

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ АФФЕРЕНТНЫХ СИГНАЛОВ СИСТЕМОЙ РЕГУЛЯЦИИ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПОЗЫ ЧЕЛОВЕКА

© 2008 г. О. В. Казенников, В. Ю. Шлыков, Ю. С. Левик

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва

Поступила в редакцию 11.07.2007 г.

У стоящего с закрытыми глазами человека исследовали поддержание равновесия во время удержания им небольшого груза. Эксперименты проводили на неустойчивой платформе в виде пресс-папье. Грузы массой 200, 500 и 1000 г удерживались испытуемыми между указательным и большим пальцами руки, согнутой в локтевом суставе. Скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы и средне-квадратичное отклонение центра давления от положения равновесия уменьшались, когда испытуемый удерживал груз, стоя на подвижной опоре. Наибольшее уменьшение скорости изменения длины стабиллограммы наблюдалось при стоянии с грузом 1000 г и составляло 44.5 ± 6.8 мм/с, в то время как при стоянии без груза оно составляло 52.6 ± 9.2 мм/с ($p < 0.05$, парный T -тест). В тоже время, когда данные грузы крепились на механический кронштейн, прикрепленный к корпусу и имитирующий согнутую в локте руку, достоверного изменения параметров стабиллограммы не происходило. По-видимому, уменьшение поздних колебаний связано с тем, что система поддержания равновесия может использовать для управления вертикальной позой такой необычный афферентный вход, как модуляцию афферентных сигналов, вызванных инерционным взаимодействием предмета и пальцев руки.

При поддержании вертикальной позы в обычных условиях используются афферентные сигналы, поступающие от рецепторов мышц голени [1–3]. В условиях, когда сенсорный поток от голеностопного сустава недостаточен для определения вертикального положения, афферентные сигналы другой модальности также могут использоваться для стабилизации положения тела [4]. Например, из-за отсутствия зрительной информации об окружающем пространстве при закрытых глазах поздние колебания увеличиваются [5]. Во многих работах были исследованы особенности поддержания равновесия при точечном контакте руки с внешним объектом с силой, недостаточной для стабилизации вертикального положения [6–9]. При стоянии как на неподвижных, так на движущихся опорных поверхностях различной степени устойчивости точечный контакт с внешним объектом приводит к уменьшению спонтанных колебаний тела, практически до уровня, наблюдаемого при открытых глазах [6–10]. Афферентация от контакта содержит информацию о перемещении верхней части туловища относительно несмещаемого внешнего объекта, что используется системой регуляции равновесия и приводит к уменьшению поздних колебаний. В исследованиях влияния точечного контакта на поддержание равновесия необходимо контролировать силу взаимодействия руки и внешнего объекта. Обычно устанавливают некоторый уровень силы такого взаимодействия (как правило, менее 1 N), предполагая, что при силе меньше этого уровня механическое взаимодействие с внешним объектом не приводит к стабилизации позы [6, 7]. Чтобы снизить

влияние механического взаимодействия с внешним объектом на поздние колебания, в данной работе была исследована вертикальная поза 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 тяжести, 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 [11–13]. Поскольку инерционная сила пропорциональна ускорению, эти афферентные разряды несут дополнительную информацию о перемещении тела и могут использоваться системой позного контроля для стабилизации вертикальной позы. При этом не возникает никакого взаимодействия с внешними объектами. Целью данной работы было изучение возможностей использования системой позного контроля сигналов о движении удерживаемого рукой груза для стабилизации вертикального положения.

МЕТОДИКА

Испытуемые с закрытыми глазами стояли на неустойчивой опоре, удерживая в согнутой руке груз разного веса или без него (рис. 1). Стояние на неустойчивой опоре было выбрано после предварительных экспериментов, которые не выявили

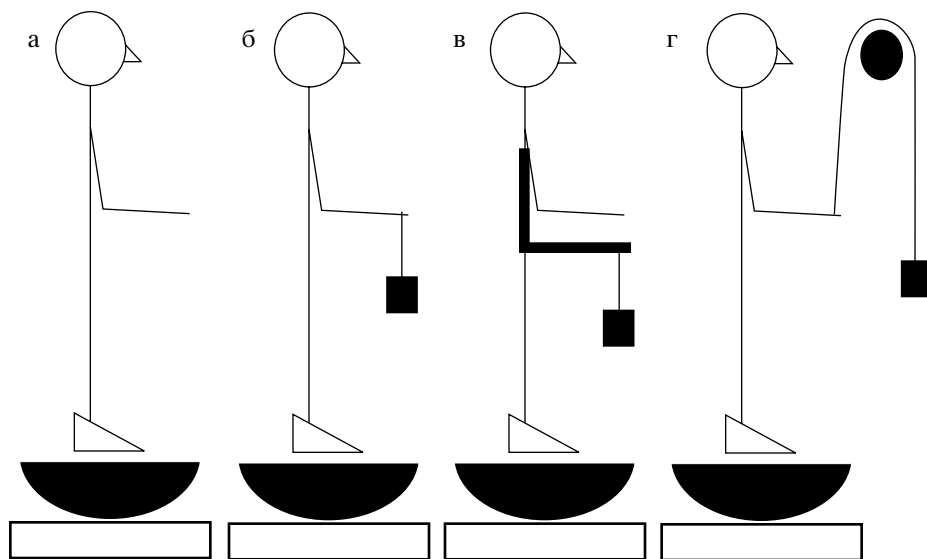


Рис. 1. Поддержание равновесия на подвижной опоре с разными условиями подсоединения груза.

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.

значительных изменений в сагиттальной стабиллограмме во время стояния на твердом полу с грузом в руке.

Неустойчивая опора в виде пресс-папье с цилиндрической нижней поверхностью высотой 9.5 см и радиусом 32 см располагалась на платформе компьютерного стабиллоанализатора “Стабилан 01-2-13” (разработка ОКБ “Ритм”). При стоянии на неустойчивой опоре сагиттальная стабиллограмма представляет собой координату центра давления, который совпадает с линией касания ее цилиндрической части с полом [14, 15]. Заметим, что при стоянии на неустойчивой опоре движение в голеностопном суставе связано с наклоном опоры. Таким образом, сагиттальная стабиллограмма отражает активные движения в голеностопном суставе, связанные с поддержанием равновесия на неустойчивой опоре.

В первой серии исследований испытуемые удерживали в правой руке легкий однокоординатный тензометрический датчик усилия, к которому прикреплялись грузы массой 200, 500, и 1000 г (рис. 1, *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 исследований сравнивали позные колебания при удержании груза в 1000 г пальцами руки и на Г-образном кронштейне, прикрепленном к корпусу и имитирующем согнутую в локте руку (рис. 1, *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 испытуемого 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 исследований сопоставляли позные колебания при стоянии с грузом, прикрепленным непосредственно к датчику и с грузом, подсоединенным с помощью капронового шнура через блок (рис. 1, *Г*). Если груз подсоединен через блок, то изменяется модуляция афферентного потока в зависимости от движения руки вверх-вниз. При удержании груза в руке и движении 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 исследований участвовали 8 испытуемых, во второй – 5, в третьей – 11 практически здоровых людей в возрасте от 21 до 57 лет и весом 76 ± 12 кг. Некоторые испытуемые участвовали в разных сериях. Все испытуемые дали информированное согласие на участие в эксперименте.

Стабиллограмму движения центра давления регистрировали в течение 60 с при каждом условии эксперимента. Условия регистрации изменяли в случайном порядке так, чтобы для каждого условия было зарегистрировано по 3 пробы, и чередо-

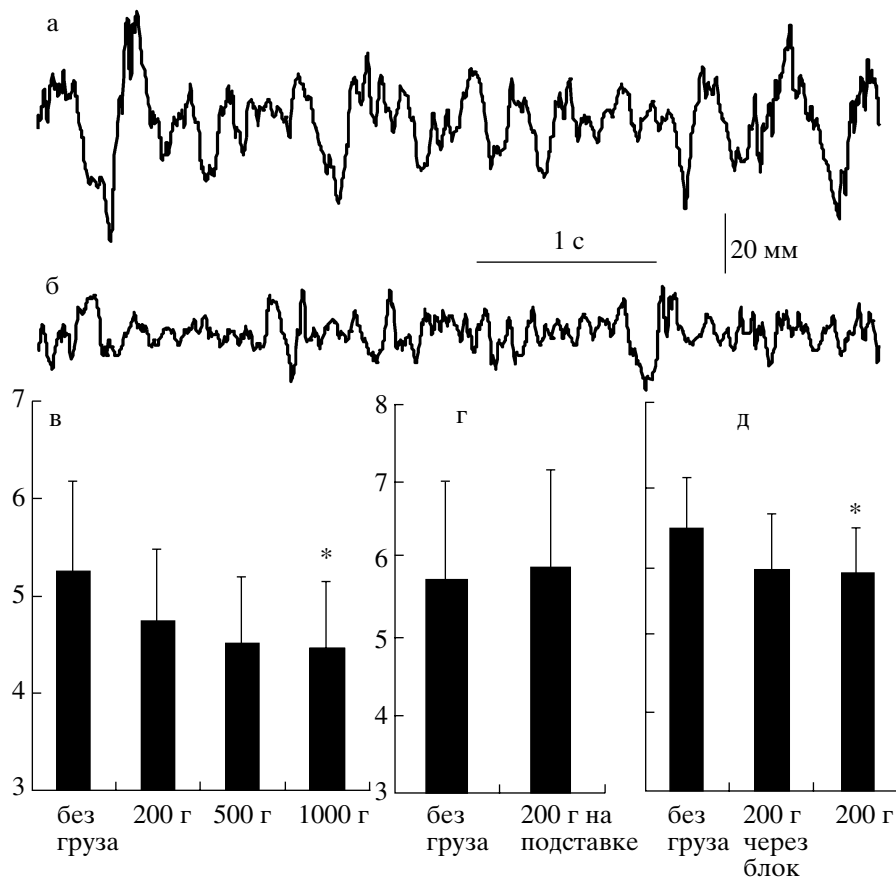


Рис. 2. Скорость изменения сагиттальной стабиллограммы при стоянии на подвижной опоре с грузами разного веса.

А – сагиттальная стабиллограмма при стоянии на подвижной опоре без груза и Б – с грузом 1000 г. Калибровка 20 мм и 1 с. В – скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы (ордината) с грузами разного веса (абсцисса), усредненные по всем испытуемым (8 человек); Г – скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы без груза и с грузом 1000 г, расположенным на кронштейне (5 человек); Д – скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы без груза, с грузом, удерживаемым в руке и грузом, подсоединенным через блок (11 человек). Данные представлены как среднее значение и стандартная ошибка, отмечены условия с достоверными изменениями $p < 0.05$.

вали их с записью “фона”, когда испытуемый удерживал пустой датчик.

Сагиттальную стабиллограмму оцифровывали и вводили в компьютер с частотой 50/с. Для анализа изменений стабиллограммы из нее убрали медленную составляющую.

Медленную составляющую получали после пропускания стабиллограммы через фильтр низких частот с частотой среза 0.1 Гц и вычитали ее из стабиллограммы. В качестве показателя поздних колебаний вычисляли скорость изменения длины стабиллограммы 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 ИССЛЕДОВАНИЯ

При стоянии на платформе с цилиндрической поверхностью отклонение корпуса от вертикали приводило к тому, что испытуемые наклоняли платформу для того, чтобы проекция центра тяжести совпала с линией касания цилиндрической поверхности твердого пола. При этом в первой серии экспериментов без груза в руке скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы, усредненная по всем испытуемым (8 человек), была 52.6 ± 9.2 мм/с, а среднеквадратичное отклонение составляло 17.8 ± 1.7 мм. Когда испытуемый удерживал в руке груз, наблюдалось уменьшение как скорости изменения длины сагиттальной стабиллограммы, так и среднеквадратичного отклонения (рис. 2А, 2Б). Скорость изменения длины сагиттальной стабиллограммы составляла 47.4 ± 7.4 мм/с при грузе 200 г, 45.1 ± 6.8 мм/с при грузе 500 г и 44.5 ± 6.8 мм/с при грузе 1000 г. (рис. 2, В). Уменьшения скорости изменения длины стабиллограммы были

достоверны при грузе весом 1000 г ($p < 0.05$, парный T -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 T -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).

Во втором эксперименте, когда груз располагался на Г-образной кронштейне на таком же расстоянии от корпуса (рис. 1, В), как и при удерживании груза в руке, ни скорость изменения длины стабилораграммы, ни среднеквадратичное отклонение не изменялись (рис. 2, Г). Усредненная по всем испытуемым (5 человек) скорость изменения длины сагиттальной стабилораграммы 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 T -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 T -тест).

В третьем (контрольном) эксперименте сравнивались позные колебания при стоянии без груза с колебаниями, когда испытуемый удерживал груз 200 г в руке и когда такой же груз был подвешен через блок (рис. 1, Г). Усредненная по этой группе испытуемых (11 человек) скорость изменения длины сагиттальной стабилораграммы была 63.6 ± 6.8 мм/с без груза и 58.4 ± 7.1 мм/с с грузом, подвешенным через блок (рис. 2, Д). Различия этого параметра были недостоверны ($p = 0.12$, парный T -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 T -тест). При стоянии с грузом, удерживаемом между пальцами, скорость изменения длины стабилораграммы достоверно уменьшалась до 57.7 ± 5.9 мм/с ($p < 0.05$, парный T -тест), а уменьшение среднеквадратичного отклонения до 16.8 ± 0.9 мм не достигало уровня статистической значимости ($p = 0.08$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования показали, что афферентные сигналы, возникающие от кожных рецепторов при удерживании груза между большим и указательным пальцами, могут быть использованы системой поддержания вертикальной позы. Позные колебания при стоянии с грузом были меньше, чем при стоянии без груза. Во время колебаний тела и движения груза из-за инерции возникает дополнительная сила взаимодействия между грузом и поверхностью пальцев [13]. Благодаря большой плотности рецепторов на поверхности подушечек пальцев даже небольшие колебания силы приводят к значительной модуляции активности в афферент-

ных нервах [11, 12]. Таким образом, модуляция афферентного потока, возникающего от предмета, удерживаемого между пальцами, зависит от величины отклонения от вертикали. Можно предположить, что система поддержания вертикальной позы использует этот афферентный сигнал для уменьшения движения корпуса. Изменение момента инерции тела из-за дополнительного груза в руке не может быть причиной уменьшения позных колебаний, потому что в контрольном эксперименте при размещении груза на подставке движение корпуса испытуемого не уменьшилось. В этих условиях дополнительный груз приводил к такому же изменению момента инерции, но при этом отсутствовала модуляция афферентного потока от кожных рецепторов.

Во время удержания груза, подвешенного через блок, модуляция афферентного потока была, вероятно, такая же, как и при обычном удержании груза. Однако при грузе, подвешенном через блок, уменьшения позных колебаний не было статистически значимым. При подвешивании груза через блок инерционная добавка к весу груза оказывается иной, чем при непосредственном удерживании груза. Если при удержании груза в руке движение руки вверх приводит к увеличению силы, направленной на выскользывание груза из пальцев, то при грузе, подвешенном через блок, происходит уменьшение этой силы. Поэтому при отклонении от вертикали изменение афферентного потока разное и зависит от прикрепления груза к датчику непосредственно или через блок. По-видимому, при грузе, подсоединенном через блок, системе поддержания вертикальной позы требуется использовать другую модель внутреннего представления об изменении афферентного потока для определения причины, вызвавшей модуляцию.

Известно, что эффективность позного контроля возрастает, если обеспечить дополнительную модуляцию афферентного потока с помощью обратной связи, основанной на представлении позных параметров в виде зрительных, слуховых или тактильных сигналов [16–18]. Тренажеры, использующие такого типа обратную связь, улучшают поддержание равновесия у больных [16, 17]. В работах по изучению системы внутреннего представления показано, что слабые афферентные сигналы могут существенно изменить как представление о движении тела, так и позные колебания [19, 20]. При стоянии с закрытыми глазами на вращающейся платформе с закрепленной головой испытуемый воспринимал движение как вращение головы относительно неподвижного корпуса, а при касании жестко фиксированного внешнего объекта начинал адекватно описывать ситуацию как движение корпуса относительно головы [19]. При точечном контакте с внешним объектом, перемещающимся с очень маленькой скоростью, испытуемый начинал отслеживать движение этого объекта [7, 21]. Таким образом, для

стабилизации вертикального положения система поддержания позы включает дополнительную афферентную информацию во внутреннюю систему представления как о движении тела, так и об окружающем физическом пространстве. В проведенном исследовании груз в руке играл роль датчика ускорения. Заметим, что работа вестибулярного аппарата также основана на восприятии инерционного движения отолитов. В некоторых условиях кожная и проприоцептивная чувствительность оказывается более высокой по сравнению с вестибулярной [7, 21, 22]. В нашем эксперименте это может быть связано с тем, что груз в руке оказывался ближе к центру тяжести испытуемого и более адекватно передавал отклонение тела от вертикали. Движение корпуса и груза приводило к изменению афферентного сигнала от кожи пальцев, а модуляция афферентного потока от предмета, удерживаемого в руке, может быть использована системой поддержания равновесия для уменьшения позных колебаний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Позные колебания при стоянии на неустойчивой опоре уменьшаются, если испытуемый удерживает груз между большим и указательным пальцами. Уменьшение позных колебаний не связано с изменением момента инерции тела. По видимому, модуляция афферентного потока, возникающего вследствие инерционного взаимодействия между грузом и пальцами, может использоваться системой поддержания равновесия для уменьшения позных колебаний.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты №№ 06-04-48986 и 05-04-49401) и программы ОБН РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Nashner L.M., McCollum G.* The organization of human postural movements: A formal basis and experimental synthesis // *Behav. Brain Sci.* 1985. V. 8. P. 135.
2. *Dietz V.* Human neuronal control of automatic functional movements: interaction between central programs and afferent input // *Physiol Rev.* 1992. 72. P. 33.
3. *Гурфинкель В.С., Лушниц М.И., Попов К.Е.* Является ли рефлекс на растяжение основным механизмом регуляции вертикальной позы человека // *Биофизика.* 1974. Т. 19. № 4. С. 744.
4. *Fitzpatrick R., McCloskey D.I.* Proprioceptive, visual and vestibular thresholds for the perception of sway during standing in humans // *J. Physiol.* 1994. V. 478. P. 173.
5. *Riley M.A., Wong S., Mitra S., Turvey M.T.* Common effects of touch and vision on postural parameters // *Exp. Brain Res.* 1997. V. 117. P. 165.
6. *Jeka J.J., Lackner J.R.* Fingertip contact influences human postural control // *Exp. Brain Res.* 1994. № 100. P. 495.
7. *Jeka J.J., Schoner G., Dijkstra T.* et. al. Coupling of fingertip somatosensory information to head and body sway // *Exp. Brain Res.* 1997. № 113. P. 475.
8. *Rogers M.W., Wardman D.L., Lord S.R., Fitzpatrick R.C.* Passive tactile sensory input improves stability during standing // *Exp. Brain Res.* 2001. V. 136. P. 514.
9. *Slijper H., Latash M.* The effects of instability and additional hand support on anticipatory postural adjustments in leg, trunk, and arm muscles during standing // *Exp. Brain Res.* 2000. V. 135. P. 81.
10. *Шлыков В.Ю., Селионов В.А.* Влияние дополнительной опоры на поддержание вертикальной позы человека // *Физиология человека.* 2002. Т. 29. № 2. С. 100.
11. *Johansson R.S., Westling G.* Signals in tactile afferents from the fingers eliciting adaptive motor responses during precision grip // *Exp Brain Res.* 1987. V. 66. № 1. P. 141.
12. *Westling G., Johansson R.S.* Responses in glabrous skin mechanoreceptors during precision grip in humans // *Exp Brain Res.* 1987. V. 66. № 1. P. 128.
13. *Flanagan J.R., Wing A.M.* The stability of precision grip forces during cyclic arm movements with a hand-held load // *Exp Brain Res.* 1995. V. 105. P. 455.
14. *Ivanenko Y.P., Levik Y.S., Talis V.L., Gurfinkel V.S.* Human equilibrium on unstable support: the importance of feet-support interaction // *Neurosci. Lett.* 1997. V. 235. № 3. P. 109.
15. *Иваненко Ю.П., Талис В.Л., Казенников О.В., Гурфинкель В.С.* Позные реакции на вибрацию Ахилловых сухожилий и мышц шеи на неустойчивой опоре // *Физиология человека.* 1999. Т. 25. № 2. С. 107.
16. *Ioffe M.E., Ustinova K.I., Chernikova L.A., Kulikov M.A.* Supervised learning of postural tasks in patients with poststroke hemiparesis, Parkinson's disease or cerebellar ataxia // *Exp Brain Res.* 2006. V. 168. P. 384.
17. *Hegeman J., Honneger F., Kupper M., Allum J.H.* The balance control of bilateral peripheral vestibular loss subjects and its improvement with auditory prosthetic feedback // *J. Vest Res.* 2005. V. 15. P. 109.
18. *Vuillerme N., Chenu O., Demongeot J., Payan Y.* Controlling posture using a plantar pressure-based, tongue-placed tactile biofeedback system // *Exp Brain Res.* 2007. V. 179. P. 409.
19. *Popov K.E., Roll J.P., Smetanin B.N., Shlykov V.Y.* Adjustment of the internal sensorimotor model in course of adaptation to a sustain visuomotor conflict // *Edg. T. Mergner, F. Hlavacka.* Multisensory control of posture. N.Y. Plenum Press. 1995. P. 207.
20. *Гурфинкель В.С., Левик Ю.С.* Система внутреннего представления и управление движениями // *Вестник РАН.* 1995. Т. 65. № 1. С. 29.
21. *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. Т. 31. № 1. С. 65.
22. *Левик Ю.С., Шлыков В.Ю., Гурфинкель В.С., Иваненко Ю.* Движения глаз, вызываемые изменениями внутреннего представления о конфигурации тела // *Физиология человека.* 2005. Т. 31. № 5. С. 68.