать

поддержание равновесия и компенсацию отклонений от положения равновесия на основании сигналов от разнообразных рецепторов. На первый взгляд рефлекторная теория была достаточна для описания процесса сохранения равновесия относительно заданного референтного положения. Однако поддержание позы связано не только с сохранением постоянного положения тела в неизменном внешнем окружении. Стабильная поза должна обеспечиваться во время целенаправленного движения, как целого тела, так и отдельных его частей. По-видимому, для поддержания устойчивого положения равновесия система регуляции позы должна включать механизм определения и модификации референтного положения тела, способы определения возмущений, связанных с целенаправленными движениями, компенсации этих возмущений и обеспечение стабильности позы в точке достижения цели. Для этого внутри ЦНС должно существовать представление о конфигурации тела и о его положении в окружающем внешнем пространстве. Это представление должно включать не только кинематические, но и динамические характеристики, связанные с взаимодействием частей тела с окружающими внешними объектами. Таким образом, существенная роль в поддержании равновесия принадлежит внутрицентральному механизму. Современная точка зрения состоит в том, что система регуляции позы не является простым набором рефлексов, а представляет собой сложную систему взаимодействующих сенсомоторных процессов, в которую включены нервные центры на разных уровнях. Сенсорная информация о положении тела, головы, отдельных сегментов тела интегрируется для того, чтобы получить обобщенное описание положение равновесия, на основе которого происходит управление вертикальной позой (Ghez, 1991; Massion, 1994; Massion et al., 1997). Таким образом, реакции на позные возмущения представляют собой не просто активацию рефлекторных автоматизмов, а также включает описание изменение этих автоматизмов, связанных с изменением конфигурации тела в системе внутреннего представления. На основании внутреннего представления система регуляции

вертикальной позы у человека вырабатывает референтное положение тела (Gurfinkel et al., 1995), относительно которого происходит отслеживание и коррекция позных возмущений. Для устойчивой работы системы регуляции позы должны быть учтены не только взаимоположение звеньев тела, но и характер взаимодействия ног с опорой. Заметим, что внутренняя модель включает интерпретацию сенсорных сигналов на основе информации о внешних предметах. Система внутреннего представления обеспечивает интерпретацию афферентных сигналов и информацию о взаимодействии с внешними предметами, что приводит к изменению реакции системы регуляции позы на нарушение равновесия.

Согласно литературным данным выработка схемы тела происходит при активном участии теменной коры. По крайней мере, повреждения теменной коры приводят к нарушению нормальной схемы тела. Роль моторной коры в формировании системы внутреннего представления изучена плохо. Это связано с тем, что значительная часть влияний на мышечную активность осуществляется через моторную кору и сложно разделить нейронную активность, связанную с собственно моторными командами, и активность, связанную с изменением внутренней модели. Если принять предположение о том, что роль моторной коры состоит в адаптации внутренних программ к изменению условий выполнения двигательных задач, то можно ожидать, что моторная кора также участвует в изменении системы внутреннего представления при таких изменениях. Исследование того, какие области мозга могут участвовать в такой настройке системы регуляции позы, является важной задачей изучения работы мозга.

На участие моторной коры в системе внутреннего представления указывают результаты исследования возбудимости моторной коры при стоянии на неустойчивой опоре. Увеличение возбудимости моторной коры на неустойчивой опоре не связано прямо с увеличением активности постуральных мышц и может быть связано с изменением использования афферентных сигналов при поддержании равновесия на неустойчивой

подвижной опоре. В наших экспериментах изменение степени неустойчивости опоры влияло на использование афферентных сигналов в процессе поддержания равновесия. По-видимому, система внутреннего представления о вертикальном положении тела учитывает степень подвижности и устойчивости опоры, что приводит к изменению двигательной активности при поддержании вертикальной позы на неустойчивой опоре. Известно, что при поддержании вертикальной позы у человека наибольшая активность наблюдается в мышцах голеностопного сустава (Гурфинкель и др., 1965). Возмущение афферентного потока от этих мышц в обычных условиях приводит к отклонению тела от положения равновесия. Например, вибрация, приложенная к Ахилловым сухожилиям, вызывает отклонение тела назад (Eklund, 1969, Латаш и Гурфинкель 1976). Такой эффект вибрации связан с тем, что увеличение сигнала от мышечной вибрации рассматривается системой внутреннего представления как растяжение мышц и, соответственно, изменение угла в голеностопном суставе, указывающего на отклонение тела от положения равновесия, что вызывает реакцию системы регуляции позой направленную на уменьшении длины этих мышц. В проведенных экспериментах влияние вибрации мышц, обслуживающих голеностопный сустав, на отклонение от вертикального положения уменьшалось при стоянии на подвижной неустойчивой опоре по сравнению со стоянием на твердом полу. Можно предположить, что при стоянии на неустойчивой опоре изменение афферентных сигналов, вызванных вибрацией мышц, не рассматриваются системой внутреннего представления как отклонение тела от вертикального положения, и система регуляции в меньшей степени реагирует на сигналы, связанные с изменением длин мышц этого сустава. Вероятно, при стоянии на неустойчивой опоре большую роль в поддержании равновесия играет силовое взаимодействие стоп с опорой (Иваненко и Талис, 1995, Ivanenko et al., 1997). Таким образом, относительные вклады афферентной информации от разных источников на систему внутреннего представления о референтной вертикали изменяются в

зависимости от условий поддержания позы, что приводит к изменению двигательных реакций в разных условиях поддержания равновесия.

На изменение интерпретации афферентных сигналов системой внутреннего представления указывают также результаты, полученные в экспериментах по влиянию тактильного контакта с внешним объектом на позные колебания. Известно, что контакт с внешними предметами приводит к уменьшению позных колебаний (Jeka and Lackner, 1994, 1995). По-видимому, такой эффект точечного контакта с внешним предметом связан с тем, что афферентные сигналы от контакта дают дополнительную информацию о положении и перемещении тела и облегчают поддержание равновесия вертикальной позы. В наших экспериментах с контактом с неподвижным внешним объектом и медленным перемещением относительно этого объекта было показано, что интерпретация афферентных сигналов от контакта изменяется в зависимости от представления о взаимодействии с внешними объектами, что приводит к изменению влияния тактильного контакта на позные колебания. На неподвижной платформе при наличии контакта внешний объект воспринимался как точка, по отношению к которой можно было надежно определить положение и движение тела. Тактильный контакт с неподвижным предметом позволял системе внутреннего представления интерпретировать афферентный сигнал от него как движение тела относительно этого предмета. Наличие дополнительной информации о движении корпуса относительно этой точки приводило к уменьшению позных колебаний. На движущейся платформе изменение положения тела относительно точки контакта могло быть связано как с движением тела, так и с перемещением платформы. Таким образом, афферентация от контакта с внешним объектом при движении платформы переставала давать надежную информацию о положении тела, система регуляции позы игнорировала сигналы от такого источника, и его наличие перестало влиять на позные колебания. Такой результат указывает на то, что система внутреннего представления интерпретирует афферентную информацию по-разному в

зависимости от представления о движении тела относительно внешних предметов, что приводит к изменению влияния афферентных сигналов от тактильного контакта с внешним предметом на работу системы регуляции позы.

На неустойчивой опоре система регуляции позы может использовать изменения афферентных сигналов от кожных рецепторов пальцев, удерживающих предмет, выделяя из них составляющую сигнала, связанную с движением тела. На это указывает уменьшение позных колебаний при стоянии на неустойчивой опоре с предметом, удерживаемым рукой. Таким образом, в усложненных условиях происходит интеграция афферентной информации из разных источников для координации управления активностью мышц и компенсации позных возмущений. Можно полагать, что такая интеграция осуществляется системой внутреннего представления, которая включает в себя изменения конфигурации тела и взаимодействия с внешними объектами. Аккуратный захват предмета большим и указательным пальцами контролируется моторной корой, поэтому можно предположить, что вовлечение афферентных сигналов от пальцев, удерживающих предмет, в поддержание равновесия на неустойчивой опоре связано с участием моторной коры в системе внутреннего представления. Это участие проявляется в увеличении возбудимости моторной коры.

На участие моторной коры в системе внутреннего представления указывают исследования активности моторной коры во время двигательных иллюзий, когда обследуемый ощущает движение, не при этом отсутствует какая-либо мышечная активность. Появление двигательных иллюзий рассматривается, как отражение работы системы внутреннего представления без активации моторного выхода (Naito et al., 2002). Такие иллюзорные движения частей могут быть исследованы методами физиологии движений, а не только на основании восприятия и словесных отчетов. Одним из способов исследования, какие участки мозга участвуют в создании и работе системы внутреннего представления, является изучение активности участков мозга во

время двигательных иллюзий, которые можно вызвать, например, мышечной вибрацией. На участие моторной коры в системе внутреннего представления указывают результаты анализа визуализации активности мозга во время двигательных иллюзий, проведенные с помощью функционального ядерного магнитного резонанса. В этих исследованиях было обнаружено, что возникновение двигательной иллюзии, вызванной мышечной вибрацией, приводит к появлению активности в моторной коре. При мышечной вибрации, не сопровождающейся иллюзией движения, появление активности не наблюдалось (Naito et al., 2002). Тестирование возбудимости моторной коры во время двигательных иллюзий с помощью ТМС указывают, что появление двигательных иллюзий сопровождается увеличением возбудимости моторной коры (Талис и др., 2005).

Еще одним указанием на то, что моторная кора осуществляет настройку уровня мышечной активности при выполнении произвольного движения являются результаты, полученные в экспериментах с движением руки и удержанием предмета большим и указательным пальцами. При перемещении предмета, удерживаемого рукой, сила сжатия предмета изменяется в соответствии с изменениями инерционной силы (Flanagan and Wing, 1997) на основании внутреннего представления о силах, возникающих при движении руки с предметом. Результаты проведенных нами экспериментов показали, что возбудимость моторной коры была выше во время упреждающих изменений активности мышц пальцев, удерживающих груз, при прогнозируемом изменении нагрузки. Таким образом, можно предполагать, что при произвольном движении руки повышенная активность моторной коры связана с участием в координации силы сжатия и инерционного изменения нагрузки, вызванной произвольным движением, которая строится на основе внутреннего представления о силах, возникающих вследствие движения.

Таким образом, наши результаты свидетельствуют о том, что участие моторной коры в поддержании позы может быть связано с вовлечением

моторной коры в систему внутреннего представления. Еще одной причиной повышенной активности в моторной коре при поддержании вертикальной позы может быть ее участие в адаптации низкоуровневых механизмов к изменению условий выполнения двигательной задачи.

Из литературных источников известно, что у животных поддержание равновесия может осуществляться без участия коры головного мозга. Однако, нейроны моторной коры у животных (у кошек и кроликов) проявляют активность, связанную с позными возмущениями. Анализ активности нейронов моторной коры, красного ядра, вестибулярных ядер и ретикулярной формации позволяют предположить, что супраспинальные центры вовлечены в реакции на позные возмущения. Таким образом, многие супраспинальные центры принимают участие в управлении автоматическим процессом сохранения позы. При этом относительная роль низкоуровневых (спинальных) и супраспинальных механизмов не ясна. По-видимому, супраспинальные влияния оказывают на спинномозговые механизмы позного контроля существенные влияния, в том числе и тонические. Поэтому после перерезки спинного мозга полного восстановления работы механизмов позного контроля не происходит. В опытах с частичными перерезками спинного мозга было показано, что перерезка вентральной половины спинного мозга приводит к необратимым нарушениям позной регуляции (Lyalka et al., 2005). В то время как перерезка дорсальной половины спинного мозга, или латеральных канатиков вызывают только временное нарушение позного контроля. По-видимому, при сохранной вентральной половине спинного мозга тонические влияния от супраспинальных центров достаточны для того, чтобы поддерживать работу спинальных механизмов позной регуляции. Супраспинальные тонические влияния могут быть двух типов. Один из них активизирует работу спинальных механизмов. Другой тип влияния – это команды из супраспинальных центров, вызванные изменениями конфигурации тела и направленные на модуляцию работы спинальных механизмов поддержания позы. Вероятно, эти влияния осуществляются

стволовыми центрами через ретикулоспинальные пути. Взаимодействие системы, определяющей состояние низкоуровневых механизмов, и системы запуска этих механизмов создают условия для запуска и работы системы поддержания позы. При изучении управления локомоцией у кошки было показано, что инициация шагательных движений возможна только при определенном состоянии мышечного тонуса. При слишком высоком или низком состоянии тонуса активация шагательных автоматизмов не происходит. По-видимому, настройка работы системы поддержания позы также связана с взаимодействием систем активации и тонического состояния позных механизмов, функционирующих на разных уровнях, что приводит к фоновому распределению мышечной активности, необходимому для поддержания позы и реакций на позные возмущения.

Результаты наших экспериментов по изучению взаимодействия системы управления произвольным движением и системы регуляции позы указывают на то, что система управления, отвечающая за регуляцию вертикальной позы, планирует подготовительные упреждающие компоненты соответственно ожидаемому возмущению от движения, а после их реализации работает в обычном режиме на основе обратных связей. 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. Таким образом, перед началом произвольного движения происходит выбор не только программы для выполнения произвольного движения, но и программы для уменьшения предполагаемых позных возмущений, которая запускается до начала произвольного движения.

Увеличение возбудимости моторной коры перед выполнением

двигательных задач может быть также связано с выбором программы, согласно которой будет выполняться движение. Известно, что настройка движения на основании результата выполнения предыдущей пробы происходит с участием моторной коры, а при ее временной инактивации, например, с помощью серии ТМС такая настройка не наблюдается (Chouinard et al., 2005). В серии экспериментов с подъемом груза разной массы упреждающая активность в мышцах рук зависела от того какой груз поднимали. Таким образом, еще до начала подъема груза, параметры изменения мышечной активности в постуральных мышцах соответствовали массе груза, который будет подниматься. Результаты наших экспериментов с подъемом руки показали что, при выполнении движения с очень коротким латентным периодом изменение активности постуральных мышц происходило одновременно с началом подъема руки. Этот результат указывает на то, что управление активностью постуральных мышц связано с системой управления произвольным движением. Упреждающая активность в постуральных мышцах частично сохранялась при быстром подъеме руки в условиях, когда задача по поддержанию позы отсутствует. Таким образом, планирование управления упреждающей активностью мышц происходит с участием моторной коры.

Участие моторной коры в контроле упреждающих изменений мышечной активности и силы сжатия было показано в экспериментах по ловле падающего груза. Упреждающее увеличение активности мышц и силы сжатия начинались за 200 мс до удара падающего груза. При этом увеличение влияния на мышцы руки начинались еще раньше, что указывает на то, что упреждающие изменения в мышцах руки частично определяются влияниями из моторной коры. На это участие также указывает значение информации о массе падающего груза на упреждающие настройки. Помимо использования предыдущего опыта, в проведенных экспериментах правильный уровень силы сжатия мог быть установлен также на основе вербальной информации о массе падающего груза (тяжелый или легкий). При

наличии такой вербальной информации развиваемая максимальная сила сжатия была такой же, как и в контрольных сериях при падении груза соответствующей массы. Заметим, что вербальная информация по-разному влияла на упреждающие поздние настройки при ловле груза и подъеме руки. Для упреждающих изменений в мышцах руки было достаточно такой информации, а при подъеме руки сведения о массе поднимаемого груза не влияли на преднастройку. Такое различие может быть связано с различием коркового контроля мышц рук и ног.

Еще одним указанием на то, что моторная кора не столько управляет активностью мышц, сколько настраивает механизмы низкого уровня на выполнения движения, являются результаты экспериментов по бимануальной разгрузке. При выполнении привычной разгрузки возбудимость моторной коры изменялась параллельно упреждающей активности в двуглавой мышце плеча. В то время как при формировании упреждающей активности после выполнения нескольких проб с непривычной разгрузкой торможение в мышце становилось более выраженным, а возбудимость моторной коры при этом изменялась незначительно. По-видимому, при выполнении привычного движения упреждающая активность развивается согласно двигательной программе, сформированной в детстве (Schmitz et al., 1999), а при формировании упреждающей активности при выполнении непривычной разгрузки моторная кора вырабатывает новую двигательную программу. Таким образом, участие моторной коры в упреждающем изменении мышечной активности проявлялось сильнее во время выполнения нового необычного движения по сравнению с выполнением привычного движения. Можно предполагать, что многократное выполнение нового движения приводит к выработке внутреннего представления об этом движении, на основе которого осуществляется координация мышечной активности при движении рук. Таким образом, результаты этих экспериментов также указывают на участие моторной коры в формировании новой двигательной программы движения

на основе системы внутреннего представления о новой выполняемой задаче. Такая гипотеза объясняет различия в корковых влияниях на мышцы рук во время привычного движения и во время нового необычного движения. При выполнении привычного движения из повседневной жизни мышечная активность изменяется согласно двигательной программе, ранее выработанной на основе существующей внутренней модели движения. Во время обучения новому непривычному движению происходит формирование координации упреждающего изменения мышечной активности и движения контралатеральной руки при необычной разгрузке, и этот процесс, по-видимому, требует усиленного контроля со стороны моторной коры, что проявляется в увеличении корковых влияний.

Исследование корковых влияний при длительном удержании предмета в положении устойчивого и неустойчивого равновесия показали, что изменение роли коркового влияния при длительном удержании предмета зависит от того, находится ли предмет в положении устойчивого или неустойчивого равновесия. При удержании предмета в положении устойчивого равновесия повышенный уровень корковых влияний наблюдается только в течение короткого времени после взятия предмета. По-видимому, при удержании предмета в положении устойчивого равновесия роль моторной коры состоит в настройке уровня мышечной активности, достаточного для его удержания, а затем ее влияние уменьшается. Повышенная активность моторной коры может означать, что происходит настройка системы внутреннего представления для того, чтобы дальнейшее выполнение задачи могло происходить в автоматическом режиме. Высокий уровень корковых влияний сохраняется все время удержания предмета в положении неустойчивого равновесия. В случае плохо прогнозируемого взаимодействия с внешним предметом, как в случае удержания предмета в положении неустойчивого равновесия, необходим непрерывный контроль уровня мышечной активности и увеличенный уровень корковых влияний сохраняется в течение выполнения задачи.

Таким образом, управление мышечной активностью при выполнении позных задач происходит в результате интерпретации системой внутреннего представления афферентных сигналов и взаимодействия с внешними объектами. На основании внутреннего представления происходит настройка низкоуровневых механизмов в соответствии с условиями, необходимыми для выполнения двигательной задачи. Существенную роль в такой настройке играет моторная кора.

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, независимо 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.

Статьи в сборниках.

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.

Тезисы

32. Солопова И.А., Казенников О.В. Влияние дополнительного контакта на поддержание равновесия при стоянии на неустойчивой опоре. Российский журнал Биомеханики, 1999, N2, стр.120.
33. Talis V.L., Kazennikov O.V., Involuntary foot movement induced by muscle vibration, International Conference , Progress in Motor Control-II " Structure-function relations in volunatry movement", August 19-22, 1999, Pennsylvania State University, p.157
34. Казенников О.В., Солопова И.А., Денискина Н.В., Левик Ю.С., Иваненко Ю.П. Роль двигательной коры головного мозга в поддержании человеком равновесия при воздействии магнитной транскраниальной стимуляции. // Международная конференция по физиологии мышечной деятельности, Москва, ноябрь 2000г., с.63
35. Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л., Денискина Н.В., Левик Ю.С. Участие моторной коры в двух типах позных задач. Конференция ИВНДиНФ к 100-летию Асратяна. 2002.
36. Солопова И.А., Денискина Н.В., Казенников О.В. Вовлечение двигательной коры в позный контроль при стоянии на устойчивой и неустойчивой опоре. 6-Всероссийская конференция по биомеханике, Нижний Новгород. "Биомеханика-2002", май 2002г.,

Тезисы докладов, с.174.

37. Solopova I.A., Kazennikov O.V., Deniskina N.B., Levik Y.S., Ivanenko Y.P. Involvement of the human motor cortex in postural control during standing on stable and unstable support Society for Neuroscience abstracts, p.75, Session 407-610, Orlando, November 2-7, 2002.
38. Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л. Необходим ли корковый контроль для осуществления позной преднастройки? . II международная конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности, Москва, 2003
39. Казенников О.В, Солопова И.А., Денискина Н.В., Талис В.Л., Гришин А.А. Мышечные ответы на транскраниальную магнитную стимуляцию моторной коры в позных задачах Биомеханика-2004, VII всероссийская конференция по биомеханике, ИПФ, Нижний Новгород, 2004, т.1, 113-115.
40. Шлыков В.Ю., Казенников О.В Нисходящие супраспинальные влияния в регуляции вертикальной позы Биомеханика-2004, VII всероссийская конференция по биомеханике, ИПФ, Нижний Новгород, 2004, т.2, 120-121.
41. Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л. роль моторной коры в кинестетических иллюзиях у человека Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. Т.90. № 8. С. 324, 2004.
42. Н. В. Холмогорова, О. В. Казенников, Т. Б. Киреева, Ю. С. Левик, В. А. Селионов, Т. В. Соломатина исследование контралатеральных

влияний на поздние компенсаторные реакции человека Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. Т.90. № 8. С. 406, 2004.

43. М.А.Величенко, О.В.Казенников, Ю.С.Левик Исследование возбудимости моторной коры в задаче удержания груза. Материалы III Всероссийской школы-конференции «Физиология мышц и мышечной деятельности», ред. И.Б.Козловская, О.Л.Виноградова, Б.С.Шенкман, Москва, 2005, с.42.
44. В.Ю. Шлыков, О.В. Казенников Особенности поддержания вертикальной позы на неустойчивой опоре при слабом тактильном контакте с внешним объектом. Материалы III Всероссийской школы-конференции «Физиология мышц и мышечной деятельности», ред. И.Б.Козловская, О.Л.Виноградова, Б.С.Шенкман, Москва, 2005, с.49.
45. Солопова И. А., Талис В. Л., Казенников О. В. Кортикоспинальная возбудимость при прямых и переключенных реакциях на стимуляцию мышечных афферентов у человека: исследование методом транскраниальной магнитной стимуляции. Вестник молодых ученых Материалы Всероссийская конференция молодых исследователей «Физиология и медицина». 2006.
46. Казенников О.В., Величенко М.А., Левик Ю.С. Уменьшение возбудимости моторной коры при стационарном удержании груза. Управление движением: материалы I Всероссийской с международным участием конференции по управлению движением

(Великие Луки, 14-17 марта 2006г) ред. И.Б.Козловская,
О.Л.Виноградова. Великие Луки, 2006, с. 140

47. Казенников О.В., Величенко М.А. Снижение коркового управления при длительном поддержании мышечной активности Биомеханика-2006, VIII всероссийская конференция по биомеханике, ИПФ, Нижний Новгород, 2006, 84-85.
48. Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л., Иоффе М.Е. Изменение мышечных ответов на транскраниальную магнитную стимуляцию моторной коры при обучении упреждающим позным реакциям. Материалы IV Всероссийской с международным участием Школы-конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности «Инновационные направления в физиологии двигательной системы и мышечной деятельности», Москва, 2007, с 29. (Москва, 31 января-3 февраля, 2007г)
49. Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л., Иоффе М.Е. Изменение мышечных ответов на транскраниальную магнитную стимуляцию моторной коры при обучении упреждающим позным реакциям. Материалы IV всероссийской с международным участием Школы-конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности «Инновационные направления в физиологии двигательной системы и мышечной деятельности» Москва, 2007, с. 28
50. Казенников О.В., Улицкий С.А., Величенко М.А. участие моторной

коры в упреждающих реакциях дистальных мышц. Материалы IV всероссийской с международным участием Школы-конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности «Инновационные направления в физиологии двигательной системы и мышечной деятельности» Москва, 2007, с. 29

51. Talis V., Kazennikov O., Solopova I., and Ioffe M. Motor cortex in the natural and learned bimanual unloading Motor control 2007, #11(suppl), pS43-S44 (Progress in Motor Control VI, August 9 - 12, 2007, Santos, Brazil)
52. Казенников О.В., Солопова И.А., Талис В.Л., Иоффе М.Е. . Участие моторной коры в обучении упреждающим позным реакциям. XX съезд Физиологического общества им. И.П.Павлова. Тезисы докладов, Москва, ИД «Русский врач», 2007, с.252. (Москва, 4 – 8 июня, 2007г)
53. Шлыков В.Ю., Казенников О.В. Реакция на возмущение вертикальной позы человека в разных условиях стояния. // XX Съезд физиологического общества имени И.П. Павлова. Тезисы докладов. Москва 2007. С.492. (Москва, 4 – 8 июня, 2007г).
54. Селионов В.А., Казенников О.В., Левик Ю.С. Роль афферентации от рецепторов стопы в генерации шагательной ритмики в условиях разгрузки ноги у человека. XX Съезд физиологического общества имени И.П. Павлова. Тезисы докладов. Москва 2007. С.411. (Москва, 4 – 8 июня, 2007г).

55. Липшиц М.И., Казенников О.В. Роль проприоцептивной информации в программировании упреждающих позных компонент произвольного движения. // Биомеханика-2008. IX Всероссийская конференция по биомеханике. Тезисы докладов. Нижний Новгород. 2008, с. 243-244.
56. Казенников О.В., Улицкий С.А. Исследование упреждающей активности мышц руки при ловле падающего предмета // Биомеханика-2008. IX Всероссийская конференция по биомеханике. Тезисы докладов. Нижний Новгород. 2008, с. 243-244.
57. Казенников О.В. Исследование изменения силы сжатия, приложенной к платформе, при разных способах информации о падении на нее груза. Сб. Системные и клеточные механизмы в физиологии двигательной системы. V всероссийская с международным участием конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности. Москва, 2009, с 33.
58. Казенников О.В., Липшиц М.И. Взаимодействие систем управления вертикальной позой и движением при быстром произвольном подъеме руки. Сб. Нейронаука для медицины и психологии, Материалы пятого международного междисциплинарного конгресса, Судак, Украина, 2009, с. 117.
59. Казенников О.В., Киреева Т.Б., Шлыков В.Ю. Влияние вибрации мышц голени на вертикальную позу при разном распределении нагрузки на ноги. // Материалы IV всероссийской с международным

участием конференции по управлению движением, приуроченной к 90-летнему юбилею Кафедры физиологии российского государственного университета физической культуры, спорта, молодежи и туризма (ГЦОЛИФК), Москва, Россия, 01 – 03 февраля 2012г., С. 65.

60. Казенников О.В., Киреева Т.Б., Шлыков В.Ю. Особенности поддержания вертикальной позы при неравномерной нагрузке на ноги. 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, стр.48
61. Казенников О.В., Киреева Т.Б., Шлыков В.Ю. Влияние асимметричной нагрузки на ноги на поддержание вертикальной позы, Управление движением (Motor Control 2014). Материалы 5-ой Российской, с международным участием, конференции по управлению движением, 3-5 февраля 2014 г. Под ред. И. Б. Козловской, О. Л. Виноградовой, А. Ю. Мейгала. Петрозаводск, Изво ПетрГУ 2014. с. 29.
62. Талис В.Л., Казенников О.В. Роль моторной коры в позных задачах, связанных с активностью мышц рук. Управление движением (Motor Control 2014). Материалы 5-ой Российской, с международным участием, конференции по управлению движением, 3-5 февраля 2014 г. Под ред. И. Б. Козловской, О. Л. Виноградовой, А. Ю.

Мейгала. Петрозаводск, Из-во ПетрГУ 2014, с. 60.

63. Казенников О . В . , Киреева Т . Б . , Шлыков В . Ю Поддержание вертикальной позы при асимметричной нагрузке на ноги и подвижной опоры под одной ногой // Новые подходы к изучению классических проблем . Материалы VIII Всероссийской с международным участием конференции с элементами школы по физиологии мышц и мышечной деятельности . Москва , 2 - 4 февраля 2015 г . – М. С.51.

Список цитируемой литературы

1. Беленький И.Е., Гурфинкель В.С., Пальцев Е.И. (1967) Об элементах управления произвольными движениями // Биофизика., Т. XII, В. 1, С. 135.
2. Бернштейн Н.А. (1947) О построении движений. М., Медгиз,; 255.
3. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. (1988) Функциональные асимметрии человека // Москва. Медицина. 240 с.
4. Гурфинкель В.С. (1994) Физиология двигательной системы. Успехи физиол. наук.; 25: 2: 83-88.
5. Гурфинкель В.С., Киреева Т.Б., Левик Ю.С. (1996) Влияние вибрации постуральных мышц на поддержание равновесия во фронтальной плоскости при разных уровнях устойчивости // Физиология человека.. Т.22(2). С. 83.
6. Гурфинкель В.С., Коц Я.М., Шик М.Л. (1965) Регуляция позы человека. М., Наука, 255.
7. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С. (1991) Концепция схемы тела и моторный контроль. // В сб.: “Интеллектуальные процессы и их моделирование. Организация движений” Ред. А.В. Чернавский. – М.: Наука,. – С.59 – 105.
8. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С. (1995) Система внутреннего представления и управление движениями // Вестник РАН.. Т. 65. №1. С. 29.
9. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С., (1999) Мышечная рецепция и обобщенное описание положения тела // Физиология человека.. Т. 25. № 1. С. 87.

10. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С., Лебедев М.А. (1991) Концепция схемы тела и моторный контроль. Схема тела в управлении позными автоматизмами. //В сб.: “Интеллектуальные процессы и их моделирование. Пространственно-временная организация” Ред. А.В. Чернавский, – М.: Наука, – С.24–53.
11. Гурфинкель В.С., Липшиц М.И., Мори С., Попов К.Е. (1981) Стабилизация положения корпуса - основная задача позной регуляции. //, Физиология человека, т.7(3), с. 400-410. Gurfinkel' VS, Lipshits MI, Mori S, Popov KE. Stabilization of body position as the main task of postural regulation. Hum Physiol. 1981 May-Jun;7(3):155-65
12. Гурфинкель В.С., Липшиц М.И., Попов К.Е. (1974) Является ли рефлекс на растяжение основным механизмом в системе регуляции вертикальной позы человека? // Биофизика, т. 19(4), с.744-748.
13. Иваненко Ю.П., Талис В.Л. (1995) Влияние устойчивости опоры на позные вибрационные реакции человека // Физиология человека. Т.21(1). С.116.
14. Иоффе М.Е. Механизмы двигательного обучения. М.: Наука, 1991, 134 с.
15. Иоффе М.Е., Устинова К.И., Черникова Л.А. (2003) Особенности обучения произвольному контролю позы при поражениях пирамидной и нигростриарной систем Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. Т. 53. № 3. С. 306.
16. Козловская И.Б. (1976) Афферентный контроль произвольных движений. - М.: Наука, - 294 с.
17. Копылов И.А., Кручинин П.А., Новожилов И.В. (2003) О реализуемости движений по Н.А.Бернштейну // Известия Российской академии наук. Механика твердого тела. № 5. С. 39-50.

18. Латаш М.Л., Гурфинкель В.С. (1976) Вибрационный тонический рефлекс и положение тела. // Физиология Человека, т. 2(4): с.593
19. Липшиц М.И. (1993) Влияние взаимодействия стоп с опорой на тоническую активность мышц ног при стоянии // Физиология человека. Т.19,N5. - С.86-94
20. Липшиц М.И., Моуритц К., Попов К.Е. (1981) Количественный анализ упреждающих позных компонентов сложного произвольного движения // Физиология человека., Т. 7, № 3, С. 411.
21. Попов К.Е., Гурфинкель В.С., Липшиц М.И. (1981) Влияние взаимодействия стоп с опорой на вызванные вибрацией рефлекторные ответы мышц голени// 1981, Физиология Человека, т.7 (4), с.716-723
22. Попов К.Е., Гурфинкель В.С., Липшиц М.И. (1982) Пороги кинестетической чувствительности в вертикальной позе // Физиология человека.. Т. 8. № 6. С. 981.
23. Попов К.Е., Сметанин Б.Н., Гурфинкель В.С., Кудинова М.П., Шлыков В.Ю. (1986) Пространственное восприятие и вестибуломоторные реакции у человека // Нейрофизиология. Т.18(6). С.779.
24. Сеченов И.М. (1863) по изданию Элементы мысли. (Серия Психология-классика), 2001, СПб: издательский дом Питер,. 416 с.
25. Талис В.Л., Солопова И.А., Казенников О.В. (2005) Кортикоспинальная возбудимость при прямых и переключенных реакциях на стимуляцию мышечных афферентов у человека: исследование методом транскраниальной магнитной стимуляции Сенсорные системы, , 19, №3, 269-277.
26. Томиловская Е.С., Мошонкина Т.Р., Городничев Р.М. и др. (2013) Механическая стимуляция опорных зон стоп: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека // Физиология человека. Т. 39. № 5. С. 34.

27. Фельдман А.Г. (1979) Центральные и рефлекторные механизмы управления. М: Наука.
28. Шлыков В.Ю, Селионов В.А. (2002) Влияние дополнительной опоры на поддержание вертикальной позы человека // Физиология человека.. Т. 29. № 2. С. 100.
29. Alexander, G.E., and Crutcher, M.D. (1990). Preparation for movement: neural representations of intended direction in three motor areas of the monkey. *J. Neurophysiol.* 64, 133–178.
30. Alexandrov, A.V., Frolov, A.A. and Massion, J. (1998). Axial synergies during human upper trunk bending. *Exp. Brain Res.*, 118: 210–220.
31. Alexandrov AV, Frolov AA, Horak FB, Carlson-Kuhta P, Park S. (2005) Feedback equilibrium control during human standing. *Biol Cybern.*; 93(5):309-22.
32. Amblard, B., Cremieux, J., Marchard, A.R. and Carblanc, A. (1985) Lateral orientation and stabilization of human stance: static versus dynamic visual cues. *Exp. Brain Res.*, 61, 21-37
33. Ameli M., Dafotakis M., Fink G.R., Nowak D.A. (2008) Predictive force programming in the grip-lift task: The role of memory links between arbitrary cues and object weight // *Neuropsychologia*. V. 46. №9. P. 2383.
34. Armstrong, D.M. and Drew, T. (1984). Discharges of pyramidal tract and other motor cortical neurones during locomotion in the cat. *J. Physiol. (Lond.)*, 346: 471–495.
35. Anker L.C., Weerdesteyn V., van Nes I.J. et al. (2008) The relation between postural stability and weight distribution in healthy subjects // *Gait Posture*. v. 27. p. 471.
36. Aruin AS, Latash ML. (1995a) Directional specificity of postural muscles in feed-forward postural reactions during fast voluntary arm movements. *Exp Brain Res.*;103(2):323-32.

37. Aruin AS, Latash ML. (1995b) The role of motor action in anticipatory postural adjustments studied with self-induced and externally triggered perturbations. *Exp Brain Res.*;106(2):291-300.
38. Ashe J, Georgopoulos AP (1994) Movement parameters and neural activity in motor cortex and area 5. *Cerebral Cortex* 6: 590–600.
39. Augurelle A-S, Penta M, White O, Thonnard J-L (2003) The effects of a change in gravity on the dynamics of prehension. *Exp Brain Res* 148:533–540.
40. Babin-Ratte S, Sirigu A, Gilles M, Wing A (1999) Impaired anticipatory finger grip-force adjustments in a case of cerebellar degeneration. *Exp Brain Res* 128:81–85.
41. Bard, P., Macht, M.B., (1958) The behavior of chronically decerebrate cat. // In: Wolstenholme, G.E.W., O'Connor, C.M. (Eds.), *Neurological Basis of Behavior*. Churchill, London,. pp. 55–71.
42. Barker A.T., Jalinous R., Freeston I.L. (1985) Non-invasive magnetic stimulation of human motor cortex. *Lancet.* 8437: 1106–1107.
43. Barra J, Oujamaa L, Chauvineau V, Rougier P, Pérennou D. (2009) Asymmetric standing posture after stroke is related to a biased egocentric coordinate system // *Neurology.* V. 72. № 18. P. 1582.
44. Beloozerova IN, Sirota MG, Orlovsky GN, Deliagina TG (2005) Activity of pyramidal tract neurons in the cat during postural corrections. *J Neurophysiol* 93: 1831–1844.
45. Beloozerova IN, Sirota MG, Swadlow HA, Orlovsky GN, Popova LB, Deliagina TG (2003) Activity of different classes of neurons of the motor cortex during postural corrections. *J Neurosci* 23: 7844–7853.
46. Beloozerova, I.N. and Sirota, M.G. (1993). The role of the motor cortex in the control of accuracy of locomotor movements in the cat. *J. Physiol. (Lond.)*, 461: 1–25.

47. Benvenuti F., Stanhope S.J., Thomas S.L., Panzer V.P., Hallet M. (1997) Flexibility of anticipatory postural adjustments revealed by self-paced and reaction-time arm movements // *Brain Res.*, V. 761, P. 59.
48. Berthoz, A., Lacour, M., Soechting, J.F. and Vidal, P.P. (1979) The role of vision in the control of posture during linear motion. *Prog. Brain res.* 50, 197-210.
49. Blakemore SJ, Wolpert D, Frith C. (2000) Why can't you tickle yourself? *Neuroreport.* 3;11(11):R11-6.
50. Blaszczyk JW, Prince F, Raiche M, Hébert R. (2000) Effect of ageing and vision on limb load asymmetry during quiet stance // *J. Biomech.* v.33. p.1243.
51. Blank, R., Breitenbach, A., Nitschke, M., Heizer, W., Letzgus, S., Hermsdorfer, J. (2001). Human development of grip force modulation relating to cyclic movement-induced inertial loads. *Exp Brain Res*, 138, 193-199.
52. Bonda E, Petrides M, Frey S, Evans A (1995) Neural correlates of mental transformations of the body-in-space. *Proc Natl Acad Sci U S A* 92:11180–11184.
53. Bonifazi S, Farnè A, Rinaldesi L, Làdavas E. (2007) Dynamic size-change of peri-hand space through tool-use: spatial extension or shift of the multi-sensory area. *J Neuropsychol.* Mar;1(Pt 1):101-14.
54. Bonnet M, Gurfinkel S, Lipchits MJ, Popov KE. (1976) Central programming of lower limb muscular activity in the standing man. *Agressologie.*;17 :35-42
55. Bouisset S, Richardson J, Zattara M. (2000) Are amplitude and duration of anticipatory postural adjustments identically scaled to focal movement parameters in humans? *Neurosci Lett.* Jan 14;278(3):153-6.

56. Bouisset S, Richardson J, Zattara M. (2000) Do anticipatory postural adjustments occurring in different segments of the postural chain follow the same organisational rule for different task movement velocities, independently of the inertial load value? *Exp Brain Res.* May;132(1):79-86.
57. Bouisset S, Zattara M. (1987) Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *J Biomech.*;20(8):735-42.
58. Brauer SG, Woollacott M, Shumway-Cook A (2002) The influence of a concurrent cognitive task on the compensatory stepping response to a perturbation in balance-impaired and healthy elders. *Gait Posture* 15: 83–93.
59. Braun C, Heinz U, Schweizer R, Wiech K, Birbaumer N, Topka H. (2001) Dynamic organization of the somatosensory cortex induced by motor activity. *Brain.* Nov;124(Pt 11):2259-67.
60. Britton, T.C., Day, B.L., Brown, P., Rothwell. J.C., Thompson. P.D. and Marsden. CD. (1993) Postural electromyographic responses in the arm and leg following galvanic vestibular stimulation in man. *Exp. Brain res.*, 94, 143-151.
61. Bronstein AM. (1986) Suppression of visually evoked postural responses. *Exp Brain Res.*;63(3):655-8.
62. Brown LA, Shumway-Cook A, Woollacott MH (1999) Attentional demands and postural recovery: the effects of aging. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 54: M165–M171.
63. Buchanan JJ, Horak FB. Voluntary control of postural equilibrium patterns. *Behav Brain Res.* 2003 Aug 14;143(2):121-40.
64. Buchner DM, Larson EB (1987) Falls and fractures in patients with Alzheimer-type dementia *JAMA* 257: 1492–1495.

65. Burleigh A, Horak F (1996) Influence of instruction, prediction, and afferent sensory information on the postural organization of step initiation. *J Neurophysiol* 75: 1619–1628.
66. Burleigh AL, Horak FB, Malouin F (1994) Modification of postural responses and step initiation: evidence for goal-directed postural interactions. *J Neurophysiol* 72: 2892–2902.
67. Burstedt MK, Flanagan JR, Johansson RS (1999) Control of grasp stability in humans under different frictional conditions during multidigit manipulation. *J Neurophysiol* 82:2393–2405.
68. Cabel DW, Cisek P, Scott SH (2001) Neural activity in primary motor cortex related to mechanical loads to the shoulder and elbow during a postural task. *J Neurophysiol* 86: 2102–2108.
69. Cadoret G, Smith AM (1996) Friction, not texture, dictates grip forces used during object manipulation. *J Neurophysiol* 75:1963–1969.
70. CarpenterMG, Frank JS, Adkin AL, Paton A, Allum JH (2004) Influence of postural anxiety on postural reactions to multi-directional surface rotations. *J Neurophysiol* 92: 3255–3265.
71. Chan CWY, Melvill Jones G, Kearney RE, Watt DGD (1979) The ‘late’ electromyographic response to limb displacement in man. I. Evidence for supraspinal contribution. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 46: 173–181.
72. Chen LC, Metcalfe JS, Chang TY, Jeka JJ, Clark JE. (2008) The development of infant upright posture: sway less or sway differently? *Exp Brain Res.* 186(2):293-303.
73. Cheney PD, Fetz EE (1980) Functional classes of primate corticomotoneuronal cells and their relation to active force. *J Neurophysiol* 44: 773–791.

74. Chong RK, Horak FB, Woollacott MH (1999) Time-dependent influence of sensorimotor set on automatic responses in perturbed stance. *Exp Brain Res* 124: 513–519.
75. Chouinard PA, Leonard G, Paus T. (2005) Role of the primary motor and dorsal premotor cortices in the anticipation of forces during object lifting. *J Neurosci.* 25(9):2277-84.
76. Clement G., Gurfimkel V.S., Lestienne F., Lipshits M.I., Popov K.E. (1984) Adaptation of postural control to weightlessness // *Exp. Brain Res.*, V. 57, P. 61.
77. Cole K, Rotella D (2002) Old age impairs the use of arbitrary visual cues for predictive control of fingertip forces during grasp. *Exp Brain Res* 143:35–41.
78. Cole KJ and Abbs JH. (1988) Grip force adjustments evoked by load force perturbations of a grasped object. *J Neurophysiol* 60: 1513–1522,.
79. Cole KJ, Johansson RS (1993) Friction at the digit-object interface scales the sensorimotor transformation for grip responses to pulling loads. *Exp Brain Res* 95:523–532.
80. Collins JJ, De Luca CJ. (1995) The effects of visual input on open-loop and closed-loop postural control mechanisms. *Exp Brain Res.*;103(1):151-63.
81. Cordo P.J., Nashner L.M. (1982) Proprieties of postural adjustments associated with rapid arm movement // *J. Neurophysiol.*, V. 47, P. 287.
82. Creath R, Kiemel T, Horak F, Jeka JJ. (2008) The role of vestibular and somatosensory systems in intersegmental control of upright stance. *J Vestib Res.*;18(1):39-49.
83. Crenna P., Frigo C., Massion J., Pedotti A. (1987) Forward and backward axial synergies in man // *Exp Brain Res.*, V. 65, P. 538.

84. Day B.L., Severac Cauquil A., Bartolomei L., Pastor M.A., Lyon I.N. (1997) Human body-segment tilts induced by galvanic stimulation: a vestibularly driven balance protection mechanism // *J. Physiol.*. V.500(Pt3). P.661.
85. De Wolf S, Slijper H, Latash ML. (1998) Anticipatory postural adjustments during self-paced and reaction-time movements. *Exp Brain Res.* Jul;121(1):7-19.
86. Dehaene S, Molko N, Cohen L, Wilson AJ (2004) Arithmetic and the brain. *Curr Opin Neurobiol* 14: 218–224.
87. Dettmers C., Lemon R.N., Stephan K.M., Fink G.R., Frackowiak R.S. (1996) Cerebral activation during the exertion of sustained static force in man // *Neuroreport.*. V. 7. P. 2103.
88. Di Lazzaro V, Oliviero A, Pilato F, Saturno E, Dileone M, Mazzone P, Insola A, Tonali J.C. Rothwell (2004) The physiological basis of transcranial motor cortex stimulation in conscious humans. *Clin Neurophysiol*;115(2):255-266.
89. Di Lazzaro V, Oliviero A, Pilato F, Saturno E, Insola A, Mazzone P, Tonali PA, Rothwell JC. (2002) Descending volleys evoked by transcranial magnetic stimulation of the brain in conscious humans: effects of coil shape. *Clin Neurophysiol*;113:114–9.
90. Diedrichsen J., Verstynen T., Lehman S.L., Ivry R.B. (2005) Cerebellar involvement in anticipating the consequences of self-produced actions during bimanual movements // *J. Neurophysiol.*. V.93. P. 801-812.
91. Diermayr G., Gysin P., Hass C., Gordon A. Grip force control during gait initiation with a hand-held object // *Exp Brain Res.* 2008. V. 190. №3. P. 337.
92. Dietz V, Trippel M, Ibrahim IK, Berger W (1993) Human stance on a sinusoidally translating platform: balance control by feedforward and feedback mechanisms. *Exp Brain Res* 93:352–362

93. Drew T (1993) Motor cortical activity during voluntary gait modifications in the cat. I. Cells related to the forelimbs. *J Neurophysiol* 70: 179–199.
94. Dufossé M, Hugon M, Massion J. (1985) Postural forearm changes induced by predictable in time or voluntary triggered unloading in man. *Exp Brain Res.*;60(2):330-4.
95. Edgley S A., Eyre J.A., Lemon R.N., Miller S. (1997) Comparison of activation of corticospinal neurons and spinal motor neurons by magnetic and electrical transcranial stimulation in the lumbosacral cord of the anaesthetized monkey // *Brain.* V. 120. P. 839.
96. Ehrsson HH, Fagergren A, Jonsson T, Westling G, Johansson RS, and Forssberg H. (2000) Cortical activity in precision versus power grip tasks: an fMRI study. *J Neurophysiol* 83: 528–536,.
97. Ehrsson HH, Kito T, Sadato N, Passingham RE, Naito E (2005) Neural substrate of body size: illusory feeling of shrinking of the waist. *PLoS Biol* 3:e 412.
98. Ehrsson HH, Kuhtz-Buschbeck JP, and Forssberg H. (2002) Brain regions controlling non-synergistic versus synergistic movement of the digits: an fMRI study. *J Neurosci* 22: 5074–5080,.
99. Ehrsson HH, Spence C, Passingham RE (2004) That's my hand! Activity in premotor cortex reflects feeling of ownership of a limb. *Science* 305:875–877.
100. Eklund G. (1969) Influence of muscle vibration on balance in man. A preliminary report // *Acta Soc. Med. Ups.* V.74(3-4). P.113.
101. Eliasson AC, Forssberg H, Ikuta K, Apel I, Westling G, Johansson R (1995) Development of human precision grip. V. anticipatory and triggered grip actions during sudden loading. *Exp Brain Res* 106:425–433.
102. Evarts EV (1968) Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *J Neurophysiol* 31: 14–27.

103. Evarts EV (1969) Activity of pyramidal tract neurons during postural fixation. *J Neurophysiol* 32: 375–385.
104. Fellows SJ, Ernst J, Schwarz M, Topper R, Noth J (2001) Precision grip deficits in cerebellar disorders in man. *Clin Neurophysiol* 112:1793–1802.
105. Fellows SJ, Noth J, Schwarz M (1998) Precision grip and Parkinsons disease. *Brain* 121:1771–1784.
106. Fitzpatrick R., McCloskey D.I. (1994) Proprioceptive, visual and vestibular thresholds for the perception of sway during standing in humans // *J Physiol.* vol.478. P.173.
107. Flament D., Goldsmith P., Buckley C. J., Lemon R. N. (1993) Task dependence of responses in first dorsal interosseous muscle to magnetic brain stimulation in man. *J. Physiol.* 464: 361-378.
108. Flanagan JR, Tresilian J, Wing AM (1993) Coupling of grip force and load force during arm movements with grasped objects. *Neurosci Lett* 152:53–56.
109. Flanagan JR, Tresilian JR (1994) Grip-load force coupling: a general control strategy for transporting objects. *J Exp Psychol Human* 20:944–957.
110. Flanagan JR, Wing AM (1993) Modulation of grip force with load force during point-to-point arm movements. *Exp Brain Res* 95:131–143.
111. Flanagan JR, Wing AM (1995) The stability of precision grip forces during cyclic arm movements with a hand-held load. *Exp Brain Res* 105:455–464.
112. Flanagan JR, Wing AM. (1997) The role of internal models in motion planning and control: evidence from grip force adjustments during movements of hand-held loads. *J Neurosci.* Feb 15;17(4):1519-28.
113. Forget R, Lamarre Y (1995) Postural adjustments associated with different unloading of the forearm: effects of proprioceptive and cutaneous afferent deprivation. *Can J Physiol Pharmacol* 73:285–294

114. Forssberg H, Nashner LM. (1982) Ontogenetic development of postural control in man: adaptation to altered support and visual conditions during stance. *J Neurosci.*;2(5):545-52.
115. Forssberg H, Eliasson AC, Kinoshita H, Johansson RS, Westling G (1991) Development of human precision grip. I. Basic coordination of force. *Exp Brain Res* 85:451–457
116. Forssberg H, Kinoshita H, Eliasson AC, Johansson RS, Westling G, and Gordon AM. (1992) Development of human precision grip. II. Anticipatory control of isometric forces targeted for object's weight. *Exp Brain Res* 90: 393–398,.
117. Friedli, W. G., Cohen, L., Hallett, M., Stanhope, S. and Simon, S. R. (1988) Postural adjustments associated with rapid voluntary arm movements. II. Biomechanical analysis. *J. neurol neurosurg. Psychiat.* 51, 232-243.
118. Fu Q-G, Flament D, Coltz JD, Ebner TJ (1995) Temporal encoding of movement kinematics in the discharge of primate primary motor and premotor neurons. *J Neurophysiol* 73: 836–854.
119. Fu Q-G, Suarez JJ, Ebner TJ (1993) Neuronal specification of direction and distance during reaching movements in the superior precentral premotor area and primary motor cortex of monkeys. *J Neurophysiol* 70: 2097–2116.
120. Fukson OI, Berkinblit MB, Feldman AG. (1980) The spinal frog takes into account the scheme of its body during the wiping reflex. *Science*. Sep 12;209(4462):1261-3.
121. Genthon N, Gissot AS, Froger J, Rougier P, Pérennou D. (2008a) Posturography in patients with stroke: estimating the percentage of body weight on each foot from a single force platform // *Stroke*. V. 39. p. 489.

122. Genthon N, Rougier P, Gissot AS, Froger J, Pélissier J, Pérennou D. (2008) Contribution of each lower limb to upright standing in stroke patients // *Stroke*. V. 39. p. 1793.
123. Genthon N, Rougier P. (2005) Influence of an asymmetrical body weight distribution on the control of undisturbed upright stance // *J Biomech*. V. 38. P. 2037.
124. Georgopoulos AP, Grillner S (1989) Visuomotor coordination in reaching and locomotion. *Science* 245: 1209–1210.
125. Georgopoulos AP, Kalaska JF, Caminiti R, Massey JT (1982) On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *J Neurosci* 2: 1527–1537.
126. Georgopoulos AP, Kalaska JF, Crutcher MD, Caminiti R, Massey JT (1984) The representation of movement direction in the motor cortex: single cell and population studies. In: *Dynamic Aspects of Neocortical Function*, ed. Edelman GM, Gall WE, Cowan WM. John Wiley & Sons, New York, pp. 501–524.
127. Ghez C. (1991) Posture. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, editors. *Principles of neural science*. New York: Elsevier;. p. 567–607.
128. Gordon A.M., Forssberg H., Johansson R.S., Westling G. Visual size cues in the programming of manipulative forces during precision grip // *Exp. Brain Res*. 1991. V. 83. P. 477.
129. Gordon AM (2001) Development of hand motor control. In: Kalverboer AF, Gramsbergen A (eds) *Handbook of brain and behaviour in human development*. Kluwer, Dordrecht, pp 513–537.
130. Gordon AM, Duff SV (1999) Fingertip forces during object manipulation in children with hemiplegic cerebral palsy. I: anticipatory scaling. *Dev Med Child Neurol* 41:166–175.

131. Graziano MS, Gross CG. (1993) A bimodal map of space: somatosensory receptive fields in the macaque putamen with corresponding visual receptive fields. *Exp Brain Res.*;97(1):96-109.
132. Gurfinkel V. S., Levik Yu. S. (1993) The suppression of cervico-ocular response by haptokinetic information about contact with a rigid immobile object // *Exp. Brain Res.*, , vol. 95, pp. 359-354.
133. Gurfinkel V.S., Ivanenko Y.P., Levik Y.S., Babakova I.A. (1995) Kinesthetic reference for human orthograde posture // *Neuroscience..* V.68(1). P.229.
134. Gurfinkel V.S., Lipshits M.I, Lestienne F. (1988) Anticipatory neck muscle activity associated with rapid arm movements // *Neurosci Lett.*, V. 94, P. 104.
135. Gurfinkel VS 1994 The mechanisms of postural regulation in man. *Soviet scientific reviews* vol. 7, pt, 5, p. 59-89.
136. Gurfinkel VS, Lipshits MI, Mori S, Popov KE. (1976) Postural reactions to the controlled sinusoidal displacement of the supporting platform. *Agressologie.*;17
137. Gurfinkel, V.S., Levik, Yu.S., Popov, K.E., Smetanin, B.N. and Shlikov, Y. (1988). Body scheme in the control of postural activity. In: Gurfinkel V.S., Ioffe M.E., Massion J. and Roll J.-P. (Eds.), *Stance and Motion: Facts and Concepts*. Plenum Press, New York, pp. 185–193.
138. Gysin P, Kaminski TR, Gordon AM (2003) Coordination of fingertip forces in object transport during locomotion. *Exp Brain Res* 149:371–379.
139. Hauer K, Pfisterer M, Weber C, Wezler N, Kliegel M, Oster P (2003) Cognitive impairment decreases postural control during dual tasks in geriatric patients with a history of severe falls. *J Am Geriatr Soc* 51: 1638–1644.

140. Head H. and Holmes G. (1911) Sensory disturbances from cerebral lesions
Brain 34: 102-254.
141. Hedberg A, Schmitz C, Forssberg H, Hadders-Algra M. (2007) Early development of postural adjustments in standing with and without support.
Exp Brain Res. Apr;178(4):439-49.
142. Henry S.M., Fung J, Horak F.B. (2001) Effect of stance width on multi directional postural responses. J Neurophysiol 85: 559–570.
143. Hermsdorfer J, Marquardt C, Philipp J, Zierdt A, Nowak D, Glasauer S, Mai N (1999a) Grip forces exerted against stationary held objects during gravity changes. Exp Brain Res 126:205–214.
144. Hermsdorfer J, Ulrich S, Marquardt C, Goldenberg G, Mai N (1999b) Prehension with the ipsilesional hand after unilateral brain damage. Cortex 35:139–161.
145. Hess, W. R. (1943) Teleokinetisches und ereismatisches Kriiftesystem in der Biomotorik. *Helv. Physiol. Pharmac. Acta* 1, C62~63.
146. Hikosaka O, Tanaka M, Sakamoto M, and Iwamura Y. (1985) Deficits in manipulative behaviors induced by local injections of muscimol in the first somatosensory cortex of the conscious monkey. Brain Res 325: 375–380.
147. Hlavackova P, Vuillerme N. (2012) Do somatosensory conditions from the foot and ankle affect postural responses to plantar-flexor muscles fatigue during bipedal quiet stance? // *Gait Posture*.. v. 36. p.16.
148. Hollerbach M.J., Flash T. (1982) Dynamic interactions between limb segments during planar arm movement. *Biol Cybern.*;44(1):67-77.
149. Horak F.B., Nashner L.M. (1986) Central program of postural movement: adaptation to altered support-surface configurations // *J. Neurophysiol.* V. 55. P. 1369.
150. Horak FB, Diener HC, Nashner LM (1989) Influence of central set on human postural responses. J Neurophysiol 62(4):841–853.

151. Horak FB. (2006) Postural orientation and equilibrium: what do we need to know about neural control of balance to prevent falls? *Age Ageing*. Sep;35 Suppl 2:ii7-ii11.
152. Horak, F.B., Macpherson, J.M., (1996) Postural orientation and equilibrium. In: Rowell, L.B., Shepherd, J.T. (Eds.), *Handbook of Physiology. Exercise: Regulation and Integration of Multiple Systems*. Oxford UP, New York.
153. Hugon M, Massion J, Wiesendanger M (1982) Anticipatory postural changes induced by active unloading and comparison with passive unloading in man. *Pflügers Arch* 393:292–296
154. Hunter T, Sacco P, Nitsche MA, Turner DL. Modulation of internal model formation during force field-induced motor learning by anodal transcranial direct current stimulation of primary motor cortex. *J Physiol*. 2009;587(Pt 12):2949-61
155. Hyndman D, Ashburn A (2003) People with stroke living in the community: Attention deficits, balance, ADL ability and falls. *Disabil Rehabil* 25: 817–822.
156. Ioffe M., Massion J., Schmitz C., Viallet F., Gantcheva R.. (2002) Reorganization of motor patterns during motor learning: a specific role of the motor cortex // *Progress in Motor Control-III* / Ed. Latash M.L. Campain, Ill., Human Kinetics,. P.123-146.
157. Iriki A, Tanaka M, Iwamura Y. (1996) Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *Neuroreport*. Oct 2;7(14):2325-30.
158. Ivanenko YP, Levik YS, Talis VL and Gurfinkel VS. (1997) Human equilibrium on unstable support: the importance of feet-support interaction.//, *Neurosci Lett* V.235(3), P.109-112.

159. Jeka J, Oie K, Schoner G, Dijkstra T, Henson E. (1998) Position and velocity coupling of postural sway to somatosensory drive // *J Neurophysiol.* vol.79. P.1661.
160. Jeka J, Oie K, Schoner G, Dijkstra T, Henson E. (1998) Position and velocity coupling of postural sway to somatosensory drive // *J Neurophysiol.* vol.79. P.1661.
161. Jeka J. J., Schöner G., Dijkstra T., Ribeiro P., James R. Lackner J.R. (1997) Coupling of fingertip somatosensory information to head and body sway // *Exp. Brain Res.* N. 113. P. 475.
162. Jeka J.J., Lackner J.R. (1994) Fingertip contact influences human postural control // *Exp. Brain Res.* N 100. P. 495.
163. Jeka JJ, Lackner JR (1994) Fingertip contact influences human postural control. *Exp Brain Res* 100:495-502.
164. Jeka JJ, Lackner JR (1995) The role of haptic cues from rough and slippery surfaces in human postural control. *Exp Brain Res* 103:267-276.
165. Johansson RS, Westling G (1984) Roles of glabrous skin receptors and sensorimotor memory in automatic control of precision grip when lifting rougher or more slippery objects. *Exp Brain Res* 56:550–564
166. Johansson, R. S., Westling, G. (1988a). Coordinated isometric muscle commands adequately and erroneously programmed for the weight during lifting task with precision grip. *Exp Brain Res*, 71, 59-71.
167. Johansson R.S., Westling G. (1988b) Programmed and triggered actions to rapid load changes during precision grip // *Exp. Brain Res.* V. 71. P. 72.
168. Kaiser J, Lutzenberger W (2005) Cortical oscillatory activity and the dynamics of auditory memory processing. *Rev Neurosci* 16: 239–254.
169. Kalaska JF, Cohen DAD, Hyde ML, Prud'Homme M (1989) A comparison of movement direction-related versus load direction-related activity in

- primate motor cortex, using a two-dimensional reaching task. *J Neurosci* 9: 2080–2102.
170. Kaluzny P, Wiesendanger M (1992) Feedforward postural stabilization in a distal bimanual unloading task. *Exp Brain Res* 92:173–182.
 171. Kavounoudias A, Roll R, Roll JP. (2001) Foot sole and ankle muscle inputs contribute jointly to human erect posture regulation. *J Physiol*. May 1;532(Pt 3):869-78.
 172. Keck ME, Pijnappels M, Schubert M, Colombo G, Curt A, Dietz V (1998) Stumbling reactions in man: influence of corticospinal input. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 109: 215–223.
 173. Keele S.W. (1986) Motor control // *Handbook of human perception and performance* / Eds. Boff J.K., Kaufman L., Thomas J.P., NY, Wiley & Sons, , V. II, P. 30-3.
 174. Kinoshita H, Francis PR (1996) A comparison of prehension force control in young and elderly individuals. *Eur J Appl Physiol* 74:450–460.
 175. Kinoshita H, Kawai S, Ikuta K, Teraoka T (1996) Individual finger forces acting on a grasped object during shaking actions. *Ergonomics* 39:243–256.
 176. Kinoshita H, Oku N, Hashikawa K, and Nishimura T. (2000) Functional brain areas used for the lifting of objects using a precision grip: a PET study. *Brain Res* 857: 119–130,.
 177. Kinoshita, H., Kawai, S., Ikuta, K. (1995). Contributions and co-ordination of individual fingers in multiple finger prehension. *Ergonomics*, 38, 1212-1230.
 178. Kose N, Cuvalci S, Ekici G, Otman AS, Karakaya MG (2005) The risk factors of fall and their correlation with balance, depression, cognitive impairment and mobility skills in elderly nursing home residents. *Saudi Med J* 26: 978–981.

179. Krishnamoorthy V, Slijper H, Latash ML. (2002) Effects of different types of light touch on postural sway. *Exp Brain Res*. Nov;147(1):71-9.
180. Krizkova M., Hlavacka F., Gatev P. (1993) Visual control of human stance on a narrow and soft support surface // *Physiol. Res*. V.42. P.267.
181. Kruger L and Porter PA. (1958) Behavioral study of functions of Rolandic cortex in the monkey. *J Comp Neurol* 109: 439–469,.
182. Kuhtz-Buschbeck JP, Ehrsson HH, and Forssberg H. (2001) Human brain activity in the control of fine static precision grip forces: an fMRI study. *Eur J Neurosci* 14: 382–390,.
183. Lackner J. R., DiZio P., Jeka J., Horak F., Krebs D., Rabin E. (1999) Precision contact of the fingertip reduces postural sway of individuals with bilateral vestibular loss // *Exp. Brain Res.*. vol. 126: P. 459.
184. Lackner JR. (1988) Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain*. Apr;111 (Pt 2):281-97.
185. Lavoie BA, Cody FW, and Capaday C. Cortical control of human soleus muscle during volitional and postural activities studied using focal magnetic stimulation. *Exp Brain Res* 103: 97–107, 1995.
186. Lee W.A. (1980) Anticipatory control of postural and task muscles during rapid arm flexion // *J. Motor Behav.*, 12, №3, P. 185.
187. Lee W.A., Buchanan T.S., Rogers M.W. (1987) Effects of arm acceleration and behavioral conditions on the organization of postural adjustments during arm flexion. // *Exp. Brain Res.*. V. 66. P. 257.
188. Lemon R.N., Johansson R.S., Westling G. (1995) Corticospinal control during reach, grasp, and precision lift in man. *J. Neurosci.* 15 (9): 6145-6156.
189. Lestienne FG, Gurfinkel VS. (1988) Postural control in weightlessness: a dual process underlying adaptation to an unusual environment. *Trends Neurosci*. Aug;11(8):359-63.

190. Leukel C, Gollhofer A, Keller M, Taube W. (2008) Phase- and task-specific modulation of soleus H-reflexes during drop-jumps and landings. *Exp Brain Res. Sep*;190(1):71-9.
191. Liddell R.G.T., Sherrington C.S. (1924) Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes). *Proc.R.Soc.Londeon, Ser. B, , p. 212-242.*
192. Lyalka, F.V., Zelenin, P.V., Karayannidou, A., Orlovsky, G.N., Grillner, S., Deliagina, T.G., (2005) Impairment and recovery of postural control in rabbits with spinal cord lesions. *J. Neurophysiol. 94, 3677–3690.*
193. Macpherson, J. M. (1991) How flexible are muscle synergies? In: *Motor Control: Concepts and Issues. pp. 33-47. Dahlem Konferenzen. Eds. D. R. Humphrey and H. J. Freund. John Wiley: Chichester.*
194. Maertens de Noordhout A, Pepin JL, Gerard P, and Delwaide PJ. (1992) Facilitation of responses to motor cortex stimulation: effects of isometric voluntary contraction. *Ann Neurol 32: 365–370,.*
195. Magnus R (1926) Physiology of posture. *Lancet 11: 531–585.*
196. Magnus, R., (1924). *Korperstellung. Springer, Berlin.* (перевод Магнус Р. Установка тела. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 624с).
197. Maier M., Bennett K.M.B., Hepp-Reymond M-C., Lemon R.N. (1993) Contribution of the monkey cortico-motoneuronal system to the control of force in precision grip. *J. Neurophysiol.. 69: 772-785.*
198. Maki BE, Zecevic A, Bateni H, Kirshenbaum N, McIlroy WE (2001) Cognitive demands of executing postural reactions: does aging impede attention switching? *Neuroreport 12: 3583–3587.*
199. Mansfield A, Inness E.L., Lakhani B., McIlroy W.E. (2012) Determinants of limb preference for initiating compensatory stepping post-stroke // *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation.. V. 93. P. 1179*
200. Morasso PG, Baratto L, Capra R, Spada G. (1999) Internal models in the control of posture. *Neural Netw., 12(7-8):1173-1180.*

201. Maravita A, Iriki A. (2004) Tools for the body (schema). *Trends Cogn Sci.* Feb;8(2):79-86.
202. Massion J, Popov K, Fabre JC, Rage P, Gurfinkel V. (1997) Is the erect posture in microgravity based on the control of trunk orientation or center of mass position? *Exp Brain Res.* Apr;114(2):384-9.
203. Massion J. (1992) Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination // *Prog. Neurobiol.*; V. 38, №1, P. 35.
204. Massion J. (1994) Postural control system. *Curr Opin Neurobiol*;4:877–887.
205. Massion J., Ioffe M., Schmitz C., Viallet F., Gantcheva R. (1999) Acquisition of anticipatory postural adjustments in a bimanual load lifting task: normal and pathological aspects // *Exp. Brain Res.* V.128. P. 229-235.
206. Massion J., Ioffe M., Schmitz C., Viallet F., Gantcheva R.. (1999) Acquisition of anticipatory postural adjustments in a bimanual load lifting task: normal and pathological aspects // *Experimental Brain Research.* V.128. P. 229-235.
207. Matthews PB (1991) The human stretch reflex and the motor cortex. *Trends Neurosci* 14: 87–91.
208. McIlroy WE, Maki BE (1993) Task constraints on foot movement and the incidence of compensatory stepping following perturbation of upright stance. *Brain Res* 616: 30–38.
209. McIlroy WE, Norrie RG, Brooke JD, Bishop DC, Nelson AJ, Maki BE (1999) Temporal properties of attention sharing consequent to disturbed balance. *Neuroreport* 10: 2895–2899.
210. McIntyre J, Berthoz A, Lacquaniti F (1998) Reference frames and internal models for visuo-manual coordination: what can we learn from microgravity experiments? *Brain Res Rev* 28:143–154.
211. Mergner T, Maurer C, Peterka RJ. (2003) A multisensory posture control model of human upright stance. *Prog Brain Res.*;142:189-201.

212. Mittelstaedt H. (1996) Somatic graviception. *Biol Psychol.* Jan 5;42(1-2):53-74.
213. Monzee J, Lamarre Y, Smith AM (2003) The effects of digital anesthesia on force control using a precision grip. *J Neurophysiol* 89:672–683.
214. Moran DW, Schwartz AB (1999) Motor cortical representation of speed and direction during reaching. *J Neurophysiol* 82: 2676–2692.
215. Morita H, Olivier E, Baumgarten J, Petersen N, Christensen LOD, and Nielsen JB. (2000) Differential changes in corticospinal and Ia input to tibialis anterior and soleus motor neurones during voluntary contraction in man. *Acta Physiol Scand* 170: 65–76,.
216. Muir R.B., Lemon R.N. (1983) Corticospinal neurons with a special role in precision grip. *Brain Res.* 261: 312-316.
217. Naghavi HR, Nyberg L (2005) Common fronto-parietal activity in attention, memory, and consciousness: shared demands on integration. *Consc Cogn* 14: 390–425.
218. Naito E, Roland PE, and Ehrsson HH. (2002) I feel my hand moving: a new role of the primary motor cortex in somatic perception of limb movement. *Neuron* 36: 979–988,.
219. Nardone A., Scieppatti M. (1988) Postural adjustments associated with voluntary contraction of leg muscles in standing man // *Exp Brain Res.*, V. 69, P. 469.
220. Nashner, L. M. and Mccollum, G. (1985) The organization of human postural movements: a formal basis and experimental synthesis. *Behav. Brain. ScL* 8, 135-172.
221. Norrie RG, Maki BE, Staines WR, McIlroy WE (2002) The time course of attention shifts following perturbation of upright stance. *Exp Brain Res* 146: 315–321.

222. Norrsell U, Backlundt H, Gothner K (2001) Directional sensibility of hairy skin and postural control. *Exp Brain Res* 141:101-109
223. Nowak DA, Hermsdorfer J (2003) Digit cooling influences grasp efficiency during manipulative tasks. *Eur J Appl Physiol* 89:127–133.
224. Nowak DA, Hermsdorfer J, Glasauer S, Philipp J, Meyer L, Mai N (2001) The effects of digital anaesthesia on predictive grip force adjustments during vertical movements of a grasped object. *Eur J Neurosci* 14:756–762.
225. Obata H, Sekiguchi H, Nakazawa K, Ohtsuki T. (2009) Enhanced excitability of the corticospinal pathway of the ankle extensor and flexor muscles during standing in humans. *Exp Brain Res.*;197(3):207-13.
226. Paillard J., Brouchon M. (1968) Active and passive movement in the calibration of position sense // In: *The neuropsychology of spatially oriented behaviour.* - Ed. S.J. Freedmann. Homewood, Illinois: Dorsey Press, - P.37-55.
227. Paninski L, Shohan S, Fellows MR, Hatsopoulos N, Donoghue JP (2004) Superlinear population encoding of dynamic hand trajectory in primary motor cortex. *J Neurosci* 29: 8551–8561.
228. Parsons LM, Fox PT, Downs JH, Glass T, Hirsch TB, Martin CC, Jerabek PA, Lancaster JL (1995) Use of implicit motor imagery for visual shape discrimination as revealed by PET. *Nature* 375:54–58.
229. Passingham RE, Perry VH, and Wilkinson F. (1983) The long-term effects of removal of sensorimotor cortex in infant and adult rhesus monkeys. *Brain* 106: 675–705,.
230. Patton HD, Amassian VE. (1954) Single- and multiple-unit analysis of cortical stage of pyramidal tract activation. *J Neurophysiol*;17:345–63.
231. Paulignan Y, Dufossé M, Hugon M, Massion J (1989) Acquisition of coordination between posture and movement in a bimanual task. *Exp Brain Res* 77:337–348

232. Peele TL. (1944) Acute and chronic parietal lobe ablations in monkeys. *J Neurophysiol* 7: 269–286,.
233. Peterka RJ, Benolken MS. (1995) Role of somatosensory and vestibular cues in attenuating visually induced human postural sway. *Exp Brain Res.*;105(1):101-10.
234. Popov K.E., Roll J.P., Smetanin B.N., Shlykov V.Y. (1995) Adjustment of the internal sensorimotor model in course of adaptation to a sustained visuomotor conflict // In Megner T., Hlacks F. *Multisensory control of posture*. N.Y. Plenum.. P.207.
235. Porter R., Lemon RN. (1993) *Corticospinal Function and Voluntary Movement*. New York: Oxford,.
236. Profice P, Pilato F, Dileone M, Ranieri F, Capone F, Musumeci G, A Tonali P, Di Lazzaro V. (2007) Use of transcranial magnetic stimulation of the brain in stroke rehabilitation. *Expert Rev Neurother*. Mar;7(3):249-58.
237. Quant S, Adkin AL, StainesWR, Maki BE, McIlroyWE (2004) The effect of a concurrent cognitive task on cortical potentials evoked by unpredictable balance perturbations. *BMC Neurosci* 17: 5–18.
238. Quintern J, Berger W, Dietz V (1985) Compensatory reactions to gait perturbations in man: short- and long-term effects of neuronal adaptation. *Neurosci Lett* 62: 371–376.
239. Rademaker, G.G.J. (1931) *Das stehen: Statische Reactionen, Gleichwichtsreaktionen und Muskeltonus unter besondere Berücksichtigung ihres Verhaltens bei kleinhirnlosen Tieren*. Springer: Berlin.
240. Riley M.A., Wong S., Mitra S., Turvey M.T. (1997) Common effects of touch and vision on postural parameters // *Exp. Brain Res.* vol.117. P. 165.
241. Riley MA, Stoffregen TA, Grocki MJ, Turvey MT (1999) Postural stabilization for the control of touching. *Hum Mov Sci* 18:795-817.

242. Rogers MW, Wardman DL, Lord SR, Fitzpatrick RC (2001) Passive tactile sensory input improves stability during standing. *Exp Brain Res* 136:514-522.
243. Schieber MH and Poliakov AV. (1998) Partial inactivation of the primary motor cortex and area: effects on individuated finger movements. *J Neurosci* 18: 9038–9054,.
244. Schieppati M, Giordano A, Nardone A (2002) Variability in a dynamic postural task attests ample flexibility in balance control mechanisms. *Exp Brain Res* 144:200–210.
245. Schmitz C, Martin N, Assaiante C. (1999) Development of anticipatory postural adjustments in a bimanual load-lifting task in children //*Exp Brain Res.*. V.126(2). P. 200-204.
246. Schubert M, Curt A, Jensen L, and Dietz V. (1997) Corticospinal input in human gait: modulation of magnetically evoked motor responses. *Exp Brain Res* 115: 234–246,.
247. Serrien DJ, Kaluzny P, Wicki U, Wiesendanger M (1999) Grip force adjustments induced by predictable load perturbations during a manipulative task. *Exp Brain Res* 124:100–106.
248. Serrien DJ, Wiesendanger M (1999) Grip-load force coordination in cerebellar patients. *Exp Brain Res* 128:76–80.
249. Shadmehr R (2004) Generalization as a behavioral window to the neural mechanisms of learning internal models. *Hum Mov Sci* 23: 543–568.
250. Shadmehr R, Krakauer JW. (2008) A computational neuroanatomy for motor control. *Exp Brain Res.* Mar;185(3):359-81.
251. Shemmell J, An JH, Perreault EJ. (2009) The differential role of motor cortex in stretch reflex modulation induced by changes in environmental mechanics and verbal instruction. *J Neurosci.*; 29(42):13255-63.

252. Sherrington CS (1910) Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. *J Physiol* 40: 28–121
253. Sherrington CS.(1898) Decerebrate Rigidity, and Reflex Coordination of Movements. *J Physiol.* 17;22(4):319-32.
254. Sherrington, C.S. (1915) Postural activity in muscle and nerve, *Brain*, 38, 191-234.
255. Sherrington, C.S. (1920) Postural activity of muscle (Cavendish Lecture), *Br. Med. J.*, 2, 288.
256. Sherrington, C.S. (1931) Quantitative management of contraction in lowest level co-ordination (Hughlings Jackson Lecture), *Brain*, 54, 1-28.
257. Slijper H, Latash ML, Mordkoff JT. (2002) Anticipatory postural adjustments under simple and choice reaction time conditions. *Brain Res.* Jan 11;924(2):184-97.
258. Taube W, Schubert M, Gruber M, Beck S, Faist M, Gollhofer A (2006) Direct corticospinal pathways contribute to neuromuscular control of perturbed stance. *J Appl Physiol* 101: 420–429.
259. Tjernstrom F, Fransson PA, Hafstrom A, Magnusson M (2002) Adaptation of postural control to perturbations – a process that initiates long-term motor memory. *Gait Posture* 15: 75–82.
260. van Asten WN, Gielen CC, van der Gon JJ. (1988) Postural movements induced by rotations of visual scenes. *J Opt Soc Am A.* Oct;5(10):1781-9.
261. Vandervoort AA, Hayes KC, Belanger AY (1986) Strength and endurance of skeletal muscle in the elderly. *Physiotherapy (Can)* 38:167–175.
262. Vuillerme N, Boisgontier M. (2010) Changes in the relative contribution of each leg to the control of quiet two-legged stance following unilateral plantar-flexor muscles fatigue // *Eur J Appl Physiol.* V. 110. p. 207.

263. Westling, G., Johansson R.S. (1984) Factors influencing the force control during precision grip // *Exp. Brain Res.*. V. 53. P. 277.
264. Winstein CJ, Abbs JH, Petashnick D (1991) Influences of object weight and instruction on grip force adjustments. *Exp Brain Res* 87:465–469.
265. Wise, S.P., Alexander, G.E., Altman, J.S., Brooks, V.B., Freund, H.-J., Fromm, C.J., Humphrey, D.R., Sasaki, K., Strick, P.L., Tanji, J., Vogel, S., Wiesendanger, M. (1991) What are the specific functions of the different motor areas? Humphrey D.R. and Freund H.-J. (Eds.), *Motor Control: Concepts and Issues*. John Wiley & Sons, New York, pp. 463–485.
266. Winter DA, Patla AE, Rietdyk S, Ishac MG.(2001) Ankle muscle stiffness in the control of balance during quiet standing. *J Neurophysiol.* ;85(6):2630-3.
267. Wolpert, D.M., Ghahramani, Z. and Jordan, M.A. (1995). An internal model for sensori-motor integration. *Science*, 269: 1880–1882.
268. Wolpert, D.M., Miall, R.C. and Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn. Sci.*, 2: 338–347.
269. Zattara M, Bouisset S. (1986) Chronometric analysis of the posturo-kinetic programming of voluntary movement. *J Mot Behav.* Jun;18(2):215-23.
270. Zettel JL, Holbeche A, McIlroy WE, Maki BE (2005) Redirection of gaze and switching of attention during rapid stepping reactions evoked by unpredictable postural perturbation. *Exp Brain Res* 165: 392–401.
271. Zettel JL, McIlroy WE, Maki BE (2002a) Can stabilizing features of rapid triggered stepping reactions be modulated to meet environmental constraints? *Exp Brain Res* 145: 297–308.
272. Zettel JL, McIlroy WE, Maki BE (2002b) Environmental constraints on foot trajectory reveal the capacity for modulation of anticipatory postural adjustments during rapid triggered stepping reactions. *Exp Brain Res* 146: 38–47.

Приложение Математическое моделирование тела человека при стоянии (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.)

Методы

Методы математического моделирования

Для моделирования движений тела человека в сагиттальной плоскости предлагается использовать трехзвенную систему, звенья которой соединены последовательно с основанием и друг с другом посредством точечных шарниров (рисунок 1). Такая модель применима в предположении, что стопа не отрывается от земли, руки и голова неподвижны относительно корпуса, углы в одноименных суставах обеих ног совпадают. Подобная модель человеческого тела широко применяется [3,7,8,12-14]. Масс-инерционные характеристики звеньев принимаются равными масс-инерционным характеристикам левой и правой голени, рассматриваемых как одно тело - для нижнего звена, левого и правого бедра, рассматриваемых как одно тело - для среднего звена, корпуса, головы и рук, рассматриваемых как одно тело - для верхнего звена. Длины звеньев берутся равными расстояниям от оси вращения голеностопного сустава до оси коленного сустава, от оси коленного до оси тазобедренного, от оси тазобедренного сустава до центра масс верхнего звена, - для нижнего, среднего и верхнего звеньев соответственно. Для простоты предполагается, что центры масс звеньев (C_1, C_2, C_3) лежат на звеньях. Используемые при моделировании значения масс-инерционных характеристик и длин приведены в таблице 1. Моменты инерции (J_1, J_2, J_3) указаны относительно центров масс.

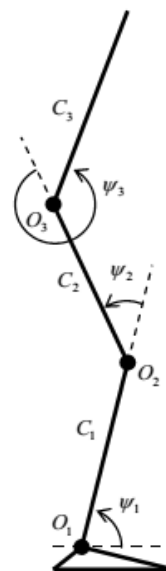


Рисунок 1. Трехзвенная система для описания тела человека.

Положение описанной системы может быть задано тремя обобщенными координатами. В качестве таковых берутся суставные углы ψ_1, ψ_2, ψ_3 (рисунок 1). Согласно[1], в качестве вертикальной позы можно принять положение системы, соответствующее значениям углов ($\psi_1^0, \psi_2^0, \psi_3^0$), приведенным в таблице 2.

Таблица 1.

m_1	m_2	m_3	J_1	J_2	J_3
12кг	18кг	50кг	$1.1\text{кг} \cdot \text{м}^2$	$1.4\text{кг} \cdot \text{м}^2$	$2.1\text{кг} \cdot \text{м}^2$
$ O_1O_2 $	$ O_2O_3 $	$ O_1C_1 $	$ O_2C_2 $	$ O_3C_3 $	
0.50м	0.45м	0.25м	0.23м	0.18м	

Таблица 2.

ψ_1^0	ψ_2^0	ψ_3^0
83°	2°	-5°

Таблица 3.

α_3	β_3	σ_0	σ_1	σ_2	a_3	b_3	R_2	r_2	s_0	s_1	s_2
66°	66°	46°	8°	90°	10см	13см	6см	4см	6см	36см	3см

Система находится под действием силы тяжести и противодействующих ей мышечных усилий. В модели рассматриваются только двусуставные мышцы. Предполагается, что в стабилизации вертикальной позы участвуют три группы двусуставных мышц: группа задних двусуставных мышц голени (далее обозначается индексом "1"), группа передних двусуставных мышц бедра (индекс "2"), группа задних двусуставных мышц бедра (индекс "3").

Для описания мышц используется "нитяная модель", согласно которой в каждый момент времени мышца может быть заменена нитью соответствующей длины и натяжения, соединяющей точки крепления мышцы к скелету (рисунки 2А, 2Б). Для рассматриваемых групп мышц принята схема крепления из [12,13], приведенная на рисунках 2А, 2Б. В таблице 3 указаны используемые в модели значения геометрических параметров, полученных по [18]. Указанная схема успешно применялась при решении различных задач

Для описания мышечных усилий принята λ -модель Фельдмана (гипотеза равновесной точки) [19]. Согласно этой модели, статические усилия, развиваемые мышцами, определяются текущей длиной мышцы и значением управляющего параметра λ , соответствующего порогу стретч-рефлекса (рисунок 3). Применимость λ -модели Фельдмана для анализа вертикальной позы человека обсуждается в [20].

Предполагается, что вертикальная поза соответствует положению равновесия системы, задаваемому постоянными значениями управляющих параметров λ рассматриваемых групп мышц. Проводится линеаризация зависимости мышечных усилий от длины мышцы ℓ и управляющего параметра λ в окрестности равновесной длины ℓ^0 (рисунок 3). Линеаризованная зависимость имеет вид:

$$F(\ell, \lambda) = F(\ell^0, \lambda^0) + K(\delta\ell + \mu\delta\ell - \delta\lambda) \quad (1)$$

где K - постоянный положительный коэффициент, имеющий размерность коэффициента жесткости, μ - постоянный положительный

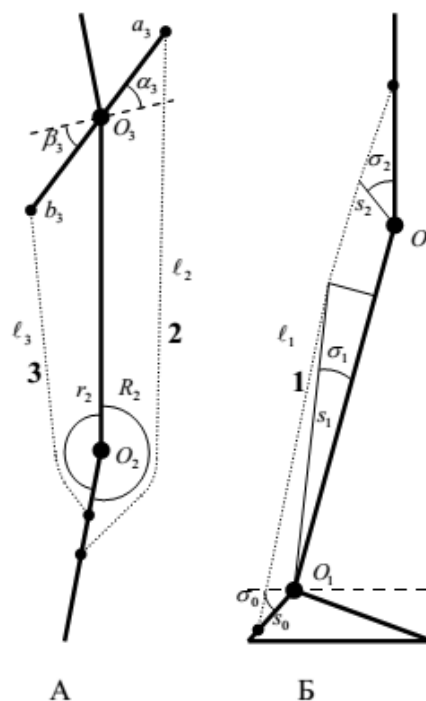


Рисунок 2. Принятая схема мышц. Мышцы обозначены частым пунктиром.

коэффициент, имеющий размерность коэффициента демпфирования. Линеаризация корректна при $F^0 = F(\ell^0, \lambda^0) > 0$.

Для простоты считается, что жесткости и коэффициенты демпфирования всех рассматриваемых мышц равны между собой:

$$K_1 = K_2 = K_3 = \kappa$$

$$\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = \mu$$

С помощью уравнений Лагранжа 2-го рода выводятся уравнения движения системы. Пересчет мышечных усилий в обобщенные силы осуществляется методом, описанным в [12]. Проводится линеаризация полученных уравнений. Для линеаризованной системы решается задача нахождение собственных частот. Для вычисления собственных чисел применяются стандартные функции среды MATLAB. Собственные частоты оказываются сильно разнесенными. Величина κ выбирается таким образом, чтобы низшая собственная частота приблизительно равнялась 0.3~0.4 Гц, что, согласно [1], соответствует основной частоте колебаний человека (подробнее см. далее раздел «основные колебания»). Методами приближенного моделирования, , строится приближенная модель для медленных составляющих движения. Кроме того, строится модель, получающаяся из исходной путем наложения связей

$$\psi_2 = \psi_3 = 0, \quad (2)$$

что соответствует фиксации углов в колене и бедре. Для исходной модели в силу формулы (1) вычисляются усилия в икроножной мышце (группа задних двусуставных мышцы голени) в процессе колебаний.

Результаты

Математические модели

Построена математическая модель, описывающая движения человека вблизи вертикальной позы. В силу полученной модели, определены значения мышечных усилий, необходимых для того, чтобы положение, задаваемое углами из таблицы 2, соответствовало положению равновесия уравнений движения. Полученные значения оказываются положительными (таблица 4), что позволяет линеаризовать λ -модель Фельдмана. Проводится линеаризация уравнений построенной модели вблизи положения равновесия. В линейном приближении уравнения движения имеют вид:

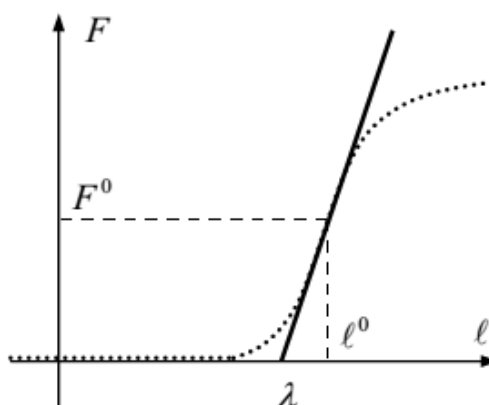


Рисунок 3. Модель Фельдмана (пунктир) и ее аппроксимация (сплошная линия).

$$A\delta\ddot{\psi} + \mu\kappa L^T L\delta\dot{\psi} + (\kappa L^T L - G)\delta\psi = \kappa L\delta\lambda \quad (3)$$

здесь $\delta\psi = (\delta\psi_1 \quad \delta\psi_2 \quad \delta\psi_3)^T$ - отклонения углов от положения равновесия, $\delta\lambda = (\delta\lambda_1 \quad \delta\lambda_2 \quad \delta\lambda_3)^T$ - отклонения значений управляющих параметров, от соответствующих положению равновесия. Матрицы A , G , L имеют вид.

$$A = S^T \begin{pmatrix} J_1 + m_1c_1^2 + m_2L_1^2 + m_3L_1^2 & (m_2c_2 + m_3L_2)L_1 \cos\psi_2^0 & m_3c_3L_1 \cos(\psi_2^0 + \psi_3^0) \\ (m_2c_2 + m_3L_2)L_1 \cos\psi_2^0 & J_2 + m_2c_2^2 + m_3L_2^2 & m_3c_3L_2 \cos\psi_3^0 \\ m_3c_3L_1 \cos(\psi_2^0 + \psi_3^0) & m_3c_3L_2 \cos\psi_3^0 & J_3 + m_3c_3^2 \end{pmatrix} S$$

$$G = S^T \begin{pmatrix} -(m_1c_1 + m_2L_1 + m_3L_1)g \sin\psi_1^0 & 0 & 0 \\ 0 & -(m_2c_2 + m_3L_2)g \sin(\psi_1^0 + \psi_2^0) & 0 \\ 0 & 0 & -m_3c_3g \sin(\psi_1^0 + \psi_2^0 + \psi_3^0) \end{pmatrix} S$$

$$L = \begin{pmatrix} -s_0 \sin(\psi_1^0 - \sigma_0 + \sigma_1) & -\frac{s_2}{L_1 - s_1} (L_1 \sin(\psi_2^0 + \sigma_2) + s_1 \sin(\psi_1^0 - \sigma_0 + \sigma_1)) & 0 \\ 0 & R_2 & a_3 \cos(\psi_3^0 + \alpha_3) \\ 0 & -r_2 & -b_3 \cos(\psi_3^0 + \beta_3) \end{pmatrix}$$

где приняты обозначения:

$$L_1 = |O_1O_2|, \quad L_2 = |O_2O_3|, \quad c_1 = |O_1C_1|, \quad c_2 = |O_2C_2|, \quad c_3 = |O_3C_3|$$

$$S = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 \\ 1 & 1 & 1 \end{pmatrix}$$

Модель, описываемая (3), соответствует условию СС эксперимента. Далее ее будем называть трехзвенной моделью.

Согласно методам из [10] рассматривается вспомогательная система:

$$A\delta\ddot{\psi} + (\kappa L^T L - G)\delta\psi = 0 \quad (4)$$

получаемая из (3) при $\mu = 0$, $d_l = 0$. Для системы (4) решается задача о нахождении собственных частот и собственных форм колебаний. Параметр κ выбирается в соответствии с [1] таким образом, чтобы низшая собственная частота равнялась 0.4 Гц, что соответствует основным колебаниям спокойно стоящего человека (см. раздел «основные колебания»). Отсюда:

$$\kappa \approx 8 \times 10^5 \frac{H}{M}$$

Полученные собственные векторы v_i , собственные частоты f_i и значения равновесных мышечных усилий F_i^0 приведены в таблице

Таблица 4.

F_1^0	F_2^0	F_3^0	f_1	f_2	f_3
$0.3 \cdot 10^4 H$	$1.5 \cdot 10^4 H$	$1.2 \cdot 10^4 H$	0.4 Гц	3.2 Гц	9.0 Гц
v_1^T		v_2^T		v_3^T	
{0.7 -0.5 0.5}		{0.3 -0.7 0.6}		{0.4 -0.5 -0.8}	

Значительное разнесение собственных частот позволяет построить приближенную модель, описывающую движения с характерными временами порядка периодов низших собственных колеба-

ний. Применение методов из [21] к системе (3) позволяет получить приближенную модель, которая описывается одним дифференциальным уравнением и двумя алгебраическими соотношениями:

$$\begin{aligned} \tilde{I}\delta\ddot{\psi}_1 + \tilde{R}\delta\dot{\psi}_1 + \tilde{K}\delta\psi_1 &= \mathbf{n} \cdot \text{дл} \\ \delta\psi_2 &= a_2\delta\psi_1 \\ \delta\psi_3 &= a_3\delta\psi_1 \end{aligned} \quad (5)$$

Значение параметров, входящих в уравнения (5), приведены в таблице 5. Далее модель, описываемую (5), будем называть приближенной трехзвенной моделью.

Таблица 5.

\tilde{I}	\tilde{K}	a_2	a_3	\mathbf{n}
$35_{\text{кг}} \cdot \text{м}^2$	194Н	-0.7	0.7	$\{-1.7 \quad -0.8 \quad -0.8\} \times 10^4 \text{Н/м}$

Посмотрим, как изменится поведение системы (3) после наложения связи (2). Такая модель соответствует условию ОП эксперимента.

$$\begin{aligned} I\delta\ddot{\psi}_1 + R\delta\dot{\psi}_1 + K\delta\psi_1 &= n\delta\lambda_1 \\ \delta\psi_2 &= 0 \\ \delta\psi_3 &= 0 \end{aligned} \quad (6)$$

Значения параметров, входящих в уравнения (6) приведены в таблице 6. Далее, модель описываемую (6), будем называть моделью перевернутого маятника.

Таблица 6.

I	K	n
$35_{\text{кг}} \cdot \text{м}^2$	194Н	$-3 \times 10^4 \text{Н/м}$

В таблице 7 приведены сводные данные по собственным частотам для систем (3), (5), (6) при $\delta\lambda=0$.

Таблица 7.

Модели	Собственные частоты		
	низшая	средняя	высшая
трехзвенная	0.4 Гц	3 Гц	9 Гц
приближенная трехзвенная	0.4 Гц	-	-
перевернутого маятника	0.6 Гц	-	-