

УДК 612.833

РЕАКЦИЯ НА ВОЗМУЩЕНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПОЗЫ У ЧЕЛОВЕКА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ СТОЯНИЯ И НАЛИЧИИ КОНТАКТА С ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ОПОРОЙ.

© 2009 г. О. В. Казенников, В. Ю. Шлыков, Ю. С. Левик

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

Поступила в редакцию 26.12.2007 г.

Исследовалась реакция восстановления равновесия у человека на возмущение вертикальной позы при стоянии на устойчивой и неустойчивой опоре. Возмущение вызывалось внезапным смещением опорной поверхности вперед или назад. В части опытов испытуемый держался за поручень, подвешенный на длинном мягком ремне с закрепленным верхним концом. Результаты исследования показали, что реакция на движение опоры зависит от направления возмущения. При движении назад первой активировалась камбаловидная мышца, а при движении вперед – переднеберцовая с латентным периодом около 50 мс. Через 30–70 мс вспышки активности регистрировалась и в соответствующих мышцах-антагонистах. Внезапное перемещение платформы вызывало появление вспышек в мышцах рук даже при отсутствии контакта с поручнем. Эти вспышки имели более длинный латентный период (80–130 мс), и, вероятно, играли вспомогательную роль в процессе восстановления равновесия. При стоянии на неустойчивой опоре латентные периоды активации мышц ног увеличивались. Когда испытуемый держался за поручень, то мощность вспышек в мышцах ног уменьшалась, а в мышцах рук увеличивалась, латентные периоды вспышек в мышцах рук уменьшались. Этот эффект оказался еще более выраженным при поддержании равновесия на неустойчивой опоре. Таким образом, изменение реакции на внешние возмущения при поддержании вертикальной позы на неустойчивой опоре указывает на то, что дополнительный контакт руки изменяет настройку системы позного контроля.

Поддержание вертикальной позы у человека осуществляется с использованием афферентной информации разных модальностей: зрительной, соматосенсорной, вестибулярной. Вместе с тем известно, что даже легкий ($<1\text{Н}$) дополнительный точечный контакт пальца руки с неподвижным внешним объектом приводит к увеличению устойчивости, уменьшению позных колебаний [1–5] и значительно снижает ответы в мышцах ног, вызванные гальваническим раздражением [6] или движением опорной поверхности [7]. При этом по степени влияния на величину колебаний центра давления воздействие тактильного контакта сопоставимо с эффектом открывания глаз [8–10]. По всей видимости, стабилизирующее влияние дополнительного контакта определяется не силовым взаимодействием, которое является незначительным и недостаточным для механической фиксации корпуса, а вызвано появлением дополнительных тактильных афферентных сигналов, из которых можно извлечь информацию о положении тела или его движении [11]. Именно наличием добавочного сенсорного входа от рецепторов кожи можно объяснить эффекты стабилизации позы при удержании рукой небольшого груза [12], в условиях скользящего по опорной поверхности контакта [5], а также одинаковое снижение позной нестабильности как при слабом прикосновении, так и при силовом взаимодействии с дополнитель-

ной опорой [1, 2]. Напротив, если источник афферентации перестает давать надежную информацию, то система регуляции позы может игнорировать сигналы от такого источника, и его наличие перестает влиять на позные колебания [11, 13]. Необходимо отметить, что возможность использования дополнительных источников информации или изменение приоритетов в выборе афферентных каналов требует участия системы внутреннего представления – формируемой мозгом модели, учитывающей биомеханику тела и свойства взаимодействующего с организмом окружения [14, 15]. В условиях стандартной позы, при стоянии на твердой опоре, поддержание равновесия, скорее всего, может базироваться на использовании более простых рефлекторных механизмов [16, 17]. Однако в зависимости от устойчивости опоры, свойств опоры и условий дополнительного контакта меняется относительный вклад разных уровней управления движениями в поддержание позы [18, 19]. Можно предположить, что возмущения опорной поверхности в сочетании с различными условиями дополнительного контакта могут оказаться удачной экспериментальной парадигмой для анализа структуры многоуровневой системы управления вертикальной позой человека. Дополнительными плюсами такого подхода является его неинвазивность и близость экспериментальной ситуации к реальным условиям стояния,

которое отнюдь не всегда соответствует “спокойной стойке”, принятой в стабиллографии.

Вместе с тем, представляет интерес и ситуация, в которой, несмотря на контакт с внешним объектом, изменение положения тела не приводит к возникновению дополнительной внешней силы взаимодействия и не является источником дополнительной афферентной информации о движении тела. Тем не менее, такой дополнительный контакт может привести к модификации системы внутреннего представления и изменить реакцию системы поддержания вертикального положения на внешние возмущения. Постановка задачи предусматривала исследование восстановления равновесия после внезапного перемещения опорной платформы при наличии нежесткой дополнительной опоры для руки. В качестве такой опоры был выбран поручень, подвешенный на длинном мягком ремне с закрепленным верхним концом. Мы хотели выяснить, может ли в таком случае наличие дополнительного контакта изменить поздние реакции на движение опоры.

МЕТОДИКА

В экспериментах принимали участие 8 испытуемых без каких-либо известных заболеваний нервной системы и опорно-двигательного аппарата. Возраст испытуемых составлял 33 ± 10 лет, вес – 75 ± 8 кг. Все испытуемые дали согласие на участие в эксперименте.

Испытуемый стоял в удобной вертикальной позе на горизонтальной опоре, помещенной на стабиллограф. Стабиллограф располагался на платформе, которая могла легко двигаться в передне-заднем направлении. Перед испытуемыми ставилось четыре типа поздних задач.

1. Испытуемый с закрытыми глазами удерживал вертикальное положение, находясь на горизонтальной, устойчивой опоре. Внешнее возмущение представляло собой смещение платформы в сагиттальной плоскости на расстояние 4 см случайным образом вперед или назад. Время движения платформы было примерно 100 мс. Смещение платформы начиналось неожиданно для испытуемого.

2. Во второй задаче при поддержании равновесия на горизонтальной поверхности и при ее резком смещении испытуемый имел возможность держаться за нежесткую дополнительную опору. В качестве такой опоры был выбран поручень, подвешенный на длинном ремне. Верхний конец поручня был закреплен на высоте 2.5 м. При удержании поручня предплечье испытуемого было горизонтальным. Испытуемого просили держаться за поручень, но не висеть на нем. Из-за того, что поручень был высоко подвешен на длинном мягком ремне, горизонтальное смещение платформы не приводило к возникновению силы, действу-

ющей на испытуемого. Такая сила возникала только при появлении активности в мышцах рук испытуемого.

3. Испытуемый с закрытыми глазами удерживал вертикальное положение, находясь на неустойчивой опоре в виде пресс-папье с цилиндрической нижней поверхностью. Высота опоры составляла 9.5 см, радиус опорной поверхности – 32 см. Неустойчивая опора располагалась на стабиллографе, размещенном на платформе. Внешние возмущения опоры были такими же, как в первой задаче.

4. В четвертой задаче испытуемый поддерживал вертикальное положение, держась за поручень, но при этом располагался на неустойчивой опоре.

Таким образом, восстановление равновесия исследовалось при внезапном смещении платформы вперед или назад, на двух типах опорной поверхности и при наличии дополнительного контакта или без него.

Перемещение платформы регистрировали с помощью потенциометрического датчика. Сигналы с датчика перемещения платформы и сагиттальную составляющую стабиллограммы оцифровывали с частотой 80/с и вводили в компьютер.

С помощью поверхностных электродов регистрировали активность в мышцах голеностопного сустава – камбаловидной мышце (КМ), передней большеберцовой мышце (ПБМ) и в мышцах руки – двуглавой мышце плеча (ДМП) и трехглавой мышце плеча (ТМП). После усиления сигналы оцифровывали с частотой 800/с и вводили в компьютер через аналого-цифровой преобразователь.

Время возникновения и окончания электромиографической (ЭМГ) активности в мышцах определяли по усредненным сигналам. При усреднении данных за начальный момент времени принимали начало движения платформы. Латентные периоды возникновения мышечной активности отсчитывали от этого момента. Мощность вспышки в мышце вычисляли как интеграл выпрямленной ЭМГ за период между началом и окончанием вспышки мышечной активности. Для того, чтобы сравнивать мощности вспышек у разных испытуемых, мощность вспышки при каждом условии стояния нормировали на среднюю мощность вспышек во всех условиях для каждого испытуемого. Для сравнения латентных периодов и мощностей вспышек при разных условиях использовали парный Т-тест с уровнем значимости 0.05. Все параметры в тексте приведены как среднее значение \pm стандартная ошибка среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При стоянии на устойчивой опоре в КМ наблюдалась тоническая фоновая активность, а в ПБМ – редкие вспышки активности. При стоянии на неустойчивой опоре величина активности КМ

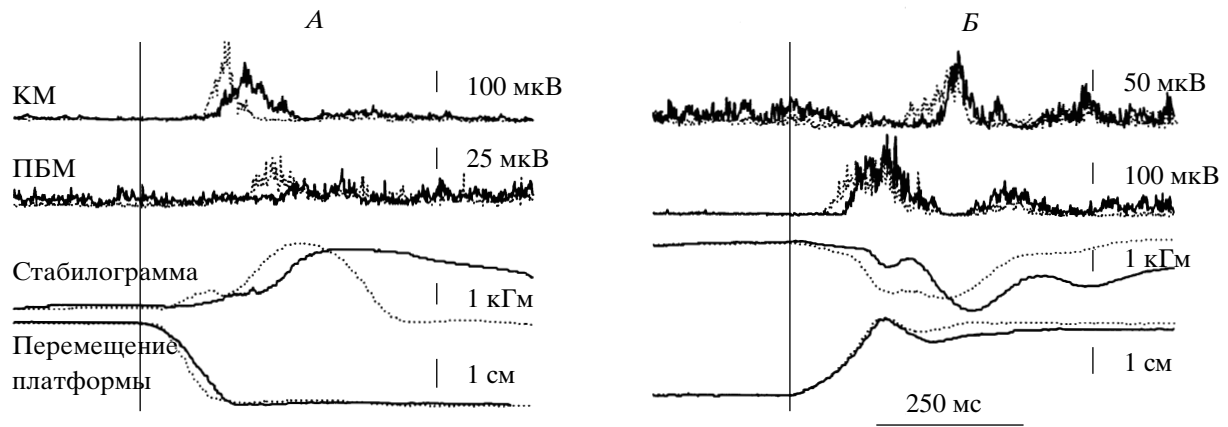


Рис. 1. Реакция мышц голеностопного сустава на возмущении вертикальной позы. А – реакция на движение платформы назад (усреднение по 12 пробам), Б – вперед (усреднение по 11 пробам). Представлены активность камбаловидной мышцы (КМ), передней большеберцовой мышцы (ПБМ), сагиттальной составляющей стабиллограммы и перемещение платформы. Сплошная линия показывает изменение сигналов при стоянии на устойчивой опоре, точечный пунктир – при стоянии на неустойчивой опоре. Вертикальная линия обозначает начало движения платформы. Смещение стабиллограммы вверх означает движение центра давления вперед. Смещение платформы вперед соответствует увеличению сигнала датчика перемещения.

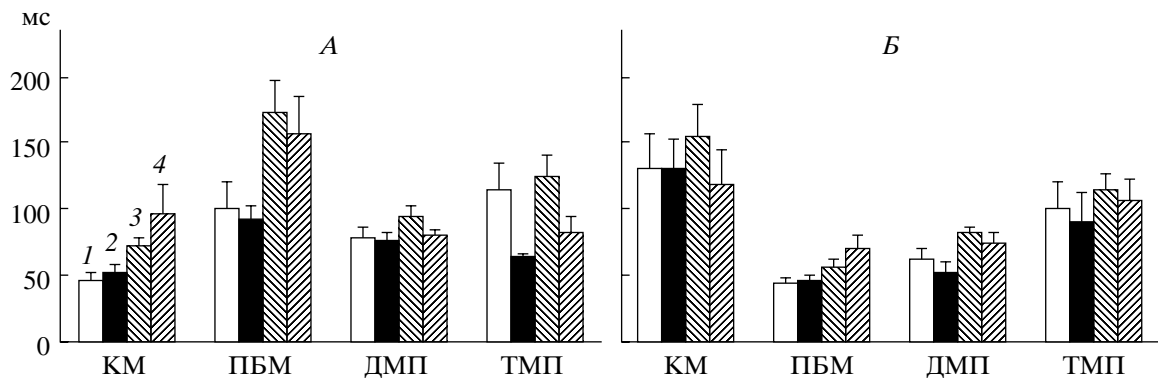


Рис. 2. Латентное время возникновения всплесков активности в мышцах ноги и руки при различных условиях поддержания вертикальной позы. А – смещение платформы назад, Б – вперед.

1 – стояние на жесткой опоре без дополнительного контакта, 2 – стояние на твердой опоре с дополнительным контактом, 3 – стояние на подвижной опоре без дополнительного контакта, 4 – стояние на подвижной опоре с дополнительным контактом. По оси ординат – время в мс, по оси абсцисс – исследованные мышцы: камбаловидная мышца (КМ), передняя большеберцовая мышца (ПБМ), двуглавая мышца плеча (ДМП), трехглавая мышца плеча (ТМП).

возрастала, а всплески в ПБМ были более частыми. Эти изменения в активности мышц связаны с тем, что на неустойчивой опоре возрастают колебания корпуса и увеличиваются движения в голеностопном суставе для изменения угла наклона подвижной опоры [20].

Реакция на позные возмущения при стоянии на устойчивой опоре. При внезапном перемещении платформы назад центр тяжести тела оказывался впереди равновесного положения. Потеря равновесия и растяжение КМ вызывало мышечную активность, противодействующую нарушению равновесия. На твердой устойчивой опоре, когда испытуемый не держался за поручень, первой после начала движения платформы возникала актив-

ность в КМ (рис. 1, 1а). Латентный период появления активности в КМ составил 45.9 ± 6.3 мс (рис. 2, 2а). Длительность всплески составляла 128.0 ± 13.9 мс. До окончания всплески в КМ, как правило, возникала активность в ПБМ, с латентным периодом 100.0 ± 21.1 мс. По окончании всплески в ПБМ иногда возникала дополнительная всплески в КМ. Вторая всплески имела значительные вариации, как по времени возникновения, так и по амплитуде. В некоторых пробах эта всплески отсутствовала, в других сливалась с первой всплески активности в КМ. В этом случае момент окончания первой всплески определяли по моменту минимальной активности мышцы между двумя максимумами активности. В первом варианте экспери-

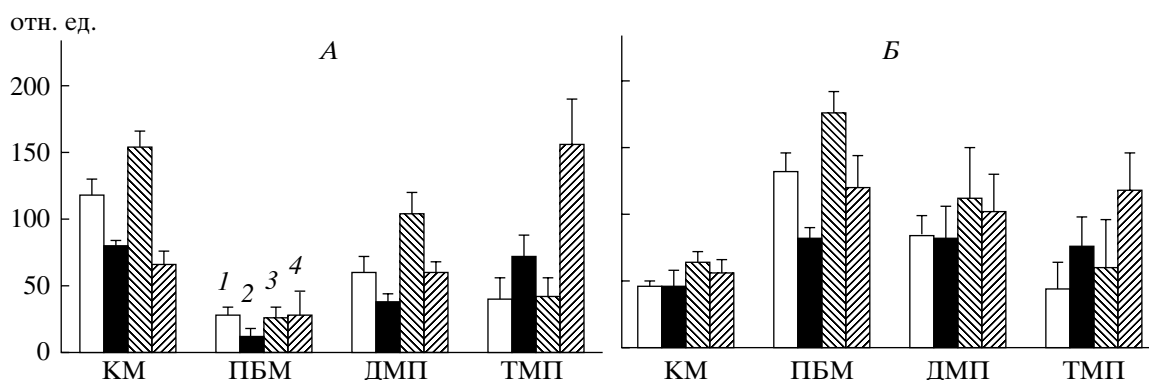


Рис. 3. Мощность вспышек активности в мышцах ноги и руки при различных условиях поддержания вертикальной позы. А – смещение платформы назад, Б – вперед. По оси ординат – относительные единицы, по оси абсцисс – исследованные мышцы. Остальные обозначения см. рис. 2.

мента, несмотря на то, что испытуемый не держался за поручень, в мышцах рук также происходило увеличение активности. Вспышка в ДМП возникала с латентным периодом 79.5 ± 7.4 мс, в ТМП – 113.6 ± 20.2 мс. Таким образом, увеличение активности в мышцах рук при возмущении позы происходило позже, чем в мышцах голеностопного сустава.

Если испытуемый держался за поручень, то после движения платформы назад последовательность активации мышц ног была такой же, как и без дополнительного контакта. Вспышка активности в КМ возникла через 52.8 ± 6.4 мс, а в ПБМ – через 92.0 ± 11.2 мс (рис. 2, 2а). Мощность вспышек в КМ уменьшалась ($p < 0.05$, парный Т-тест, рис. 3, 3а). В мышцах рук вспышка активности в ДМП появлялась через 76.1 ± 5.0 мс, а в ТМП – через 63.1 ± 4.1 мс. Укорочение латентного периода для ТМП по сравнению со стоянием без поручня не достигло уровня достоверности ($p = 0.052$, парный Т-тест), при этом мощность вспышки ТМП возросла в 1.5 раза, но тоже не достигала уровня статистической значимости ($p = 0.052$, парный Т-тест). Таким образом, в серии, когда испытуемый держался за поручень, восстановление равновесия сопровождалось более мощной вспышкой ТМП и более синхронной активностью в мышцах рук по сравнению с пробой, когда он не держался за поручень.

При внезапном перемещении платформы вперед центр тяжести тела оказывался сзади равновесного положения. Потеря равновесия и растяжение ПБМ вызывало мышечную активность, противодействующую нарушению равновесия. На твердой неподвижной опоре, когда испытуемый не держался за поручень, первой после начала движения платформы возникла активность в ПБМ (рис. 1, 1б). Латентный период появления активности в ПБМ составлял 44.4 ± 4.7 мс (рис. 2, 2б). Длительность вспышки составляла $177.0 \pm$

± 26.2 мс. В конце вспышки ПБМ происходила активация КМ. Это увеличение происходило через 130.5 ± 26.1 мс и имело небольшую амплитуду, превышая фоновую активность всего в 2.1 ± 0.2 раза (рис. 3, б). В мышцах рук реакция на движение платформы вперед появлялись раньше, чем при движении платформы назад ($p < 0.05$, парный Т-тест). Вспышка в ДМП возникала с латентным периодом 62.1 ± 9.4 мс, в ТМП – 102.0 ± 18.6 мс, вместе с тем, эти вспышки были позже, чем в мышцах голеностопного сустава.

При удерживании поручня после движения платформы вперед увеличение активности в мышцах ног было таким же, как и без дополнительного контакта. Вспышка активности в ПБМ возникла через 45.8 ± 5.3 мс, а в КМ – через 130.9 ± 21.2 мс (рис. 2, 2б). Мощности вспышек ПБМ уменьшались ($p < 0.05$, парный Т-тест). В мышцах рук латентные периоды возникновения активности уменьшались, но изменения не достигли статистической значимости ($p = 0.35$, парный Т-тест). Вспышка активности в ДМП появлялась через 53.4 ± 8.6 мс, а в ТМП – через 91.4 ± 22.7 мс. Мощность вспышки ТМП возросла в 2.6 раза ($p < 0.05$, рис. 3, 3б). Таким образом, если испытуемый держался за поручень, то наблюдалась тенденция к укорочению латентного периода в мышцах рук и увеличение мощности вспышки ТМП.

Реакция на поздние возмущения при стоянии на неустойчивой опоре. На неустойчивой опоре после внезапного перемещения платформы назад сагиттальная стабилограмма показала начальное смещение центра давления, такое же, как и при стоянии на устойчивой опоре. Однако дальнейшее смещение стабилограммы происходило медленнее и достигало максимального значения через 350–400 мс. Когда испытуемый не держался за поручень, появление активности в КМ происходило через 71.7 ± 7.7 мс, а в ПБМ – через 173.0 ± 22.6 мс (рис. 2, 2а). В обеих мышцах латентный период воз-

никновения активности был больше, чем при стоянии на устойчивой опоре ($p < 0.05$, парный T -тест). Мощность вспышек в КМ была больше на неустойчивой опоре, чем на устойчивой опоре ($p < 0.05$, парный T -тест, рис. 3, 3а). Для ПБМ это изменение не было значимым ($p = 0.84$). Латентные периоды активации мышц руки также были больше (94.5 ± 7.0 – для ДМП, 124.1 ± 15.5 мс – для ТМП), однако эти различия не были статистически достоверными ($p > 0.11$). Увеличения мощности в мышцах руки не были достоверны.

При дополнительном контакте латентные периоды возникновения мышечной активности в КМ (95.6 ± 23.4 мс) и ПБМ (156.5 ± 28.3 мс) достоверно не отличались от латентных периодов в пробе без дополнительного контакта ($p > 0.05$). Мощность вспышки КМ уменьшилась по сравнению со стоянием без поручня ($p < 0.05$, парный T -тест). Уменьшение мощности вспышки ПБМ не было достоверно ($p > 0.17$). Латентный период в мышцах руки достоверно уменьшился для ТМП (81.3 ± 12.9 мс, $p < 0.05$, парный T -тест), но уменьшение не достигло уровня значимости для ДМП (79.8 ± 5.4 мс, $p > 0.09$). Мощность вспышки ТМП возросла ($p < 0.05$, парный T -тест), но не было достоверных различий в мощности вспышек ДМП при сравнении стояния на неустойчивой опоре с дополнительным контактом и без него. Таким образом, уменьшение мощности вспышек для мышц голеностопного сустава и ее увеличение для мышц руки указывает на то, что активация мышц руки играет значительную роль в восстановлении равновесия на неустойчивой опоре.

На неустойчивой опоре после внезапного перемещения платформы вперед сагиттальная стабилграмма вначале смещалась так же, как и при стоянии на устойчивой опоре. Однако дальнейшее смещение стабилграммы происходило медленнее и достигало максимального значения через 400–500 мс. Поскольку центр тяжести после толчка смещался назад относительно опоры, то первой появлялась активность в ПБМ. Когда испытуемый не держался за поручень, латентный период активности ПБМ составлял 57.7 ± 6.2 мс, а для КМ – 153.6 ± 25.4 мс. Активность в ПБМ возникала позже, чем при стоянии на устойчивой опоре ($p < 0.05$, парный T -тест). Для КМ различия в латентных периодах при стоянии на разных типах опор не были достоверны ($p > 0.47$). Увеличение мощности вспышек ПБМ и КМ на неустойчивой опоре по сравнению с устойчивой также не достигало уровня значимости.

Если испытуемый держался за поручень, то латентные периоды возникновения мышечной активности в ПБМ (70.5 ± 10.2 мс) и КМ (118.0 ± 26.5 мс) достоверно не отличались от латентных периодов в пробе без дополнительного контакта ($p > 0.05$). Увеличение мощности вспышки ТМП и ДМП не было достоверным ($p > 0.05$). Таким образом, в отличие от толчка назад дополни-

тельный контакт при стоянии на неустойчивой опоре не оказывал существенного влияния на восстановление равновесия.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования показали, что последовательности появления ЭМГ – реакций в мышцах при восстановлении равновесия после смещения опорной поверхности имели (носили) достаточно стереотипный характер, особенно при движении платформы вперед, и не зависели от наличия контакта с дополнительной опорой. Первыми реагировали на смещение икроножные мышцы, но порядок возникновения ЭМГ – активности зависел от направления возмущения (рис. 1). При движении опоры назад основной мышцей, сокращение которой приводило к восстановлению равновесия, была КМ, а при смещении платформы вперед равновесное положение восстанавливалось с помощью ПБМ [21]. Во время стояния на неустойчивой опоре латентные периоды ЭМГ – реакций в этих мышцах возрастали, тогда как наличие дополнительного контакта с мягким поручнем не меняло или незначительно увеличивало время реакции. Небольшое повышение длительности скрытых периодов при слабом и силовом контактах руки с жесткой поверхностью наблюдал и Дикштейн с соавт. при обследовании больных с сенсорной нейропатией и здоровых испытуемых [22].

В наших экспериментах внезапное перемещение платформы вызывало появление вспышек ЭМГ – активности и в мышцах рук даже при отсутствии контакта с поручнем. Эти вспышки имели более длинный латентный период по сравнению с активностью в икроножных мышцах и, вероятно, играли вспомогательную роль в процессе восстановления равновесия. По времени появления (60–100 мс) они могли быть связаны с проявлением надпороговой startle реакции [23]. Однако, скорее всего, их появление связано с увеличением жесткости корпуса при позном возмущении. В пользу этого свидетельствуют результаты, полученные при контакте руки с дополнительной опорой. Если испытуемый держался за поручень, то мощность вспышек в мышцах ног уменьшалась, а в мышцах рук увеличивалась (рис. 3), латентные периоды вспышек в мышцах рук укорачивались (рис. 2). Можно предположить, что дополнительный контакт руки с поручнем создавал своеобразную внешнюю точку отсчета и изменял настройку системы позного контроля в реакции на внешние возмущения, хотя и не мог инициировать реакцию восстановления равновесия или менять последовательность ее развития во времени [22]. Влияние дополнительного контакта оказалось еще более выраженным во время поддержания равновесия на неустойчивой опоре. При движении платформы назад латентный период вспыш-

ки активности в мышцах рук укорачивался, и его величина становилась близкой к латентному периоду вспышек в мышцах ног, а мощность вспышки в ТМП значительно выросла. Таким образом, изменение реакции на внешние возмущения при поддержании вертикальной позы на неустойчивой опоре также указывает на то, что дополнительный контакт руки изменяет настройку системы позного контроля. Заметим, что примененный в данной работе дополнительный контакт не мог быть использован ни как механическое средство для стабилизации вертикального положения, ни как источник дополнительной афферентной информации о движении корпуса. По-видимому, наличие такого контакта, хотя и не используется в поддержании вертикального положения при спокойном стоянии, но учитывается системой поддержания позы при реакции на внезапное движение опорной поверхности.

Влияние дополнительного контакта руки с поручнем на реакцию восстановления равновесия оказалось менее выраженным при движении платформы вперед. При этом реакция восстановления равновесия происходила в основном вследствие активности в ПБМ, как на устойчивой, так на неустойчивой опоре. Дополнительный контакт руки с поручнем приводил к увеличению мощности вспышки ТМП, но при этом первичная реакция на возмущение наблюдалась в ПБМ. Можно предположить, что это отличие связано с тем, что активность ПБМ более подвержена супраспинальному контролю, чем активность КМ [19, 24]. Поэтому при перемещении платформы вперед восстановление равновесия связано с транскортикальными влияниями на ПБМ [19]. При этом активация мышц рук также происходит через транскортикальный путь. Скорее всего, восстановление равновесия при перемещении вперед происходит по одинаковым путям независимо от наличия дополнительного контакта руки с внешним объектом. При перемещении платформы назад восстановление равновесия происходит за счет растяжения КМ и ее активации на подкорковом уровне. На это указывает тот факт, что при стоянии на неустойчивой опоре латентные периоды вспышек в мышцах ног увеличились. На первый взгляд такой результат парадоксален, так как, казалось бы, именно на неустойчивой опоре системе поддержания равновесия необходимо реагировать на возмущение с максимально возможной скоростью. Это может означать, что в усложненных условиях стояния низкоуровневые механизмы перестают справляться с поддержанием равновесия и в процесс позного контроля включается переработка афферентной информации на более высоких уровнях. Известно, что в усложненных условиях поддержания равновесия Н-ответы в мышцах ног уменьшаются [25]. Также описано, что упреждающие реакции изменяются при стоянии на неустойчивой опоре [26]. Можно предполо-

жить, что при наличии дополнительного контакта руки с внешним объектом в процесс восстановления равновесия вовлекается транскортикальная петля. Вовлечение высших моторных центров более вероятно при стоянии на неустойчивой опоре, поскольку показано, что при поддержании равновесия в усложненных условиях увеличиваются ЭМГ – ответы на транскраниальную магнитную стимуляцию моторной коры [18, 19].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашей работы показывают, что дополнительный контакт, который не несет прямой дополнительной информации о движении тела, тем не менее изменяет систему внутреннего представления о положении тела в пространстве так, что реакция на возмущение вертикальной позы проявляется не только в мышцах ног, но и в мышцах рук. Такая модификация реакции на возмущение, вероятно, происходит на супраспинальном уровне: с помощью спино-бульбо-спинальных или транскортикальных механизмов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 06-04-48986 и № 08-04-01200).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Jeka J.J., Lackner J.R. Fingertip contact influences human postural control // *Exp. Brain Res.* 1994. V. 100. P. 495.
2. Jeka J.J. Light touch contact as balance aid // *Physikal. Therapie.* 1997. V. 77. P. 476.
3. Holden M., Ventura J., Lackner J.R. Stabilization of posture by precision contact of the index finger // *J. Vestib. Res.* 1994. V. 4. P. 285.
4. Clapp S., Wing A.M. Light touch contribution to balance in normal bipedal stance // *Exp. Brain Res.* 1999. V. 125. P. 521.
5. Шлыков В.Ю., Селионов В.А. Влияние дополнительной опоры на поддержание вертикальной позы человека // *Физиология человека.* 2002. Т. 29. № 2. С. 100.
6. Iles J.F., Baderi R., Tanner R., Simon A. Human standing and walking: comparison of the effects of stimulation of the vestibular system // *Exp. Brain Res.* 2007. V. 178. № 2. P. 151.
7. Cordo P., Nashner L.M. Properties of postural reflex associated with rapid arm movement // *J. Neurophysiol.* 1982. V. 47. P. 287.
8. Dickstein R., Shupert C.L., Horak F.B. Fingertip touch improves postural stability in patients with peripheral neuropathy // *Gait and Posture.* 2001. V. 14. P. 238.
9. 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.
10. 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.

11. 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.
12. 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.
13. Ivanenko Y.P., Talis V.L., Kazennikov O.V. Support stability influences postural responses to muscle vibration in humans // Eur. J. Neurosci. 1999. V. 11. № 2. P. 647.
14. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С. Система внутреннего представления и управление движениями // Вестник РАН. 1995. Т. 65. № 1. С. 29.
15. Левик Ю.С., Шлыков В.Ю., Гурфинкель В.С., Иваненко Ю.П. Движения глаз, вызываемые изменениями внутреннего представления о конфигурации тела // Физиология человека. 2005. Т. 31. № 5. С. 68.
16. 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.
17. Гурфинкель В. С., Липшиц М. И., Попов К. Е. Является ли рефлекс на растяжение основным механизмом регуляции вертикальной позы человека? // Биофизика. 1974. Т. 19. № 4. С. 744.
18. Solopova I.A., Kazennikov O.V., Deniskina N.V. et al. Postural instability enhances motor responses to transcranial magnetic stimulation in humans Neurosci Lett. 2003. V. 337. № 1. P. 25.
19. Taube W., Schubert M., Gruber M. et al. Direct corticospinal pathways contribute to neuromuscular control of perturbed stance // J. Appl. Physiol. 2006. V. 101. P. 420.
20. 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.
21. Horak F.B., Nashner L.M. Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations // J. Neurophysiol. 1986. V. 55. № 6. P. 15.
22. Dickstein R., Peterka R.J., Horak F.B. Effects of light fingertip touch on postural responses in subjects with diabetic neuropathy // J. Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry. 2003. V. 74. P. 620.
23. Valls-Sole J., Rothwell J.C., Goulart F. et al. Patterned ballistic movements triggered by a startle in healthy humans // J. Physiology. 1999. V. 516. № 3. P. 931.
24. Christensen L.O., Andersen J.B., Sinkjaer T., Nielsen J. Transcranial magnetic stimulation and stretch reflexes in the tibialis anterior muscle during human walking // J. Physiol. 2001. V. 531. P. 545.
25. Солопова И.А., Денискина Н.В., Казенников О.В. и др. Исследование возбудимости спинальных α -мотонейронов при стоянии в обычных и усложненных условиях // Физиология человека. 2003. Т. 29. № 4. С. 133.
26. 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.