

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ – ИНСТИТУТ
МЕДИКО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Шишкин Никита Валерьевич

**ИЗМЕНЕНИЯ СЕНСОРНОГО И ЦЕНТРАЛЬНОГО КОНТРОЛЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ
ПОЗЫ, ОБУСЛОВЛЕННЫЕ ПРЕБЫВАНИЕМ В УСЛОВИЯХ РЕАЛЬНОЙ И
МОДЕЛИРУЕМОЙ МИКРОГРАВИТАЦИИ РАЗЛИЧНОЙ ДЛИТЕЛЬНОСТИ**

1.5.5. – Физиология человека и животных

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата медицинских наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук,

Томиловская Елена Сергеевна

Москва – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1 Организация вертикальной стойки у человека в нормальных условиях	10
1.1.1 Биомеханика вертикального равновесия	10
1.1.2 Сенсорная регулировка равновесия	11
1.1.3 Система произвольных и непроизвольных движений.....	15
1.2 Координация непроизвольных постуральных движений через голеностопную и тазобедренную стратегию поддержания равновесия у человека.....	17
1.2.1 Описание стратегий	17
1.2.2 Отражение работы центральной нервной системы в выборе стратегии	18
1.3 Ведущая сенсорная модальность человека. Коэффициент Ромберга.....	19
1.4 Вертикальная стойка до и после воздействия микрогравитации и моделей, воспроизводящих её эффекты в организме человека.....	23
1.4.1 Постуральные исследования до и после космических полётов	24
1.4.2 Модели воздействия неблагоприятных факторов космического полёта.....	28
1.4.3 Постуральные исследования в моделях космического полёта.....	30
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	33
2.1 Условия экспериментальных исследований и их объём.....	33
2.2 Исследование вертикальной устойчивости до и после космического полёта	35
2.3 Постуральные исследования в модельных экспериментах	41
2.4 Статистический анализ данных.....	43
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ	45
3.1 Влияние длительных космических полётов на параметры вертикальной стойки	45
3.1.1 Изменение стабилметрических характеристик вертикальной стойки после длительных космических полётов	45

3.1.2 Сравнение стабилметрических данных космонавтов, летавших впервые и повторно	52
3.1.3 Влияние ведущей зрительной модальности, на которую опирается постуральная система, на изменение вертикальной устойчивости после длительного полёта	58
3.1.4 Влияние факторов космического полёта на кинематические характеристики постуральной устойчивости у космонавтов	61
3.2 Влияние 5-суточной и 21-суточной «сухой» иммерсии на параметры вертикальной стойки испытуемых-добровольцев	65
3.2.1 Сравнение результатов постуральных тестов после 5- суточной и 21-суточной «сухой» иммерсии	66
3.2.2. Роль ведущей сенсорной модальности в восстановлении постуральных характеристик после 5-суточной и 21-суточной «сухой» иммерсии	69
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	72
ВЫВОДЫ	74
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	75
ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ	76
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	77

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Важными факторами, которые влияют на процесс реабилитации космонавтов после возвращения на Землю из длительного космического полёта, являются изменения моторного контроля и в частности – нарушения в поддержании вертикального равновесия (Kozlovskaya et al., 1988; Wood et al., 2015).

При этом существуют естественные ограничения наблюдений у космонавтов, связанные с относительно небольшим числом полётов, что затрудняет формирование значимой выборки, и, тем самым актуализирует попытки максимально возможного сбора данных у космонавтов после полёта и исследования в условиях моделирования эффектов микрогравитации у здоровых добровольцев в условиях Земли (Tomilovskaya et al., 2019).

Отдельная работа сенсорных систем, участвующих в поддержании равновесия – проприоцептивной, зрительной, вестибулярной – изучается довольно давно (Гурфинкель В.С., 1965), существуют стандартизированные системы количественной оценки функции равновесия (Мезенчук, Кубряк, 2022), однако центральные механизмы, отвечающие за эти изменения, остаются малоизученными. Известно, что вследствие коротких космических полётов меняется постуральная стратегия, что говорит о переключении постуральной системы на более простые управляющие схемы (Horak, Nashner, 1986; Speers et al., 1998). После длительных полётов подобных исследований не проводилось, однако во время длительного полёта на станции МИР был обнаружен возврат к углам в суставах при прикреплении стоп к стенке корабля, приемлемых для поддержания вертикальной стойки при наличии силы тяжести (Baroni et al., 2001a). Следует отметить, что в течение полёта космонавты проводят активные тренировки, в том числе на беговой дорожке, требующие сохранения координации движений, поэтому исследование изолированного влияния факторов космического полета на систему управления движениями невозможно (Kozlovskaya et al., 2015).

Важную роль в генезе сенсомоторных нарушений после длительного космического полёта отводят изменениям, происходящим в работе вестибулярного аппарата (Black et al., 1995; Wood et al., 2015; Наумов и др., 2020). Известны работы, в которых сравнивается воздействие на сенсомоторную систему астронавтов коротких космических полётов, совершаемых впервые и повторно. Ряд авторов полагает, что ключевой системой, отвечающей за эти изменения, является вестибулярный аппарат (Clément et al., 2005). В то

же время сравнения изменений постуральной устойчивости после длительных космических полётов (6 месяцев и более), совершаемых впервые и повторно, не проводилось, однако было зарегистрировано более быстрое восстановление вестибулярной функции после повторных длительных КП (Наумов и др., 2020).

Учитывая сложность стандартизации исследований на космонавтах, целесообразно использовать наземные модели КП для проверки важности отдельных факторов космического полета, таких, как, например, фактор безопорности (Kozlovskaya et al., 2007b; Tomilovskaya et al., 2019).

Ранее было показано, что ведущая сенсорная модальность может играть важную роль в постуральной устойчивости (Lacour et al., 1997) и особенно – в устойчивости к внешним возмущениям (Nashner, 1976). Подобных сравнений ранее не проводилось ни после коротких или длинных КП, ни после моделирования их воздействия.

Учитывая всё вышесказанное, представлялось целесообразным изучить влияние длительных КП на вертикальную устойчивость космонавтов, разделённых на группы по рассмотренным выше факторам, доказавшим значимость своего воздействия на постуральную систему в коротких полётах и в клинической практике, а также сравнить воздействие короткой и длительной опорной разгрузки на постуральную систему.

Научная новизна

Впервые показано, что длительный космический полёт приводит к смене двигательной стратегии при поддержании равновесия при искажённой соматосенсорной или вестибулярной афферентации, при этом эти изменения сохраняются до 3-х суток после приземления. Показано, что у космонавтов, осуществляющих повторные космические полёты, восстановление после приземления постуральных реакций, требующих активного вовлечения вестибулярного аппарата, происходит быстрее, чем у совершающих первый полёт.

В модельных экспериментах («сухая» иммерсия) показано, что у людей, постуральная система которых преимущественно ориентируется на соматосенсорный вход, после длительного воздействия безопорности более выражено снижается устойчивость в тестах на равновесие с искажённой соматосенсорной афферентацией. Также показано, что короткая 5-суточная опорная разгрузка во время «сухой» иммерсии сопровождается существенно более значимым изменением интеграции вестибулярной афферентации в постуральную устойчивость, в то время как длительная 21-суточная

опорная разгрузка сопровождается изменением интеграции соматосенсорной афферентации.

Теоретическая и практическая значимость

Проведённые исследования дополняют картину продолжительного воздействия микрогравитации на постуральную устойчивость. Комплексный анализ характеристик вертикальной стойки, проведенный на репрезентативной выборке участников длительных космических полётов – 32 человека, помогает подойти к пониманию механизмов развития нарушений вертикальной стойки после длительного КП.

В работе описано функционирование системы поддержания вертикального баланса при изменениях сенсорного окружения, а также динамика изменения постуральной функции в период восстановления после микрогравитационного воздействия и его моделей.

Показано, что после длительных космических полётов изменения центральной обработки информации о положении в пространстве, выражающиеся в изменении постуральной стратегии, сохраняются в течение нескольких суток после приземления.

Дополнены знания о функционировании вестибулярного и проприоцептивного звена постуральной системы как после длительных КП, так и после воздействия опорной разгрузки различной продолжительности

Показано, что короткое воздействие безопорности в модельных экспериментах достаточно для воспроизведения изменений, происходящих с интеграцией вестибулярного аппарата в постуральную систему, в то время как для воспроизведения изменений, связанных с интеграцией проприоцептивной системы, требуется более длительное воздействие.

Показано, что люди с преимущественной ориентацией постуральной системы на зрительную информацию обладают лучшей вертикальной устойчивостью как до, так и после космического полёта, а в случае модельных экспериментов («сухой» иммерсии) - большей устойчивостью к воздействию безопорности.

Конкретные рекомендации по использованию результатов диссертации

1. Короткое 5-суточное воздействие опорной разгрузки рекомендуется применять для моделирования периода воздействия факторов невесомости, связанных с изменениями работы вестибулярной системы. Длительное, 21-суточное воздействие рекомендуется применять для моделирования воздействия факторов КП, связанных с проприоцептивной системой.

2. С учетом дефицита времени при послеполётном обследовании космонавта рекомендуется использовать самый чувствительный тест, при выполнении которого наиболее сильно проявляются постуральные изменения, связанные в том числе с изменениями координации поддержания равновесия – тест с неустойчивой опорной поверхностью, закрытыми глазами и ритмичными колебаниями головы.
3. При необходимости ранжирования космонавтов-участников длительных КП по скорости восстановления функции поддержания равновесия после приземления предпочтение желательно отдавать участникам, совершающих повторные КП.
4. Ведущая зрительная модальность, на которую в большей мере опирается постуральная система, определяемая с помощью коэффициента Ромберга – визуальная или невизуальная – может служить предиктором большей или меньшей постуральной устойчивости после длительного КП.

Цели и задачи исследования

Цель работы: исследовать особенности интеграции вестибулярной и соматосенсорной информации и изменения в центральной обработке этой информации в контроле вертикальной позы у человека после пребывания в условиях космического полета и наземного моделирования его факторов

Задачи:

1. Изучить динамику восстановления способности поддерживать вертикальное равновесие по данным стабилومتрии после длительных космических полётов в условиях изменённой зрительной, соматосенсорной и вестибулярной афферентации.
2. Сравнить динамику восстановления вертикальной устойчивости после длительных космических полётов, совершаемых впервые и повторно.
3. Проанализировать влияние космического полёта на координационную структуру поддержания вертикального равновесия.
4. Изучить влияние факторов безопорности различной длительности на характеристики постуральной устойчивости в условиях изменённой соматосенсорной и вестибулярной афферентации.
5. Сравнить вертикальную устойчивость у испытуемых с разной ведущей сенсорной модальностью (визуальной/невизуальной) постуральной системы после воздействия безопорности.

Основные положения, выносимые на защиту

- 1) Динамика восстановления постуральной устойчивости после длительных космических полётов зависит от преимущественного вовлечения одной из сенсорных систем – вестибулярной или проприоцептивной.
- 2) Опыт предыдущих\повторных длительных космических полетов влияет на динамику восстановления постуральной устойчивости в условиях искажения сенсорной информации в период реадaptации к земным условиям.
- 3) Стратегия поддержания равновесия после длительных космических полетов изменяется.
- 4) После пребывания в условиях опорной разгрузки в зависимости от ее длительности проявляются нарушения вертикальной стойки, связанные с вовлечением различных сенсорных систем. Данные нарушения более выражены у испытуемых с невизуальной ведущей модальностью.

Апробация работы

Основные результаты и положения диссертации были представлены и обсуждены на научных мероприятиях: XXIII Съезд Физиологического общества им. И.П. Павлова (Воронеж, Россия, 2017), XVII Конференция молодых учёных, специалистов и студентов, посвящённая 100-летию со дня рождения академика О. Газенко (Москва, Россия, 2018), Международная конференция «International Symposium for Gravitational Physiology» (Noordwijk, Netherlands, 2018), X Всероссийская школа молодых учёных памяти академика РАН Е.Е. Никольского (Казань, Россия, 2019), Global Space Exploration Conference (GLEX) 2021 (Санкт-Петербург, Россия, 2021), IX Российская конференция с международным участием по управлению движением, посвящённая 95-летию со дня рождения И.Б. Козловской (Казань, Россия, 2022), VII Съезд физиологов СНГ с международным участием (Сочи, Россия, 2022), Всероссийский симпозиум «Биомеханика-2023» (Россия, Москва, 2023), XXI Конференция молодых учёных, специалистов и студентов, посвящённая 60-летию Института медико-биологических проблем (Россия, Москва, 2023), 42nd Annual ISGP Meeting (Antwerp, Belgium, 2023), XXIV Съезд Физиологического Общества им. И.П. Павлова (Россия, Санкт-Петербург, 2023), 74th International Astronautical Congress (Baku, Azerbaijan, 2023), XVIII Конференция по космической биологии и авиакосмической медицине с международным

участием (Россия, Москва, 2023), XV Международная научно-практическая конференция «Пилотируемые полеты в космос» (Звёздный городок, 2023), XI Всероссийская с международным участием школа-конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности, посвященная 70-летию открытия механизма мышечного сокращения (Москва, 2024).

По теме диссертации опубликовано 10 печатных работ, в том числе 4 статьи в журналах из перечня журнала ВАК РФ (K1, K2) и баз данных Scopus/Web of Science, 6 тезисов докладов.

Личный вклад автора

Личный вклад автора текста, Шишкина Н.В., присутствует на каждом этапе выполнения диссертационной работы и заключается в разработке направления исследований, подготовке оборудования и проведении физиологических экспериментов, создании и модификации уже имеющихся программ для математической обработки полученных сигналов, обработке полученных данных, в том числе статистической, обобщении результатов экспериментов, написании статей и тезисов, представлении результатов работы на российских и международных конференциях.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Организация вертикальной стойки у человека в нормальных условиях

1.1.1 Биомеханика вертикального равновесия

В первой половине XX века поддержание вертикальной позы интересовало физиологов и клиницистов исключительно как дополнительный фактор общей картины состояния организма. Первым на принципиальную сложность организации стойки как поддержания баланса механической системой с большим числом степеней свободы указал Бернштейн (Бернштейн Н.А., 1947). Учитывая способность человека поддерживать заданный суставной угол в пределах 2-5 угловых минут и вытекающее из этого астрономическое число возможных поз, оптимальная поза не может достигаться путём простого перебора. Очевиден вклад различных уровней организации движения и различных сенсорных систем в организации вертикальной устойчивости. При этом, поскольку вертикальная поза является результатом длительной эволюции *Homo Sapiens*, прямой перенос механизмов, обнаруженных у животных для поддержания равновесия и описанных в фундаментальном труде Рудольфа Магнуса (Магнус, 1962), было бы непростительным упрощением.

Определение равновесия

Для того, чтобы сохранять вертикальное равновесие, необходимо, чтобы центр тяжести тела (ЦТ) находился над опорной поверхностью (Гурфинкель, Осовец, 1972; Nashner, Cordo, 1981).

В своей книге "Регуляция позы человека" В.С. Гурфинкель (Гурфинкель, 1965) выделил три метода изучения постуральной устойчивости:

- 1) Биомеханический метод основывается на анализе соотношения веса, роста и площади опоры.
- 2) Определение устойчивости позы через ее способность противостоять внешним силам, нарушающим равновесие.
- 3) Метод, основанный на учете постоянных колебаний центра тяжести в условиях естественной устойчивой позы.

Перемещения центра тяжести можно описывать многими способами. Самые распространённые – статокинезиограмма (перемещение проекции перемещения ЦТ на опорную поверхность) (Мезенчук, Кубряк, 2022) и угловые отклонения ЦТ (Nashner,

1976). Угловое отклонение ЦТ определяется как угол, образованный отрезком, соединяющим центр площади опоры с ЦТ, и отрезком, отложенным вертикально из этого центра.

Опорная поверхность определяется внешним периметром стоп и расстоянием между ними. Для усложнения поддержания равновесия она может быть уменьшена, к примеру, с помощью стойки на узкой перекладине или доске. Она может быть неподвижной и подвижной, твёрдой и мягкой.

Границы устойчивости

Границы устойчивости - величина, определяющая максимально возможный угол отклонения ЦТ от центральной позиции (McCollum, Leen, 1989). Учитывая постоянное движение ЦТ в каждый момент времени можно определять запас устойчивости, к примеру, как минимальное расстояние от центра давления на платформу до ближайшей точки периметра опорной поверхности (Koozekanani et al., 1980). Предел устойчивости при колебаниях ЦТ в передне-заднем направлении, составляет в среднем $12,5^\circ$ (Nashner, McCollum, 1985). Несмотря на то, что высота ЦТ над поверхностью и длина стопы по отдельности могут влиять на границы устойчивости в сагиттальном направлении колебаний, ковариация этих 2-х величин даёт примерно одинаковые рамки устойчивости (Duncan et al., 1990). Фронтальные границы устойчивости зависят от расстояния между стопами.

Границы устойчивости и частота колебаний

Предел позной устойчивости в вертикальном положении также зависит от скорости перемещения ЦТ, который в свою очередь зависит от частоты колебаний (Nashner et al., 1989). Полный диапазон колебаний достижим, если их период составляет 2-3 секунды. При уменьшении периода до 1 секунды и менее границы устойчивости могут уменьшиться до 3° .

1.1.2 Сенсорная регуловка равновесия

Нервные процессы для определения положения ЦТ и для его перемещения сильно переплетены, но их следует разделить для систематического изучения. Клинически такое разделение обосновано тем, что больные с нарушениями равновесия разделяются на тех, кто имеет проблемы с определением положения ЦТ относительно опорной поверхности, и тех, чьи моторные реакции неадекватны для поддержания равновесия (Nashner, 1976; Nashner et al., 1982).

Для определения положения в пространстве необходима комбинация зрительной, вестибулярной и проприоцептивной афферентации. Но координация сигналов от этих 3-х органов чувств не остаётся постоянной. Один или два сенсорных входа могут нести ложную информацию. К примеру, при неожиданном старте поезда человек, находящийся внутри, может на мгновение стать дезориентированным, так как может из-за смещения внешних по отношению к поезду предметов может быть непонятно, произошло ли отклонение тела или поезд тронулся. Во время таких моментов возникновения сенсорного конфликта (Oman, 1990; Bertolini, Straumann, 2016; Bronstein, 2016) сенсомоторная система быстро должна понять, на какой сенсорный вход можно опереться, а какие следует игнорировать. Процесс выбора и комбинации корректной сенсорной информации называется сенсорной организацией (Assländer, Peterka, 2014).

Термин "проприоцепция" был введен Чарльзом Шеррингтоном для описания чувства положения различных частей тела относительно друг друга (Sherrington, 1920; Levine, 2007). И.М. Сеченов упоминал "мышечные ощущения", которые, «помещаясь на поворотах чувствования, то есть в промежутках между ощущениями иного рода, служат для них не только соединительными звеньями, но и определяют при объективировании ощущений взаимные отношения их внешних субстратов в пространстве и во времени» (Сеченов, 2001). Проприоцептивный вход, получающий информацию об усилии захватывания объекта рукой и движении стопы относительно опорной поверхности, является главным сенсорным входом для поддержания равновесия в нормальных (с фиксированной опорной поверхностью) условиях (Aggashyan et al., 1973; Gurfinkel et al., 1976; Diener, Dichgans, 1988; Dietz et al., 1989). Когда человек стоит на твёрдой горизонтальной поверхности, перемещения его ЦТ довольно малы по отношению к границам устойчивости. Закрытие глаз для исключения зрительного входа из процесса поддержания равновесия приводит к незначительному, в редких случаях – значимому увеличению колебаний ЦТ. При компенсации двусторонней вестибулярной потери пациенты могут без излишних усилий совершать колебания в рамках границ устойчивости (Nashner et al., 1982; Black, Nashner, 1984a; Black, Nashner, 1984b). При выключении соматосенсорного входа от мышц голени амплитуда колебаний ЦТ при закрытии глаз существенно возрастает (Diener et al., 1984; Horak et al., 1990).

Рудольф Магнус, основываясь на своей колоссальной экспериментальной работе на животных, выявил, что проприоцепторы шеи и отолитовый аппарат играют решающую роль при определении положении тела при вращении (Магнус, 1962). Однако при стойке на неподвижной опоре без внешних воздействий вестибулярная афферентация играет небольшую роль в поддержании равновесия (Nashner et al., 1989). Зрительная и

проприоцептивная системы гораздо более чувствительны к колебаниям тела, нежели вестибулярная, ее порог различения наклона находится в пределах от 1-2°. Система, предполагающая контроль равновесия, должна иметь чувствительность 12-20 угловых минут. Латентный период вестибуло-моторной реакции превышает латентный период простых двигательных реакций (Гурфинкель, 1965). По общему мнению, отолиты и полукружные каналы способны регистрировать информацию в диапазоне от 0,2 до 10 Гц, проявляя активность в начале и конце движения. Однако они не играют существенной роли в поддержании неподвижной вертикальной позы (Paillard, Noé, 2015; Curthoys, 2020), так как даже физиологический тремор с частотой от 7 до 12 колебаний в секунду сопровождается четким рефлекторным возбуждением мышц, наблюдаемым при одновременной регистрации стабилограммы и электромиограммы. Вестибулярная хронаксия на порядки превышает величины хронаксии скелетных мышц и двигательных нервов (Гурфинкель, 1965). Однако вестибулярный аппарат играет роль референса для зрительной системы, обеспечивая установку взора согласованными движениями глаз и головы (Корнилова и др., 2017; Наумов и др., 2020), что также немаловажно для вертикальной стойки.

Вестибулярный вход крайне важен, когда проприоцептивный или визуальный входы дают ложную для ориентирования в пространстве информацию или недоступны (Fregly, 1974; Allum et al., 1989). Пациент с глубокой двусторонней потерей вестибулярной функции не может стоять с закрытыми глазами на подвижной опорной поверхности. Из-за того, что вестибулярная афферентация редко бывает искажена, за исключением вращения на центрифуге, калориметрической пробы, тестов с вестибулярными возмущениями с помощью модулируемых покачиваний головой (Jain et al., 2010) или вследствие воздействия космического полёта (КП) (Wood et al., 2015), она является решающей в поддержании равновесия и в определении афферентного входа, вносящего недостоверную информацию о положении тела в пространстве (Black, Nashner, 1984a; Black, Nashner, 1984b). У пациентов с поражениями вестибулярного аппарата компенсационные механизмы работают неудовлетворительно, из-за чего при закрытии глаз колебания тела уменьшаются, так как патология отолитового аппарата вызывает нистагм, влияющий на зрительную афферентацию. В итоге постуральная система должна вычленив неправильную работу и вестибулярного аппарата, и зрения, что усложняет адаптацию (Tsutsumi et al., 2010).

Среди трех чувств, участвующих в поддержании равновесия, зрение, без сомнения, является самым разнообразным в предоставлении информации об ориентации и движении. Выявлена взаимосвязь между снижением постуральной устойчивости и

нарушением движения глаз, остротой зрения и зрительным окружением (Paulus et al., 1984; Adachi et al., 2017; Sánchez-González et al., 2020). В норме при отсутствии зрительной обратной связи существенных позных колебаний не возникает, что говорит о компенсаторных возможностях проприоцепции и вестибулярного аппарата (Sasaki et al., 2002; Matsuo et al., 2010).

Современные исследовательские и клинические методики позволяют всеобъемлюще изучать влияние зрения на равновесие. Некоторые исследования влияния виртуальной реальности на вертикальную стойку показывают, что отдельные элементы восприятия визуальной ориентации различаются по своему воздействию (Steepey et al., 2007; Keshner, Kenyon, 2009). Например, поток движения объектов окружающей среды в пределах периферического поля зрения оказывает более сильное влияние на равновесие, чем изменение размеров объектов в центральном поле зрения. Исследования показывают, что центральное и периферическое зрение играют различные, но взаимодополняющие роли в постуральной системе. Центральное зрение оказывает значительное влияние на управление колебаниями центра тяжести в сагиттальной плоскости, периферическое – во фронтальной. (Stoffregen, 1985; Warren, Kurtz, 1992; Agostini et al., 2016). Согласно работе Б.Н. Сметанина (Сметанин и др., 2009), формирование паттернов постуральных движений больше зависит от зрительного входа, чем от проприоцептивного и вестибулярного.

Зрение играет важную роль в поддержании равновесия, особенно когда опорная поверхность нестабильна (Lee, Lishman, 1977; Paulus et al., 1984, 1987). Например, колебания ЦТ при открытых глазах гораздо меньше, чем при закрытых, в случае вращения опорной поверхности вокруг оси, проходящей через голеностопные суставы, и зависящего от наклона тела (Nashner et al., 1982; Black, Nashner, 1984b). Стабилизирующий эффект зрения также проявляется при сравнении колебаний ЦТ с открытыми глазами (ГО) и закрытыми глазами (ГЗ), пока человек стоит на мягкой опоре (к примеру, на подушке из поролона). Зрение также влияет на выравнивание колебаний ЦТ. Когда человек подвергается постоянному линейному или вращательному движению поля зрения, выравнивание колебаний ЦТ над опорной поверхностью смещается в направлении этого движения (Lestienne et al., 1977). Этот эффект проявляется, к примеру, при долгом фиксировании поля зрения на морские волны, когда их гармоничные колебания передаются стойке человека.

Миотатический рефлекс растяжения является самым ранним механизмом повышения уровня активации мышц сустава после навязанного извне вращения. Этот компонент реакции инициируется входными сигналами от мышечных веретен, имеющих рецепторы растяжения. Они поступают в спинной мозг и, посредством одиночных

синапсов внутри него, активируют мышечные волокна внутри той же мышцы, которая генерирует входные сигналы веретена (Houk, 1979; Blecher et al., 2018; Dolbow, Throckmorton, 2024).

Предполагается, что миотатические рефлексy растяжения улучшают нелинейные свойства жесткости мышц при контроле воздействия внешних возмущений во время управления движением (Houk, 1979; Latash et al., 2010). Таким образом, при больших смещениях сустава рефлексy быстро увеличивают активацию растягивающихся мышц, уменьшают активацию укорачивающих антагонистов и тем самым обеспечивают ответ на возмущение. Однако существует несколько причин, по которым комбинированного воздействия свойств мышечной жесткости и рефлексy растяжения недостаточно для поддержания равновесия в положении стоя. Во-первых, уровень жесткости голеностопного сустава, обеспечиваемый этими двумя свойствами, не полностью противодействует дестабилизирующей силе тяжести во время раскачивания (Elner et al., 1972; Nashner, 1976). Во-вторых, поскольку вращения опорной поверхности могут вызывать рефлексy растяжения, не подходящие для контроля равновесия, требуется вовлечение других механизмов, не зависящих от уровня локального растяжения мышц (Nashner, 1976).

1.1.3 Система произвольных и непроизвольных движений

Как описано ранее, рефлексy растяжения регулируют свойства жесткости суставов, участвующих в поддержании стабильности позы. Рефлексy растяжения, однако, играют незначительную, если вообще какую-либо прямую роль в опосредовании активных постуральных движений человека в ответ на внешние возмущения равновесия (Elner et al., 1972; Gurfinkel et al., 1976). Непроизвольные позные движения – это самые ранние функционально эффективные реакции, помогающие поддерживать равновесие, когда поза стоящего человека нарушается (Nashner, 1976, 1977; Nashner et al., 1979b). В некоторых случаях они напоминают рефлекторные реакции, а в других - произвольные движения. Подобно рефлексам, автоматические движения запускаются внешними стимулами, происходят с фиксированной задержкой и относительно стереотипны. Подобно произвольным позным движениям, автоматические реакции включают скоординированные действия множества мышц ног и туловища, а их амплитуды и паттерны адаптируются к условиям задачи. Хотя пути, опосредующие автоматические постуральные движения, не до конца выяснены, задержки электромиографических (ЭМГ)

реакций от 90 до 100 мс достаточны, чтобы предполагать присутствие значительного вовлечения ствола мозга и подкорковых структур (Jones, Watt, 1971).

Произвольные позные движения могут происходить как в присутствии, так и при отсутствии внешних раздражителей, разнообразие произвольных паттернов почти безгранично, по крайней мере теоретически. При воздействии внешних стимулов задержка произвольных движений составляет 150 мс в самых простых и хорошо отработанных условиях выполнения задачи, но может быть и намного дольше, когда задача более сложная или новая и когда уровень внимания человека снижен (Nashner, Cordo, 1981). Когда свободно стоящий человек прикладывает силу к внешнему объекту, произвольные и непроизвольные механизмы тесно координируются, чтобы обеспечить стабильное выполнение произвольного движения (Беленький и др., 1967; Nashner, Cordo, 1981). В этих случаях сначала возникают автоматические постуральные реакции и, соответственно, задерживается начало произвольного компонента (Nashner, Cordo, 1981).

Непроизвольные постуральные движения

Когда непроизвольное постуральное движение инициируется внешним стимулом, начало ЭМГ-активности происходит в течение 90-100 мс, и результирующие паттерны активации мышц ног и нижней части туловища являются специфично направленными и относительно стереотипными. Начало активного приложения силы задерживается еще на 20-40 мс, потому что существует задержка между электрической активацией и нарастанием сокращения в мышце (Bawa, Stein, 1976). Локальный проприоцептивный сигнал от стоп и голеностопных суставов сам по себе достаточен для запуска автоматического позного движения (Horak et al., 1990; Томиловская и др., 2013). Направление непроизвольного движения также определяется запускающим проприоцептивным стимулом (Nashner, 1977; Nashner et al., 1979b; Horak, Nashner, 1986). Движение назад инициируется смещением ЦТ вперед и наоборот.

Хотя амплитуда непроизвольного движения связана с интенсивностью запускающего проприоцептивного стимула (Diener et al., 1988), зрительный вход, вестибулярный вход и прошлый опыт индивида также влияют на амплитуду реакции (Nashner, 1976; Nashner, Berthoz, 1978). Паттерн двигательной реакции мышц ног и нижней части туловища, напротив, определяется не запускающим стимулом, а конфигурацией опорной поверхности и предыдущим опытом индивидуума.

1.2 Координация произвольных постуральных движений через голеностопную и тазобедренную стратегию поддержания равновесия у человека

1.2.1 Описание стратегий

При описании многозвенной структуры движений в суставах чаще всего упоминают движения лишь в тазобедренном и голеностопном суставе и их соотношения. Исключение из рассмотрения коленной стратегии обусловлено тем, что по результатам биомеханических исследований было показано, что она вносит малый вклад в поддержание равновесия (Alexandrov et al., 2001). Экспериментально при постуральных исследованиях она встречается редко (Nashner, McCollum, 1985), либо в случаях, когда необходимо очень быстрое и намеренное изменение положения ЦТ, к примеру при скоростном спуске на лыжах.

Движения голеностопного сустава генерируются с помощью ЭМГ-реакции, которая начинается через 90-100 мс после дестабилизации в соответствующих направлении мышцах голеностопного сустава (Nashner, 1977; Nashner et al., 1979a; Horak, Nashner, 1986). Икроножные мышцы активируются для постуральных движений назад, в то время как сокращения передней большеберцовой кости приводят к движениям вперед. Затем электромиографическая активность последовательно распространяется на бедро, а затем на мышцы нижней части туловища на той же дорсальной или вентральной стороне тела. Активация мышц бедра и нижней части туловища стабилизирует колени и бедра, позволяя телу двигаться как жесткий маятник. ЭМГ-активность мышц бедра и туловища регистрируется в среднем на 10-30 мс позже, чем ЭМГ-активность мышц голени. Активация мышц голеностопного сустава обеспечивает проксимальным мышцам стабильную двигательную базу.

Тазобедренная стратегия обеспечивается активацией мышц бедра и нижней части туловища с задержкой от 85 до 95 мс (Horak, Nashner, 1986). Четырехглавая мышца бедра и мышцы брюшного пресса активизируются для сгибания тазобедренного сустава и перемещения ЦТ назад. Колено остается относительно стабильным, потому что эти две мышцы оказывают противоположное функциональное воздействие на этот сустав. Активация параспинальных мышц и подколенного сухожилия выпрямляет тазобедренный сустав и перемещает ЦТ назад. Противоположное действие этих двух мышц также стабилизирует колени. Во время движений в обоих направлениях мышцы голеностопного сустава относительно неактивны.

Тазобедренная стратегия минимизирует движения ЦД, голеностопная более энергоэффективна (Afschrift et al., 2016; Versteeg et al., 2016). Относительная эффективность голеностопной, тазобедренной стратегии и стратегии переступания при перемещении ЦТ над опорной поверхностью зависит от конфигурации опорной поверхности, положения ЦТ по отношению к границам устойчивости и скорости (частоты) постурального движения (McCollum et al., 1984; Nashner, McCollum, 1985; Horak, Nashner, 1986). Например, голеностопная стратегия наиболее эффективна при выполнении относительно медленных, низкочастотных движений ЦТ, когда опорная поверхность твёрдая, а ЦТ находится в пределах границ устойчивости. Голеностопная стратегия также эффективна при поддержании статической позы со смещением ЦТ.

Амплитуда и скорость движений голеностопного сустава биомеханически ограничены крутящим моментом, который может быть приложен к голени до того, как ступни оторвутся от опорной поверхности (Nashner et al., 1989). Сила мышц голеностопного сустава не является ограничивающим фактором. Сила икроножной мышцы определяется требованиями к силе при беге и прыжках и, следовательно, намного превышает требования к выполнению постуральных движений голеностопом.

1.2.2 Отражение работы центральной нервной системы в выборе стратегии

Стратегия, выбранная для реагирования на внешнее возмущение, устанавливается заранее в зависимости от непосредственного прошлого опыта человека, а не от сознательного решения, принятого во время реагирования (McCollum et al., 1984; Horak, Nashner, 1986)]. Когда человек тренируется удерживать равновесие на определенной опорной поверхности, наблюдается относительно чистый пример соответствующей стратегии движения. Напротив, более сложное движение, сочетающее две чистые стратегии, наблюдается во время начала обучения, следующего за изменением опорной поверхности. Однако после 10-15 повторяющихся внешних возмущений на новой поверхности количество менее подходящих движений постепенно уменьшается, а вклад хорошо отработанной чистой постуральной стратегии возрастает. Эффект обучения регистрируется в течение нескольких дней постоянных тренировок (Afschrift et al., 2016). Стратегии движения не изменяются произвольно с помощью одних только инструкций, даже если человек знаком с этим шаблоном и мотивирован на быстрое изменение.

Как уже было написано выше, голеностопная и тазобедренная стратегия и их соотношение выбирается под каждую конкретную задачу, но общая тенденция – использование голеностопной стратегии, как более энергоэффективной, но и более

сложной в управлении ею предполагаемой центральной системой. Тазобедренная – более энергозатратная, но более простая в управлении (Alexandrov et al., 2001). Центральные механизмы регуляции вертикальной позы остаются малоизученными, однако недавние исследования к примеру показывают, что при разных положениях ЦТ в момент внешнего возмущения активируются разные области фронтальной коры (Stokkermans et al., 2023). Показано, что при усложнении задачи поддержания равновесия с помощью качающейся опорной платформы у пожилых людей сильнее, чем у молодых, активируется сенсомоторные области коры (Rubega et al., 2021). Анализа постуральных стратегий во время этих исследований не проводилось, однако известно, что с возрастом быстрее происходит переход к тазобедренной стратегии при усилении возмущения (Hsu et al., 2013). Исследования после коротких КП показывают усиление тазобедренной стратегии (Speers et al., 1998). Исходя из вышесказанного следует, что анализ постуральных стратегий и их вклада может быть инструментом оценки центральной обработки информации в ЦНС и свидетельством того, перешла ли она в управлении вертикальной стойкой с более сложных программ, характеризующихся голеностопной стратегией, на более простые, характеризующиеся тазобедренной.

1.3 Ведущая сенсорная модальность человека. Коэффициент Ромберга

Реакция человека на постуральные возмущения неоднородна среди нормальной популяции. В диагностических целях предпринимаются попытки классифицировать свойства сенсорных систем человека, определить преимущественную, ведущую реакцию определённой системы или недостаток афферентации от одной из них (Nashner, 1976). В данном случае мы говорим именно о «сенсорном профиле», а не сенсомоторном, так как предполагаемое разделение затрагивает людей, определённых, как здоровых, в том числе относительно свойств опорно-двигательного аппарата, но имеющих различную реакцию на те или иные внешние возмущения.

Известно, что быстрый рефлекс на растяжение (Fast Stretch-Reflex, FSR), возбуждаемый быстрыми наклонами или сдвигами опорной поверхности, имеет разную выраженность у разных людей, которых можно разделить на подгруппы FSR+, у которых ответ возникает через 120 мс после сдвига, постуральная система которых в большей мере ориентируется на рефлекс растяжения, т.е. проприоцепцию, и FSR-, у которых ответ возникает через 180-200 мс после сдвига, постуральная система которых в большей мере ориентируется на вестибулярный и зрительный вход (Nashner, 1976). Некоторые исследователи выделяют 2 вида ответа на постуральные возмущения, условно

рефлекторный и неадаптивный (для быстрых и сильных возмущений) и вестибулярно-визуально-проприоцептивный и адаптивный (для медленных и слабых возмущений) (Diener, Dichgans, 1988), однако эти виды присущи системе постуральной устойчивости как таковой. Вопрос о преобладании разных сенсорных систем и моторных паттернов у разных людей является интересным и важным направлением исследований, результаты которого по определённым внешним, однозначно регистрируемым параметрам помогают охарактеризовать постуральную устойчивость в целом.

Один из способов определения взаимодействия сенсорных систем в поддержании вертикальной устойчивости – тест Ромберга. Мориц Ромберг занимался анализом причин возникновения уже исчезнувшей вследствие прогресса медицины болезни под названием «спинная сухотка» (*tabes dorsalis*), описывая главный симптом как «ноги, покрытые мехом».

Изначально тест состоял в определении того, может ли пациент ходить в темноте, позже методика свелась к оценке врачом увеличения колебаний тела при закрытии глаз, результатом которого была качественная оценка – увеличиваются ли колебания. В начале основной задачей исследования было выяснить, способен ли испытуемый передвигаться в условиях недостаточного освещения. Со временем методика исследования трансформировалась в процесс, в ходе которого доктор оценивал степень увеличения колебаний тела после того, как испытуемый закрывал глаза. (Khasnis, Gokula, 2003). Основной причиной *tabes dorsalis* являлось поражение заднего спинно-мозжечкового тракта вследствие тяжёлых последствий нейросифилиса. Ромберг подробно описал последствия спинной сухотки, в том числе атаксическую походку (Tatu, Bogousslavsky, 2021), а также около 1840-46 гг. описал симптом, который теперь носит его имя: «Если вы закроете ему глаза в вертикальном положении, он сразу же начнет раскачиваться и шататься; когда вокруг него темно, возникает большая неуверенность в стоянии и ходьбе». В 1858-59 гг. Дюшен де Булонь во Франции опубликовал труд, содержащий полную симптоматику болезни, и назвал её «прогрессивной локомоторной атаксией». Дюшен отмечал нарушение равновесия у больных, но оставлял открытым вопрос, происходит ли это вследствие нарушения периферической чувствительности или из-за поражений центральных структур, ответственных за координацию движений.

Оценка вклада зрительного компонента позволяет установить преобладание влияния зрения или 2-х других сенсорных систем в постуральной устойчивости – проприоцепции и вестибулярного аппарата (Bronstein, 2016). Зрение в принципе оказывает большое влияние на вертикальную устойчивость.

Объём коры, относящийся к зрительному анализатору, гораздо больше, чем объём, относящийся к вестибулярному аппарату и проприоцепции (Takakusaki, 2017), он имеет больше связей с ассоциативными областями (Wang et al., 2015). Однако следствием такой высокой организации является сродство зрительной системы к более низкочастотным колебаниям окружающей среды, до 1-2 Гц, в то время как вестибулярная система более точно оценивает колебания с большей частотой. Примером может послужить иллюзия прибывающего или убывающего поезда (векция): она может быть вызвана лишь медленно стартующим и медленно останавливающимся составом, но быстро проносящийся поезд, подобный вылетающему из туннеля на станцию метро, иллюзий движения не вызывает. Более наглядно разницу между чувствительностью зрительного и вестибулярного теста можно почувствовать с помощью простого теста на чтение. При чтении текста в транспорте глаза легко фокусируются на нём, до тех пор, пока в силу не вступают силы инерции, смещающие голову. Это объясняется быстротой срабатывания вестибуло-окулярного рефлекса. Однако если тот же самый текст будет колебаться перед неподвижной головой, способность его распознавать пропадёт уже при двух колебаниях в секунду. При этом люди с нарушениями работы вестибулярного аппарата будут испытывать трудности при обоих типах колебаний текста из-за сопутствующих нарушений работы вестибуло-окулярного рефлекса (Barnes, 1983). Эти различия как раз и можно объяснить высокой организацией зрительного слежения, включающей в себя множество синапсов, в отличие от сравнительно простого вестибуло-окулярного рефлекса. Инерция движения эндолимфы в полукружных каналах также может быть ограничением для вестибулярного аппарата в определении низкочастотных колебаний (Bronstein, 2016). При этом теоретические кибернетические модели постуральной устойчивости и физиологические эксперименты показывают, что она быстро переключается между зрительной и вестибулярной афферентацией при увеличении амплитуды и частоты колебаний (Carver et al., 2006).

Оценка постуральной системой релевантности информации от разных сенсорных входов (*sensory reweighting*, сенсорная переоценка) остаётся открытым и активно изучаемым вопросом. Наравне с ним также важен фундаментальный вопрос вестибулярной физиологии – как мозг отделяет линейное ускорение, вызывающее компенсаторное движение глаз, от действия силы тяжести, не вызывающей такого (Kingma, Janssen,; Merfeld et al., 1999; Clark et al., 2015). Однако для теста Ромберга, как и для постурологии в принципе, важно соотношение вкладов 3-х сенсорных систем – зрительной, вестибулярной и проприоцептивной – в постуральную устойчивость. Льюис Нашнер и его коллеги указывали, что при сравнении устойчивости при открытых и

закрытых глазах оценивается вклад проприоцепции (Diener et al., 1984; Horak et al., 1989). Также они указывали предполагаемое «нормальное» (исследована группа из 20 человек) референсное значение коэффициента Ромберга (КР) – отношения значения стабилметрического параметра, полученного при закрытых глазах, к значению, полученному при открытых – для расстояния, на которое переместился центр давления (ЦД) – $1,63 \pm 0,55$, которое находится в пределах предполагаемых нормальных значений КР, полученных при анализе литературы (Diener et al., 1984). В первых статьях о стабилметрии как о предполагаемом клиническом методе также говорится, что коэффициент Ромберга оценивает вклад зрения (Terekhov, 1976). Однако в вышеуказанной литературе обсуждается разная степень увеличения разброса колебаний тела при закрывании глаз и не уделяется должного внимания случаю, когда при закрывании глаз колебания стойки уменьшаются. Часто предполагают, что значение $КР < 1$ говорит об «отрицательном влиянии зрения на процесс поддержания вертикальной позы» (Paolucci et al., 2018). При обычном стоянии, без внешних возмущений стойки, увеличение разброса угла колебаний тела с 2° до 4° при пределе устойчивости $12,5^\circ$ не приводит к серьёзному для мышечной системы увеличению энергетических затрат на поддержание равновесия. В то же время очевидно, что ощущение страха – от нахождения на краю обрыва, хождении по узкой и поднятой над землёй поверхностью приводит к нервному и физическому напряжению, к примеру к уменьшению разброса колебаний ЦТ и увеличению средней ЭМГ-активности *tibialis anterior* (Carpenter et al., 2001). Страх высоты влияет на сенсорную интеграцию вестибулярных и иных сигналов, уменьшая ответ на внешнее вестибулярное возмущение (Osler et al., 2013). Страх падения может модулировать Н-рефлекс, что вероятно вызывает феномен постурального замораживания (ожидание постурального возмущения), т.е. изменение паттерна движения вероятно происходит произвольно и неконтролируемо (Souza et al., 2015). Исходя из вышесказанного, можно предположить, что уменьшение разброса колебаний ЦТ при закрытии глаз может быть связано с некомфортным состоянием для постуральной системы, когда в случае исключения одной из сенсорных систем меняется паттерн движения.

Даже у некоторых больных с поражениями мозжечка и спинного мозга встречается КР, меньший по сравнению со здоровыми людьми (Terekhov, 1976). Значимое увеличение колебаний тела при закрытии глаз, т.е. увеличение КР, вследствие нейросифилиса, поражающего мозжечок и спинной мозг, было истоком постуральных исследований Ромберга, однако указанный выше факт можно рассматривать не как

опровержение классических представлений о реакции постуральной системы на указанные заболевания, а как разную степень их выраженности и компенсации.

«Визуалы» и «Невизуалы»

Известно, что у пожилых людей чаще встречается $KP < 1$, измеренный по скорости перемещения ЦД (Prieto et al., 1996) и расстоянию, пройденному ЦД (Fujita et al., 2005), также $KP < 1$ встречается при болезни Паркинсона (Paolucci et al., 2018). Известна связь KP с работой вестибулярного анализатора – при односторонней лабиринтоэктомии при болезни Меньера наблюдалась стойкая инверсия коэффициента, как изначально большего единицы, так и меньшего (Lacour et al., 1997). В этом же исследовании было обнаружено, что здоровые люди, и пациенты до операции разделяются на 2 группы – «Визуалов», у которых $KP > 1$, и «Невизуалов» с $KP < 1$, это свойство сохраняется во времени.

Исходя из всего вышеописанного, можно предположить, что $KP < 1$ является следствием относительно низкой вовлечённости вестибулярного входа в постуральный контроль и большей ориентации на проприоцептивные механизмы устойчивости при закрытии глаз. При этом, как было указано ранее, проприоцептивная система имеет более низкие пороги срабатывания по сравнению с вестибулярными механизмами (Гурфинкель, 1965; Paillard, Noé, 2015; Curthoys, 2020). $KP > 1$, т.е. увеличение колебаний ЦТ при закрытии глаз в пределах некоторой нормы, наоборот, может быть следствием слаженной сенсорной интеграции вестибулярных сигналов и проприоцепции, из-за чего переключения постуральной стратегии не происходит, однако вследствие более низкой чувствительности вестибулярной системы к колебаниям стойки по сравнению с проприоцепцией, корректирующие механизмы работают медленнее, но это не воспринимается сенсомоторной системой, как опасность, так как присутствует избыток сенсорной информации (Diener, Dichgans, 1988; Peterka, 2002)].

Исходя из вышеописанного представляется разумным разделить популяцию на «Визуалов» и «Невизуалов» по значению коэффициента Ромберга. Зависимость свойств проприоцептивной системы от этого показателя ещё предстоит уточнить, однако ведущие сенсорные модальности в зависимости от увеличения или уменьшения стабилометрического показателя при закрытии глаз следует определить, как визуальную и невизуальную (Lacour et al., 1997).

1.4 Вертикальная стойка до и после воздействия микрогравитации и моделей, воспроизводящих её эффекты в организме человека

1.4.1 Постуральные исследования до и после космических полётов

Оценку постуральной устойчивости начали проводить с первых многодневных КП. Было показано, что восстановление нормальной регуляции позы после КП длительностью до 18-ти суток (без профилактических мероприятий на борту) происходит к 10-м суткам после приземления (Cherapakhin et al., 1973).

Через сутки после окончания 5-суточных полётов на космических кораблях «Союз-6» и «Союз-8» был обнаружен достоверный рост максимальной амплитуды колебаний тела и незначительное снижение их частоты (Пурахин и др., 1972). Полный возврат к дополётным показателям происходил к 12-м суткам, что коррелировало с индивидуальной самооценкой космонавтов (Мясников и др., 1979). Это являлось свидетельством высокой эффективности разработанной для этих полётов системы профилактики, так как после 18-суточного полёта А. Г. Николаева и В. И. Севастьянова на корабле «Союз-9» в 1970 году, проходившего без применения мер физической профилактики, значительные изменения стабилметрических показателей наблюдались даже на 35-е сутки после приземления.

После 160-, 175- и 326-дневных КП на станции «Мир» заметный рост электромиографической стоимости вертикальной стойки с открытыми глазами и в позе Ромберга был обнаружен у космонавта, совершившего 175-дневный КП, при этом изменения отсутствовали у космонавта после 326-суточного КП. Советские исследователи приходили к выводу, что при длительных КП степень изменений сенсомоторных характеристик не зависит от продолжительности КП, но зависит от объёма физической нагрузки во время КП (Kozlovskaya et al., 1990).

Оценка вклада вестибулярной функции в поддержание равновесия

В 1970 году Nashner разработал метод компьютерной динамической постурографии (CDP) и предложил подход к анализу вклада различных сенсорных входов (Nashner, 1970) с помощью тестов сенсорной организации, основанный на создании условий, когда сенсорная информация от зрительного или соматосенсорного входов становится недостоверной или недостаточной для определения ориентации тела относительно вертикали, путем наклонов опорной поверхности и зрительного окружения согласно наклону тела (рисунок 1). В исследовании (Jain et al., 2010) был предложен аналогичный способ искажения отолитового входа с помощью динамических наклонов головы в сагиттальной плоскости. Дополненная батарея тестов сенсорной организации использовалась для оценки состояния постуральной системы астронавтов (Black, Paloski, 1998; Wood et al., 2015).

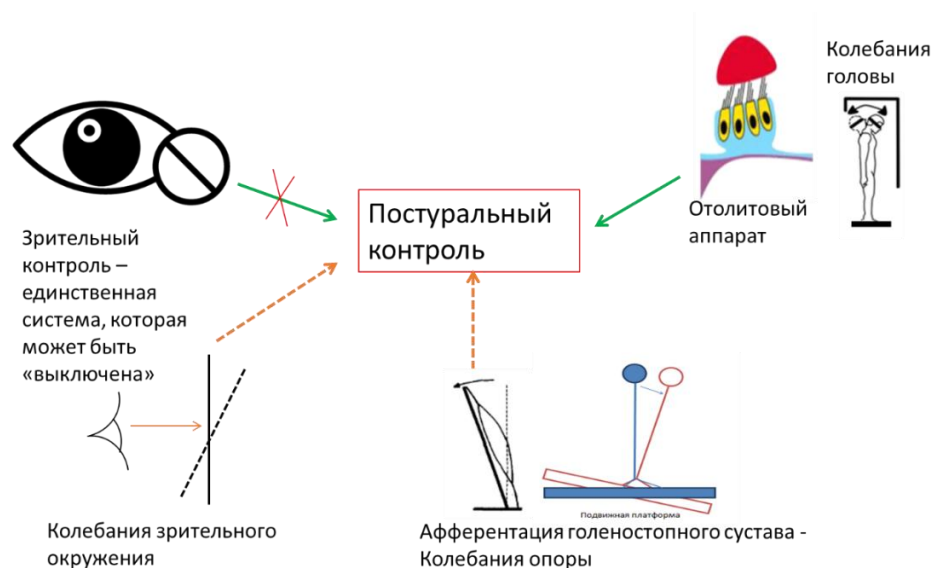


Рисунок 1 – «искажение» информации, поступающей в постуральную систему

До и после 38-, 59- и 84-дневных экспедиций Skylab-1,2,3 американские исследователи оценивали вклад вестибулярной функции в поддержание равновесия с помощью тандемной стойки (носок прислонён к пятке) на узкой площадке, меньшей, чем ширина стоп, с закрытыми глазами. Время, в течение которого астронавты могли поддерживать стойку в таком положении, возвращалось к дополётным значениям только через 2 недели после приземления (Homick, Reschke, 1977).

После КП длительностью 4-10 суток вертикальная устойчивость восстанавливалась ко 2-4 суткам после приземления (Paloski et al., 1992). Больше всего постуральная устойчивость снижалась в тестах, требующих активного включения вестибулярной системы (глаза закрыты, зрительное окружение и опорная поверхность колебались). Возврат к дополётным значениям происходил к 4-8 суткам после окончания КП (Black et al., 1995).

Исследователи сделали предположение, что основной причиной послеполётной постуральной атаксии являются изменения в вестибулярной (в основном отолитовой) системе обратной связи (Carriot et al., 2021). Также было отмечено влияние соматосенсорной функции голеностопного сустава, подвергшейся изменениям, связанным со снижением аксиальной нагрузки и формированием в процессе КП новых стратегий движения. Кроме того, было выявлено различие между астронавтами, совершавшими полёт впервые и теми, кто уже имел опыт коротких космических миссий (Reschke et al., 1998).

Исследователи, анализируя результаты постуральных исследований после коротких космических полётов (КП), отмечают, что при устранении вектора силы тяжести изменяется восприятие пространства сенсорными системами. Было отмечено, что снижение отолитового и проприоцептивного притока (включая информацию от кожных рецепторов) играет важную роль (Clément et al., 2005). Разница в постуральной устойчивости между астронавтами, совершавшими полёт впервые и теми, кто уже имел опыт космических миссий, объясняется тем, что последние лучше воспринимают информацию, поступающую от вестибулярного анализатора.

После длительных КП на МКС продолжительностью 4-6 месяцев среднее значение вертикальной устойчивости значимо снижалась с 79 до 45 баллов условной шкалы (максимум 100 – полная неподвижность). Значимое увеличение максимальной амплитуды колебаний ЦТ наблюдалось при любых тестах у астронавтов, летавших впервые (Speers et al., 1998). Большой объём постуральных исследований, направленный на анализ взаимодействия отдельных сенсорных систем, обеспечивающих равновесие, потребовал выявить самый информативный тест. Исследования постуральной устойчивости после коротких КП привели к выводу, что главная причина послеполётного дефицита – обработка вестибулярного входа в ЦНС, однако проприоцептивный вход может компенсировать этот недостаток (Reschke et al., 1999). Исследования с участием астронавтов, летавших впервые, и контрольной группы показало, что тест с закрытыми глазами, колеблющейся в зависимости от колебаний ЦТ опорной поверхностью и динамическими покачиваниями головой в сагиттальной плоскости имеет самую большую диагностическую чувствительность к изменениям стойки после КП (Jain et al., 2010). Исследование постуральной устойчивости после длительных КП показало, что восстановление параметров вертикальной стойки происходит лишь к 10-м суткам после приземления (Wood et al., 2015). Общая оценка постуральной устойчивости при сравнении результатов коротких и длинных КП по этому тесту на 1-е сутки после завершения полёта обнаружила значимое различие – 39 и 60 баллов по условной шкале измерения устойчивости (Miller et al., 2018), что говорит о зависимости между продолжительностью КП и степенью снижения интеграции вестибулярного входа в постуральную устойчивость. Также значимые различия между длительными и короткими КП обнаружены в тесте при стойке с закрытыми глазами и колеблющейся в зависимости от колебаний ЦТ опорной поверхностью; эти различия сохранялись до 4-х суток после завершения полёта (Clément et al., 2020). Следует отметить, что сравнения постуральных характеристик астронавтов, совершавших длительные космические полёты впервые и повторно, не проводилось.

Одной из причин изменений поструральной устойчивости после длительных КП может быть изменение позных синергий. Известно, что после длительных КП согласованная работа поструральных мышц изменяется и степень этих изменений коррелирует с длиной пути проекции центра давления на опорную поверхность во время тестирования (Nagio et al., 2022).

Постуральные стратегии

Вышеперечисленные исследования поструральной устойчивости после КП говорят об изменениях в центральной обработке сенсорной информации, которые влияют на характеристики поструральных реакций и паттерны движения после приземления. Однако эти изменения выражаются не только в увеличении угла колебаний ЦТ, но и в изменении движений в суставах, которая является причиной движения ЦТ. Известно, что после коротких КП у астронавтов, летающих впервые, увеличивается вклад тазобедренной поструральной стратегии в поддержание вертикальной стойки, однако при условии закрытых глаз и колеблющейся с зависимости от положения ЦТ опорной поверхности увеличение вклада тазобедренной стратегии не так велико, как увеличение колебаний ЦТ (Speers et al., 1998).

Исследований поструральных стратегий после длительных КП не проводилось. Однако известно, что в первые дни воздействия факторов КП при задаче поддержания вертикального относительно стены корабля положения (стопы прикреплены) тело отклоняется вперёд или назад относительно голеностопного сустава в положение, не позволившее бы стоять в условиях земной гравитации (Clément et al., 1984). Однако при длительном КП при повторных замерах ЦТ возвращается в пределы, которые соответствовали бы опорной поверхности на Земле. Самое большое смещение ЦТ за пределы периметра стоп, прикреплённых к стенке корабля, происходит в первые 19 суток полёта. Изменения угла в коленном суставе по сравнению с дополётными значениями при этом остаются значимыми в течение всего полёта и даже на 5-е сутки после его окончания, что скорее всего связано с общей флексорной позой, вырабатываемой в течение КП. Наклон корпуса же не меняется вовсе (Baroni et al., 1999). Зрение играет важную роль в контроле позы прикреплённого за стопы к стенке космического корабля тела, однако в первые дни КП при закрытии глаз тело смещается ближе к вертикали, проведённой из места прикрепления стоп. Ситуация меняется в период между 19 и 69 сутками КП, когда при открытых глазах ЦТ возвращается в пределы периметра стоп, однако после этого периода при закрытии глаз отклонение увеличивается. Влияние вестибулярного неглекта в данном процессе вероятно минимальное, т.к. при модельных исследованиях под водой, где вестибулярный аппарат остаётся интактным, также

происходит отклонение в голеностопном суставе относительно гравитационной вертикали (Massion et al., 1995). Как было написано ранее в подглавах «Организация вертикальной стойки в нормальных условиях» и «Сенсорный профиль человека», вестибулярный аппарат обладает более низкой чувствительностью к отклонениям тела по сравнению с проприоцепцией (около $1-2^\circ$) и имеет ограничения распознавания низкочастотных колебаний вследствие инерции движения эндолимфы (Гурфинкель, 1965; Bronstein, 2016). Изменения в обработке информации от проприоцептивного входа представляются более вероятной причиной: в первые дни КП проприоцептивные иллюзии, выявляемые с помощью вибростимуляции постуральных мышц, могут значительно снижать способность определять движение частей тела относительно друг друга (Roll et al., 1993; Roll et al., 1998). Это также может быть причиной изменения согласованной деятельности постуральных мышц. Задача наклона корпуса вперёд в условиях КП сопровождается антагонистическими движениями сгибания в тазобедренном и голеностопном суставе, которые не требуются в невесомости. Это говорит о том, что стратегия управления движением не изменяется в течение КП, сенсомоторная система использует земные паттерны, предполагающие сохранение положения ЦТ при движениях. Однако согласованность этих движений снижается (Baroni et al., 2001b).

1.4.2 Модели воздействия неблагоприятных факторов космического полёта

На начало 2023 года линию Кармана (100 км от поверхности Земли, условная граница космического пространства) пересекло свыше 570 человек, проведено большое количество тестов и экспериментов. Но длительность полёта у разных космонавтов сильно варьируется, методы и средства профилактики постоянно совершенствуются. Уникальные условия микрогравитации ограничивают запросы к проведению исследований, даже выборка из 3-4 космонавтов может быть значима и важна для науки. Однако проверка физиологических гипотез требует стандартизированного подхода, для которого разработаны модельные воздействия. Для моделирования эффектов микрогравитации на сенсомоторную систему человека таковыми являются антиортостатическая гипокинезия, вывешивание и «сухая» иммерсия. Параболический полёт по своей сути и есть невесомость и является лучшим способом воспроизведения микрогравитации, однако продолжительность экспозиции крайне мала. Тем не менее, даже такой способ помогает проверить быстрые механизмы адаптации и острейшие

изменения, к примеру такие, как устранение активности мышц-экстензоров (Kawano et al., 2004).

В течение КП на человека оказывают влияние разные факторы: изоляция, постоянное освещение, радиация, воспроизводимая атмосфера и многие другие. Но ключевым фактором, оказывающим влияние на постуральную устойчивость, является микрогравитация. Её воздействие на сенсорные системы описано в предыдущей главе (подглава 1.4). Следует отметить, что длительные полёты проходят исключительно с профилактическим сопровождением, разработанным за годы развития космической отрасли. Два часа активных тренировок в день, половина из них на беговой дорожке – тредбане, создают активный поток опорной афферентации, так что нельзя сказать, что космонавты проводят весь КП в состоянии безопорности. Однако изменения постуральной устойчивости после приземления по-прежнему достаточно велики, а интактность вестибулярного аппарата во время профилактических мероприятий принципиально непреодолима без космических центрифуг – подобные работы проводились и показывали результат (Moore et al., 2001; Moore et al., 2005; Hallgren et al., 2016). В данной работе рассматриваются длительные – около 4-7 месяцев – космические полёты. Вопрос воздействия тренировок на борту мы сознательно опускаем, так как после 18-суточного полёта Севастьянова и Николаева совместной советско-американской комиссией такая продолжительность полёта признана максимальной при отсутствии профилактических воздействий и сопряжённой с большим риском. В модельных экспериментах, рассматриваемых в данном исследовании, напротив, не используются профилактические меры, т.к. безопасность подобных воздействий доказана.

С начала 60-х годов исследователи отмечали перспективность использования водной иммерсии в качестве модели неблагоприятных эффектов невесомости, однако контакт кожи с водой вводил ограничение на продолжительность воздействия. «Сухая» иммерсия (СИ) была разработана К.Б. Шульженко и И.Ф. Виль-Вильямс как метод длительной иммерсии, в ходе которой кожа испытуемого отделена от воды непроницаемой тканью (Shulzhenko, Vill-Villiams, 1975; Tomilovskaya et al., 2019). Существует опыт проведения 56-суточной СИ (Shulzhenko et al., 1977).

Несмотря на кажущуюся простоту СИ, условия её проведения требуют большого пространства под ванной, поддержания их работоспособности – целостности полотна, нагревательных элементов для поддержания комфортной температуры – и постоянной работы обслуживающего персонала. В связи с этим самым распространённым в мире методом моделирования эффектов микрогравитации является антиортостатическая постельная гипокинезия (АНОГ) с наклоном плоскости кровати на 6-8° (подъём ног) для

перераспределения жидкостных сред, которое происходит в КП вследствие снижения вектора силы тяжести до величин, не влияющих на это распределение. Метод был разработан коллективом исследователей, возглавляемым уже упоминавшимся Л.И. Какуриным (Генин, Сорокин, 1969).

Во время планирования полёта на Луну (1/6 от Земной гравитации) была разработана модель вывешивания (Margaria, Gualterotti, 1962; Богданов и др., 1971). Модель показала немедленный переход к флексорной позе, дала возможность изучать кинематику движений. Модель пригодна и к исследованиям на животных (Белкания и др., 1974). Однако экспозиция в вывешенном состоянии мала по продолжительности и нецелесообразна – изучение длительных эффектов легче проводить в условиях АНОГ.

1.4.3 Постуральные исследования в моделях космического полёта

В 1970-х годах коллектив Л.И. Какурина, основоположника АНОГ, проводил постуральные исследования до и после 120-суточного эксперимента. Испытатели не могли стоять без поддержки после окончания АНОГ, наблюдались выраженные миоклонические сокращения мышц голени, бёдер, спины, брюшного пресса, шеи, рук и др., отмечалась парестезия икроножных мышц. Атрофичность мышц ног доходила до такой степени, что испытатели отмечали, что их прежняя обувь стала свободнее. Сильно – более, чем в 2 раза – возрастала частота колебаний ЦТ, не приходя в норму даже к 13-м суткам после окончания эксперимента, гораздо меньше – на 20-30% - росла амплитуда колебаний (в 8-дневном полёте, описываемом в этой публикации, амплитуда также росла на 15-20%, частота оставалась на прежнем уровне) (Пурахин и др., 1972).

В эксперименте с 370-суточной АНОГ под углом $4,5^\circ$ в течение проведения регистрировалось увеличение амплитуды колебаний ЦТ. Особенно сильно амплитуда росла при условии закрытых глаз и в позе Ромберга. Линейная зависимость между силой толчка и первичным отклонением исчезала к 360 суткам (важно напомнить, что в этом эксперименте применялись профилактические воздействия).

После 21-суточной СИ сагиттальная скорость на мягкой платформе при закрытых глазах возросла с 30,5 мм/с до 39,2 мм/с. Показатели возвращались к изначальным величинам к 4-м суткам после окончания эксперимента. Группа, выполнявшая силовые и локомоторные тренировки на горизонтальной вывеске, показала более быстрое восстановление, чем группа без тренировок, скорость ЦД была меньшей в день окончания иммерсионного воздействия, однако это различие было незначимым, вероятно из-за

малого количества испытуемых – по 8 в группе (Viguiet et al., 2009). В день окончания воздействия разброс значений в группе без тренировок был больше в несколько раз, чем в группе с тренировками, что может говорить о разной чувствительности к фактору безопорности постуральных систем у разных людей, тренировки же приводят их к единому уровню.

В исследовании с 5-суточной АНОГ под углом 6° с 3-мя группами – без воздействий, 25 минут стояния в день, 25 минут тренировок на месте, имитировавших ходьбу – было обнаружено, что в группе без тренировок в тесте с мягкой опорной поверхностью (12 см поролоновая подушка) и колебаниями головы (тест на чувствительность вестибулярной системы) разброс колебаний достигал максимальных для предела устойчивости величин, количество падений увеличивается в 3 раза. В то же время в группах со стоянием и тренировками медианная величина значимо не снижалась (Mulder et al., 2014). Примечательно, что после 21-суточной АНОГ разброс колебаний тела не увеличивался (Paloski et al., 2017). В длительных АНОГ увеличение разброса было зарегистрировано лишь при 70-дневной экспозиции: в группе без профилактических воздействий в вертикальная устойчивость снижалась с 70 до 29 баллов из 100 (что соответствует эффекту коротких КП), в группе с тренировками – с 79 до 51 балла (Miller et al., 2018).

Постуральных исследований, проведённых до и после воздействия СИ, известно не очень много. Известно, что после 3-суточной СИ у женщин значимо возрастают скорость перемещения ЦД и площадь опоры при открытых и закрытых глазах (Treffel et al., 2016). Уже после 6-часового воздействия изменяются кинематические характеристики ПКО после удара в грудь – увеличивается сгибание в голеностопном и коленном суставах при толчках средней силы (от 4 до 8 кг), при сильных толчках (от 8 до 12 кг) сгибание в этих суставах уменьшается после воздействия СИ, но возникает компенсаторное увеличение разгибания в тазобедренном суставе (Sayenko et al., 2016). В сравнительных обзорах СИ и АНОГ отмечается, что эффекты воздействия СИ на постуральную и мышечную систему проявляется гораздо быстрее, чем эффекты АНОГ, 3-хдневная СИ аналогична 21-дневной АНОГ (Tomilovskaya et al., 2019).

Приведенный обзор литературы показывает, что количество исследований вертикальной устойчивости, проведённых в условиях СИ, невелико, при этом скорость изменений рефлекторной возбудимости в условиях СИ сильно превышает скорость этих изменений в АНОГ. Нет публикаций, в которых оценивалось восстановление постуральной устойчивости после длительных КП, совершаемых космонавтами впервые и повторно. Малоизучены процессы изменения центрального контроля вертикальной

стойки, реализующиеся через постуральные стратегии, после длительных КП. Нет публикаций, в которых сравнивается воздействие длительной и краткой опорной разгрузки. Нет работ, в которых анализируется влияние ведущей сенсорной модальности на восстановление равновесия после опорной разгрузки.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Условия экспериментальных исследований и их объём

Объём работ кратко описан в таблице 1.

В эксперименте приняли участие 32 космонавта-участника российских космических миссий на МКС, все мужского пола. Продолжительность полётов составляла 168 ± 18 суток. Исследования проводили 5 раз: 2 раза до КП, на 3-и, 7-е и 10-е сутки после приземления. Участники были проинформированы о сути и особенностях эксперимента и подписали письменное согласие на участие. Протоколы экспериментов были одобрены биоэтической комиссией ГНЦ-ИМБП РАН и Human Research Multilateral Review Board (HRMRB).

Из модельных воздействий – антиортостатической гипокинезии и «сухой» иммерсии – выбрана последняя (рисунок 2), СИ, как наиболее быстро и точно воспроизводящая эффекты КП (Tomilovskaya et al., 2019). Устранение опорной афферентации играет триггерную роль в развитии изменений в сенсомоторной системы (Kozlovskaya et al., 2006; Kozlovskaya et al., 2007a; Kozlovskaya et al., 2007b; Шенкман и др., 2017).

В модельных исследованиях участвовали 22 испыталеля-мужчины, 12 в 5-суточной СИ, 10 – в 21-суточной. В 5-суточной СИ было 4 тестирования: 2 до начала СИ, через 1 час после окончания и на 2-е сутки периода восстановления, в 21-суточной СИ проводили 6 тестирований: 3 до начала СИ, через 1 час после окончания, на 2-е сутки и на 4-е сутки периода восстановления.

Модель «сухой» иммерсии представляет собой ванну, заполненную водой и покрытую водонепроницаемой тканью (Shulzhenko, Vill-Villiams, 1975), площадь которой превышает площадь зеркала воды (рисунок 2). Поддерживалось ежедневное расписание. Испыталеля могли находиться вне ванны не более 15 минут в течение суток для поддержания гигиены – туалет в обычном сидячем положении и ваннные процедуры в лежачем положении. Перемещение между комнатой для гигиенических процедур и иммерсионной ванной также проводилось в лежачем положении. Режим дня: пробуждение в 8 утра, отбой в 11 вечера. Чистка зубов проводилась в ванне. Температура воды поддерживалась в комфортном для испыталеля диапазоне, 30-33 градуса. Испыталеля были одеты в нижнее бельё и носки, обёрнуты в простыню, происходила

ежедневная замена белья и протирка ванны антисептическим раствором (во время гигиенических процедур испытуемого; до погружения водоизолирующая ткань полностью высушивалась). За состоянием испытуемого, его питанием, гигиеной, безопасностью исследований круглосуточно следила бригада из дежурного врача, лаборанта и техника.



Рисунок 2 – Установка модели «сухой» иммерсии.

Стенки ванны (a); водонепроницаемая ткань (b); подъемный механизм (c)

Степень изменений в сенсорных системах после длительного КП с профилактикой гораздо более выражена, чем после любого модельного воздействия, однако «чистая» СИ, без тренировок, является наиболее близким аналогом воздействия факторов КП на сенсомоторную систему.

Максимальная по продолжительности СИ, проводившаяся в ИМБП, продолжалась 56 суток (1974 год, 2 испытуемых). Её целью было доказательство принципиальной возможности длительного иммерсионного воздействия (Shulzhenko et al., 1977). Также проводились 21-28-суточные СИ, однако с небольшим количеством исследований, не включавших в себя постуральные исследования. 21-суточная СИ, изменения постуральных характеристик после которой описаны в данной работе, является самой длительной СИ за последние годы. 5-суточное иммерсионное воздействие – самое распространённое.

Таблица 1 – Объём экспериментального материала

Серии исследований	Длительность	Параметры группы	Тесты	Исследуемые параметры
Длительные КП	168±18 суток	n=32; возраст: 43±6 лет; рост: 175,2±3,4 см; вес: 79,6±7,9 кг; ИМТ: 25,1±2,2 кг/м ²	Постурографические тесты	Стабилометрические (Equilibrium Score) Кинематические (угловые скорость и разброс колебаний в суставах)
«Сухая» иммерсия	5 суток	n=12; возраст: 30±7 лет; рост: 175± 5 см; вес: 71,2±7 кг; ИМТ: 23,1±1,7кг/м ²	Постурографические тесты	Стабилометрические (скорость, разброс колебаний ЦД)
«Сухая» иммерсия	21 сутки	n=10; 30±5 лет, рост 177,5±3,3 см, вес 78,6±86,2 кг, ИМТ 25,4±3,1 кг/м ²	Постурографические тесты	Стабилометрические (скорость, разброс колебаний ЦД)

2.2 Исследование вертикальной устойчивости до и после космического полёта

В данном исследовании использовали аппаратный комплекс EquiTest Neurocom (США, рисунок 3) и метод, основанный на работах Льюиса Нэшнера и Оуэна Блэка по выделению вклада отдельных сенсорных систем с помощью поочерёдного «зашумления» и «искажения» афферентного сигнала от них (Nashner et al., 1982; Black, Nashner, 1984b).

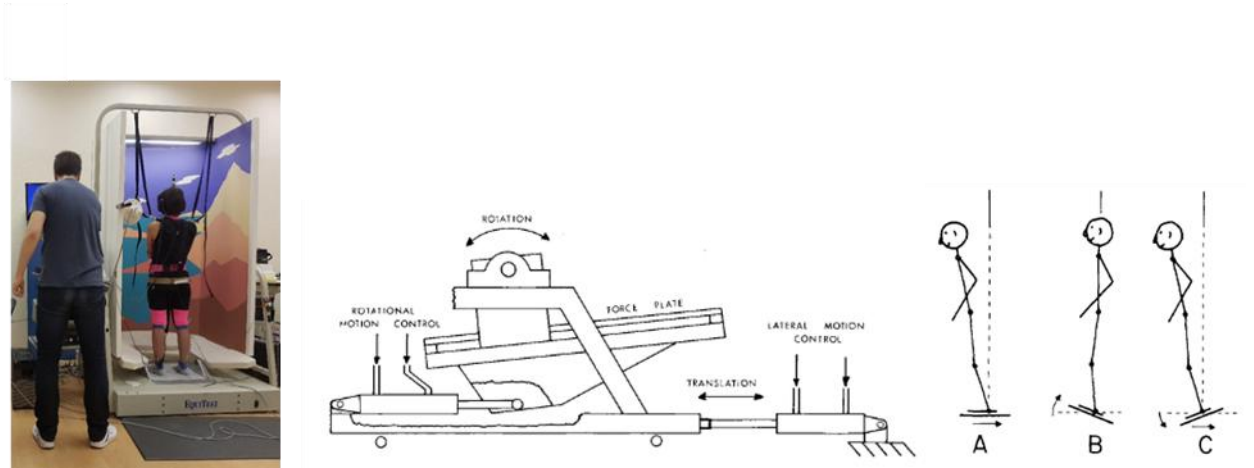


Рисунок 3 – Установка Equitest для регистрации стабилметрических параметров

При обработке данных анализировали комплексный безразмерный показатель вертикальной устойчивости Equilibrium Score (EqScore), измеряемый в баллах. Он вычислялся по формуле

$$EqScore = 1 - \frac{\alpha}{12,5^\circ} \quad (1)$$

где α – максимальный угол разброса колебаний центра тяжести в течение теста, $12,5^\circ$ – максимальный угол колебаний в нормальной популяции (Nashner, McCollum, 1985). Перемещение центра тяжести вычисляли с помощью фильтрации сагиттальной стабیلграммы фильтром высоких частот Баттерворта (рисунок 4) с частотой среза 0,85 Гц (Wood et al., 2015).

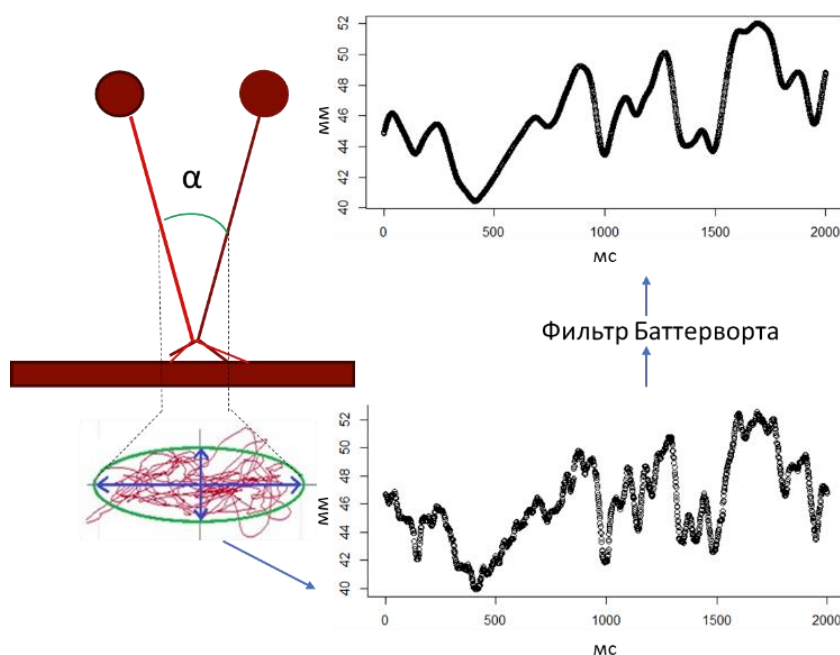


Рисунок 4 – Фильтрация стабилотраммы с помощью фильтра Баттерворта

Тестирование состояло из 7 тестов продолжительностью по 20 секунд, каждый проводился по 2-3 раза подряд с паузой 5-10 секунд (рисунок 5).

Первые пять тестов проводились без качаний головой:

- вертикальная стойка с открытыми глазами (тест 1, 2 раза);
- вертикальная стойка с закрытыми глазами (тест 2, 2 раза);
- вертикальная стойка с открытыми глазами и качающимся в зависимости от сагиттальной координаты ЦД зрительным окружением - ширмой, закрывающей поле зрения (искажение зрительного входа, тест 3, 2 раза);
- вертикальная стойка с открытыми глазами и колеблющейся в зависимости от сагиттальной координаты ЦД опорной поверхностью (ось вращения проходит через ось голеностопных суставов, искажение соматосенсорного входа, тест 4, 2 раза);
- вертикальная стойка с закрытыми глазами и платформой, колеблющейся в зависимости от сагиттальных колебаний ЦД (искажение соматосенсорного входа, активное вовлечение вестибулярного входа, тест 5, 3 раза).

Также проводили два теста с качаниями головой – модифицированных теста 2 и 5 (Jain et al., 2010):

- вертикальная стойка с закрытыми глазами и качанием головой в сагиттальной плоскости с частотой 0,33 Гц и амплитудой 40°, модулируемыми специальным звуком («зашумление» вестибулярного входа, тест 2m, 3 раза);

– вертикальная стойка с закрытыми глазами, подвижной платформой, аналогичной тесту 4 и 5, и с качаниями головой, аналогичными тесту 2m (тест с наибольшей чувствительностью к воздействию КП (Jain et al., 2010), взаимодействие всех сенсорных систем в сложных условиях, тест 5m, 3 раза)

Колебания зрительного окружения и платформы называются искажением, так как они направлены на то, чтобы сделать информацию от зрительного и соматосенсорного входов нерелевантной для определения положения тела в пространстве вследствие постоянного изменения зависимости между наклоном зрительного окружения и платформы и гравитационной вертикалью. Колебания головой называются «зашумлением», так как при их добавлении зависимость между сигналом от отолитовых рецепторов и гравитационной вертикалью не изменяется, но задача определения положения в пространстве усложняется добавлением постоянного воздействия, которое можно назвать шумом.

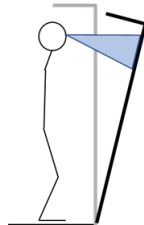
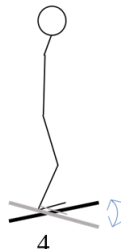
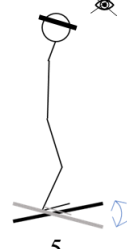
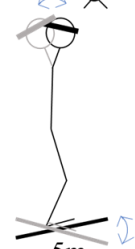
	Стандартные тесты			Модифицированные тесты
	Глаза открыты	Глаза закрыты	Глаза открыты Колеблющееся зрительное окружение	Глаза закрыты Колебания головой
Неподвижная опорная поверхность	 1	 2	 3	 2m
Колеблющаяся опорная поверхность	 4	 5		 5m

Рисунок 5 – Схема экспериментальных условий проведения постральных тестов

Сравнение постральной устойчивости космонавтов, летавших впервые и повторно

Сравнивали значения EqScore в группе космонавтов, совершавших КП впервые (15 человек) и повторно (17 человек). Один и тот же космонавт, летавший несколько раз после 1-го полёта (2-5-й полёты), учитывался в группе повторно летавших, как разные объекты (5 человек). Космонавты, летавшие впервые, не представлены в группе летавших повторно.

Влияние факторов космического полёта на кинематические характеристики постральной устойчивости у космонавтов

Космонавты были снаряжены системой инфракрасных датчиков (NDI OptoTrack, США,

рисунок

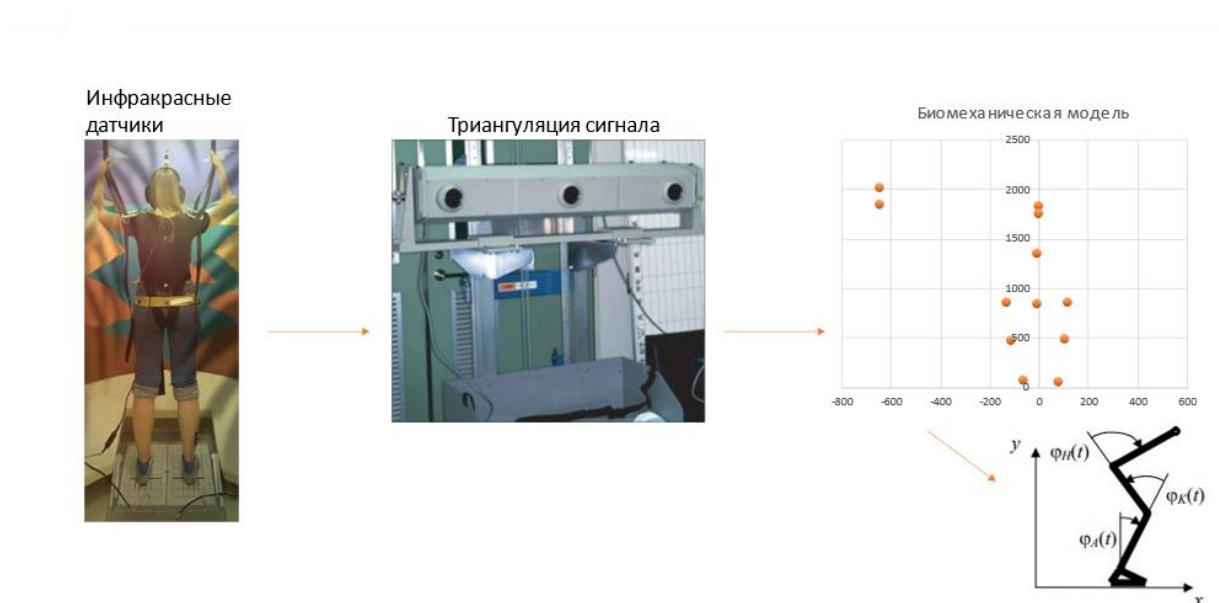


Рисунок 6), с помощью которых в программной среде Rstudio строилась схема тела. Датчики крепили на правую пятку, правую подколенную впадину, правое бедро, правое плечо и на наушники (для контроля амплитуды и частоты качаний головы). Вычисляли углы в голеностопном, коленном и тазобедренном суставах. Анализировали разброс (стандартное отклонение) колебаний угла в суставах для анализа постральных стратегий (Horak, Nashner, 1986; Speers et al., 1998; Александров и др., 2004; Kaminishi et al., 2021).

Как уже было описано в обзоре литературы, для поддержания вертикальной стойки решающее значение имеют голеностопная и тазобедренная постральные стратегии, коленная вносит малый вклад и чаще всего, как и в нашей работе, не рассматривается (Alexandrov et al., 2001). Некоторые исследования соотносят увеличение абсолютного разброса колебаний в угле с изменением постральной стратегии (Afschrift et al., 2016; Afschrift et al., 2018; Kaminishi et al., 2020, 2021). Однако максимальные значения могут

быть зависимы от артефактов и влияний, не связанных с факторами воздействия КП на постральную систему, поэтому мы использовали разброс колебаний угла в суставе по аналогии с разбросом колебаний ЦД в стабилметрических исследованиях; ключевым показателем считали увеличение медианного значения и 3-го квартиля.

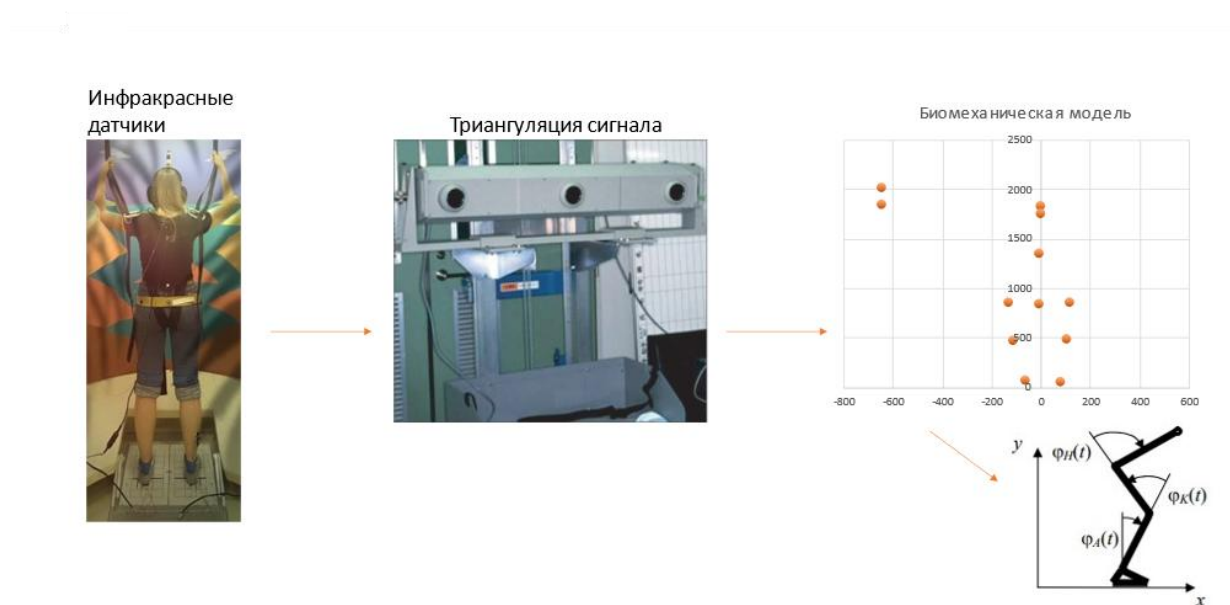


Рисунок 6 – Оборудование Optotrack для регистрации координат закреплённых на теле испытуемого инфракрасных датчиков

Определение ведущей сенсорной модальности

Вычисляли коэффициент Ромберга (КР) – отношение разброса колебаний ЦД при вертикальной стойке с открытыми глазами к разбросу колебаний при стойке с закрытыми (Fujita et al., 2005):

$$КР = \frac{R_{го \text{ на твёрдой опоре}}}{R_{гз \text{ на твёрдой опоре}}} \quad (2)$$

где КР – коэффициент Ромберга, $R_{го}$ твёрдой опоре – средний разброс колебаний при открытых глазах на твёрдой опоре, $R_{гз}$ на твёрдой опоре – разброс колебаний при закрытых глазах на твёрдой опоре.

Данный тест определяет ведущую модальность, на которую постральная система опирается в большей мере – визуальную, если разброс колебаний растёт при закрытии

глаз, и невизуальную, если уменьшается (более подробно – в подглаве 1.3. Ведущая сенсорная модальность человека). Людей с $KP > 1$, т.е. с ведущей зрительной модальностью, мы в нашем исследовании условно будем называть «визуалами», с $KP < 1$, т.е. с ведущей невизуальной модальностью – «невизуалами» (Lacour et al., 1997).

2.3 Постуральные исследования в модельных экспериментах

Сравнение результатов постуральных тестов после 5-суточной и 21-суточной СИ

Стабилометрические исследования до и после длительных КП выполнялись на оборудовании, которое спроектировано для измерения показателя Equilibrium Score, описанного выше. Также для сравнения наших данных с данными американских коллег мы использовали тот же показатель. В иммерсионных исследованиях мы не имели возможности использовать то же оборудование, вследствие чего мы использовали иные, типичные для стабилометрических платформ, показатели и батарею тестов. Тесты были аналогичны тем, которые проходили космонавты, зашумление соматосенсорного входа осуществлялось не с помощью вращающейся опорной поверхности, а с помощью мягкой подушки.

Регистрацию перемещения ЦД производили с помощью стабилотестовой платформы Стабилан-01 (ОКБ «Ритм», Россия). Испытатели последовательно выполняли 3 теста поддержания равновесия в вертикальном положении:

- с открытыми глазами (1 раз, 1 минута, тест 1);
- с закрытыми глазами (1 раз, 1 минута, тест 2);
- с закрытыми глазами на мягкой опоре (1 раз, 1 минута, аналог теста 5 из батареи тестов космонавтов, поролоновая подушка толщиной 20 см, рисунок 7);



Рисунок 7 – Постуральные исследования до и после воздействия СИ

Исследовали следующие параметры: среднюю скорость и средний разброс колебаний ЦД.

Средний разброс вычислялся как среднеквадратичное значение радиуса окружности с центром с координатами, равными среднему значению сагиттальной и фронтальной координат ЦД (Fujita et al., 2005):

$$R = \frac{1}{N} * \sum_{i=1}^N \sqrt{(x_{\text{ср}} - x_i)^2 + (y_{\text{ср}} - y_i)^2} \quad (3)$$

где R – средний разброс колебаний ЦД, N – количество измерений, x – фронтальная координата ЦД, y – сагиттальная координата ЦД

Расстояние, пройденное ЦД, не рассматривали, так как оно дублирует показатель скорости; показатели скорости, полученные в разных исследованиях, можно сравнивать вне зависимости от продолжительности теста.

Определение ведущей сенсорной модальности

Также, как и в исследованиях на космонавтах проводилось определение сенсорной модальности с помощью коэффициента Ромберга. Оценивались относительные по сравнению с фоновыми измерениями изменения разброса колебаний в группах

«Визуалов» и «Невизуалов» после окончания иммерсионного воздействия. Сравнение относительных значений проводилось для фокусирования внимания на различии между эффектом 5-суточной и 21-суточной опорной разгрузки.

2.4 Статистический анализ данных

Статистический анализ проводился с помощью программы GraphPad Prism 6.

Нормальность распределения полученных данных проверяли с помощью теста Колмогорова-Смирнова. При ненормальном распределении для сравнения величин стабилметрических показателей использовали непараметрический тест Фридмана для связанных выборок с поправкой Данна на множественные сравнения. При этом, в случае отмены хотя бы одного исследования у космонавтов вследствие плохого самочувствия или других причин все данные по этому космонавту удаляли, так как данный тест не предполагает наличия выпадающих значений. В данном случае выборка сокращалась до 22 человек. В отдельных случаях для проверки наличия статистической значимости различий оценивали разницу между выборками 2-го фонового исследования и 3-х суток после приземления. В данном случае использовали непараметрический тест Вилкоксона для связанных выборок, группа увеличивалась до 28 человек (у 4-х космонавтов из 32-х исследования на 3-и сутки после приземления были отменены). В случае нормального распределения использовали модель смешанных эффектов с поправкой Гейсера-Гринхауса на множественные сравнения, предполагающей наличие выпадающих значений.

Для сравнения данных космонавтов, летавших впервые и повторно, использовали непараметрический тест Краскела-Уоллиса с поправкой Данна. Для внутригрупповых сравнений 2-х групп космонавтов использовали статистические тесты, указанные в предыдущем абзаце, их же использовали и для сравнений стабилметрических данных у испытуемых, проходящих исследования до и после «сухой» иммерсии. Все стабилметрические данные графически изображены в виде среднего значения и стандартного отклонения.

Для сравнения кинематических данных по углам в суставах использовали парный t-тест при нормальном распределении и непараметрический тест Вилкоксона – при ненормальном. Ввиду большой вариативности данных графики представлены в виде боксплотов с медианой, 25 и 75 перцентилем. Выбросами считались точки, значения

которых были меньше 1-го квартиля за вычетом 1,5 интерквартильных интервалов, либо больше 3-го квартиля с добавлением 1,5 интерквартильных интервалов.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Влияние длительных космических полётов на параметры вертикальной стойки

3.1.1 Изменение стабилметрических характеристик вертикальной стойки после длительных космических полетов

Постуральная устойчивость является результатом согласованной работы разных сенсорных систем. Некорректная работа хотя бы одной из них приводит к серьёзному ухудшению устойчивости и даже к полной невозможности её поддерживать. В этой главе мы описываем состояние постуральной устойчивости после длительных КП (168 ± 18 суток). Результаты выполнения тестов приведены в том порядке, в котором они присутствовали в батарее сенсорных тестов для иллюстрации усложнения задачи поддержания равновесия путём искажения и «зашумления» сенсорных входов – зрительного, проприоцептивного и вестибулярного.

На рисунках 8-16 указаны результаты двух фоновых исследований. Основное сравнение проводили со вторым (фон2) фоновым исследованием, чтобы исключить влияние обучения, предполагаемого в подобном исследовании нашими коллегами (Wood et al., 2015). Во втором фоновом исследовании значения EqScore действительно были выше, чем при первом в большинстве тестов, однако значимых различий выявлено не было.

В тесте 1 (с открытыми глазами и неподвижной опорой) обнаружено значимое снижение показателя EqScore на 3-и сутки после приземления по сравнению с предполетными показателями (с 93,5 до 90,3 баллов, $p=0,017$, рисунок 8). Средние значения показателя после посадки остаются ниже фоновых значений в течение всех 3-х послеполётных исследований. В тесте 2 (с закрытыми глазами и неподвижной опорой) изменений после космического полёта не обнаружено.

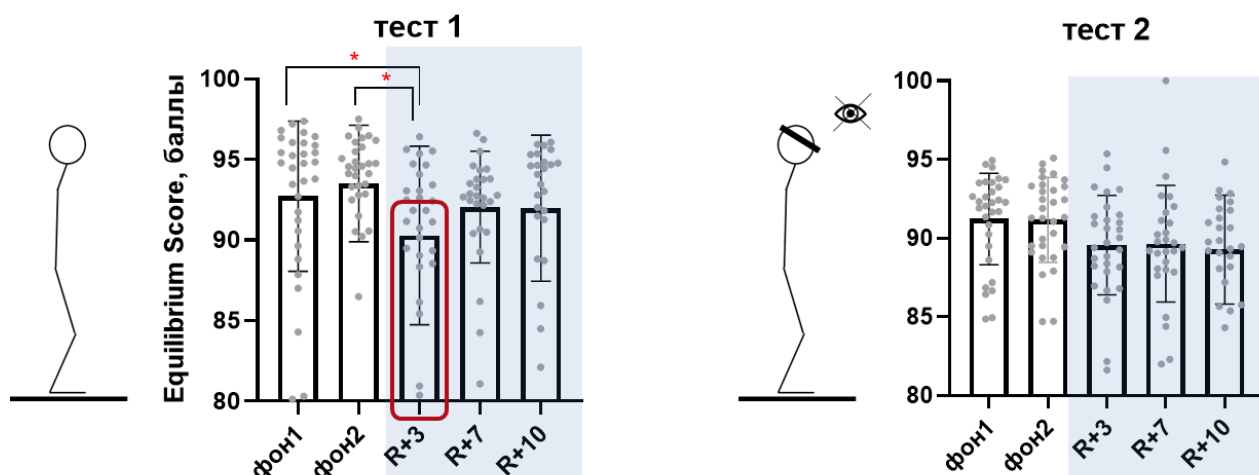


Рисунок 8 – Значения EqScore до и после КП, тест 1 и тест 2. По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки, R+10 – 10-е сутки. * – $p < 0,05$

В тесте 2m (качания головой с закрытыми глазами, «зашумление» вестибулярного входа, рисунок 9) значимое снижение позной устойчивости после полета по сравнению с обоими фоновыми исследованиями наблюдалось на 3-и (с 88,4 до 85,3, $p = 0,013$ для пары фон1 – R+3) и 7-е сутки (с 88,4 до 81,7, $p = 0,038$ для пары фон1 – R+3) после завершения полета.

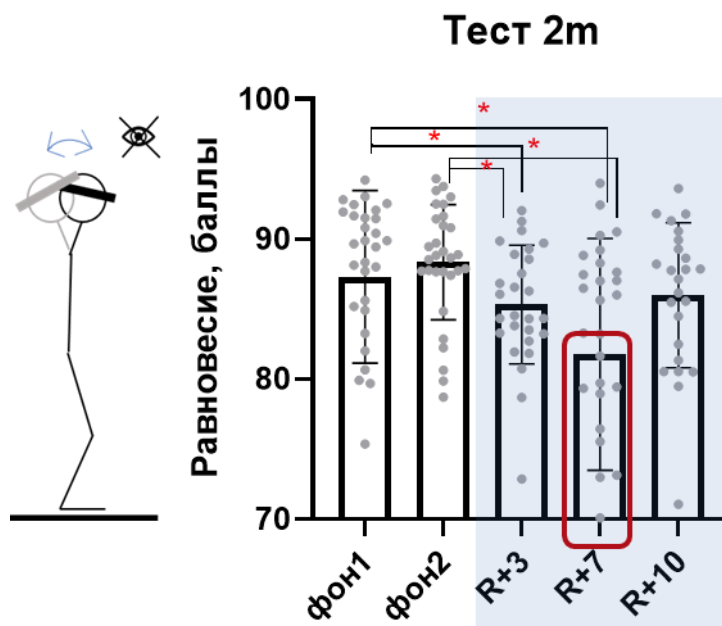


Рисунок 9 – Значения EqScore до и после КП. Тест 2m. По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки, R+10 – 10-е сутки. * – $p < 0,05$

Значимые изменения также наблюдались в тесте 3 (с открытыми глазами и подвижным зрительным окружением - искажение зрительного входа) между 2-м фоновым исследованием и 3-ми сутками после приземления (с 91,6 до 87,3 балла для пары фон1 – R+3, $p=0,0042$), а также между 3-ми и 10-ми сутками (с 87,2 до 90,7 баллов, $p=0,023$). В тесте 4 (с открытыми глазами и качающейся опорной поверхностью - искажение опорного входа) – обнаружено достоверное снижение устойчивости на 3-и сутки после приземления (с 82,9 до 74,4 баллов, $p=0,0027$, рисунок 10) и ее восстановление к 10-м суткам (с 74,5 до 78,5 баллов, $p=0,031$).

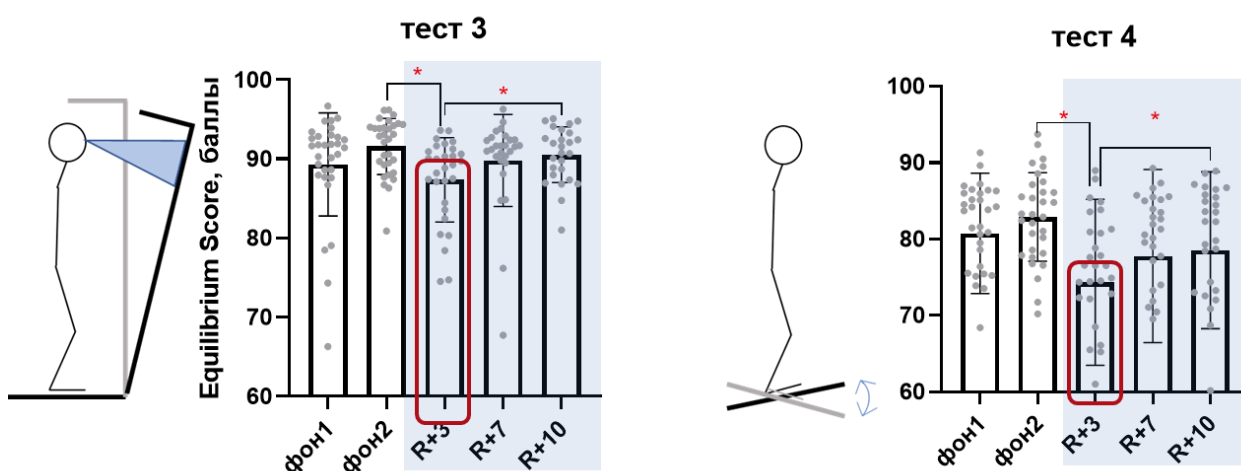


Рисунок 10 – Значения EqScore до и после КП. Тест 3 и тест 4. По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки, R+10 – 10-е сутки. * – $p<0,05$

Значимые изменения наблюдались в тесте 5 (с закрытыми глазами и колеблющейся опорной поверхностью - искажение соматосенсорного входа, активное вовлечение вестибулярного входа) между 2-м фоновым исследованием и 3-ми сутками после приземления (с 69,4 до 63,4, $p=0,0004$, рисунок 11) а также значимое увеличение между 3-ми и 10-ми сутками ($p=0,0034$). В тесте 5m (с закрытыми глазами, колеблющейся опорной поверхностью и качаниями головой – взаимодействие всех сенсорных систем в сложных условиях) наблюдалось значимое снижение параметра EqScore на 3-и сутки после приземления (с 48,2 до 35,9 баллов, $p=0,016$). Значимое снижение вертикальной устойчивости в этом тесте сохранялось до 7-х суток после приземления (41,1 балл, $p=0,037$). Также наблюдалось восстановление к 10-м суткам после завершения КП (до

49,5 баллов, значимое различие с 7-ми сутками, $p=0.0038$, отсутствие значимой разницы с фоном).

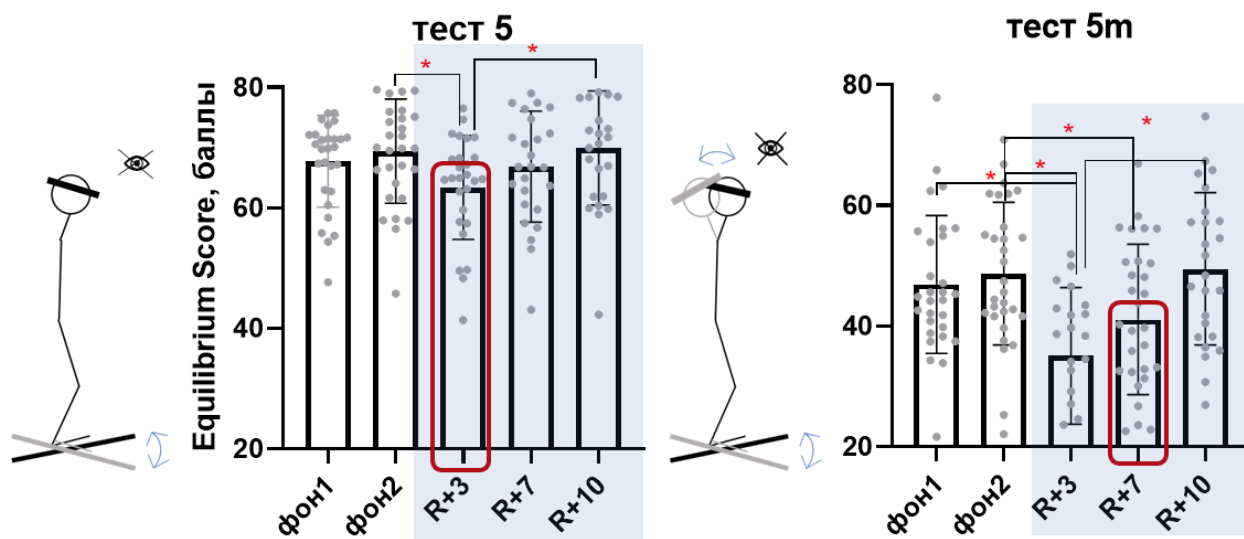


Рисунок 11 – Значения EqScore до и после КП. Тест 5 и тест 5m. По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки, R+10 – 10-е сутки. * – $p<0,05$

Во время выполнения теста 5m имели место «падения» (шаги во время теста, предотвращающие потерю равновесия). Другие тесты были выполнены без смещения стоп. Большинство падений произошло во время первой послеполетной сессии - на 3-и сутки после приземления (33,3% от общего числа падений). Только 6 из 28 космонавтов выполнили все 3 попытки без падений (21,4% общей группы космонавтов, по 3 человека в группах Первого КП и Повторного КП). Данные этих космонавтов в анализ количества падений не включали. В общей группе на 3-и сутки после завершения КП процент падений значительно возрастал ($p=0,0003$, рисунок 12). В последующих сессиях процент падений значительно уменьшался. В группе космонавтов, летавших впервые, процент падений достоверно возрастал после полета (от 0 в фоновых исследованиях до 67% на R+3, $p=0,015$), значительно снижаясь к 10-м суткам после завершения КП. В группе космонавтов, летавших повторно, рост числа падений на 3-и сутки после полета не достиг уровня достоверности, однако наблюдалось значимое его снижение к 10-м суткам. Следует отметить, что среди космонавтов, летавших впервые, 4 космонавта (33,4% от общего числа космонавтов в группе) не смогли удержать равновесие ни одного раза из 3-х попыток; среди космонавтов, летавших повторно, потеря равновесия во всех попытках наблюдалась только у одного космонавта (10% от выборки).

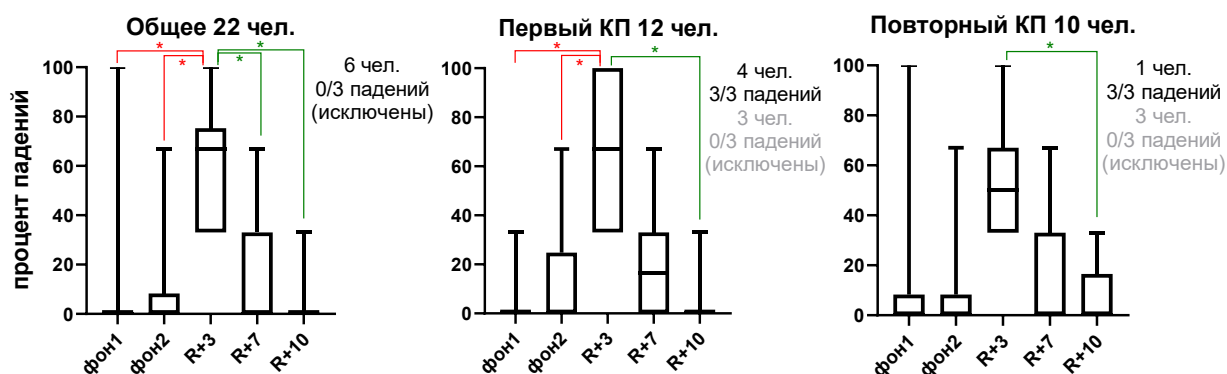


Рисунок 12 – процент падений в тесте 5m. По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3 суток после приземления, R+7 – 7 суток после, R+10 – 10 суток после. *, * – $p < 0,05$

Полученные результаты позволили нам количественно оценить изменения, происходящие в системе постурального контроля после длительных КП. Тесты, которые не оценивали напрямую вклад вестибулярной системы (тесты 1-4) и не требовали её высокой чувствительности (тест 5 – закрытые глаза, колеблющаяся опора), выявили восстановление стабилметрических показателей до исходных значений на 7-е сутки после приземления. Однако, тест с отсутствием зрительной обратной связи, искажением соматосенсорной и «зашумлением» вестибулярной системы (SOT5m), показал восстановление только на 10-е сутки после приземления. Это согласуется с исследованиями наших коллег (Wood et al., 2015). Подробный анализ результатов теста 5 продемонстрировал постепенное восстановление EqScore: наблюдалась положительная динамика между 3-ми и 10-ми сутками после посадки. Факторы КП оказывают значительное влияние на вестибулярную систему; 10-дневное восстановление равновесия после полета связано с функцией этой сенсорной системы.

Постуральная неустойчивость сохранялась у космонавтов вплоть до 10-х суток после завершения полета, при том, что период восстановления включал в себя интенсивную программу реабилитации с двигательными и игровыми упражнениями.

Сравнение результатов нашего исследования с данными, опубликованными нашими американскими коллегами (Wood et al., 2015), показали, что изменения у космонавтов после КП аналогичны изменениям у астронавтов, за исключением тестов 5, 2m и 5m. Мы рассчитали медианные значения для этих тестов, чтобы сравнить их с кривыми восстановления в исследовании наших коллег. Было обнаружено, что

космонавты, имеют меньшие значения EqScore в тесте 5 (65 против 75 на R + 3, рисунок 13 А) и более высокие – в тестах 2m и 5m (85 против 75 на R + 3, рисунок 13 Б, 38 против 25 на R + 3, рисунок 13 В). Заметна меньшая изначальная, дополётная величина EqScore у космонавтов в тесте 5m (рисунок В), однако значимость различий неизвестна, так как данные адаптированы с опубликованных графиков.

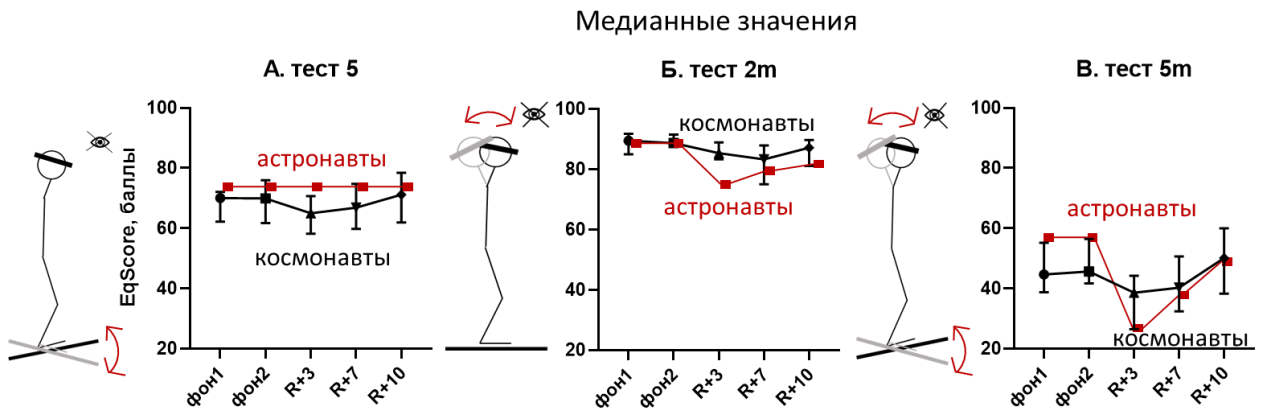


Рисунок 13 – Медианные значения EqScore в тестах 5, 2m и 5m у космонавтов и астронавтов. Показатели астронавтов не имеют стандартных отклонений, так как они адаптированы из графиков, опубликованных в исследовании (Wood et al. 2015). По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки после, R+10 – 10-е сутки после КП

Снижение вертикальной устойчивости регистрируется до 3-х суток после окончания КП и в основном происходит между 3-ми и 7-ми сутками в тестах без «зашумления» соматосенсорного и искажения вестибулярного входов. В более сложных тестах восстановление происходит к 10-м суткам.

Обсуждение

Сравнение наших результатов с кривыми восстановления в тестах 5 (глаза закрыты, колеблющаяся опора, рисунок 13 А), 2m (глаза закрыты, неподвижная опора, качания головой, рисунок 13 Б) и 5m (глаза закрыты, колеблющаяся опора, качания головой, рисунок 13 В) из исследования американских коллег (Wood et al., 2015) выявило различия между космонавтами и астронавтами, несмотря на то, что тесты были идентичны и использовалось точно такое же регистрирующее оборудование. В 5 из 25 экспедиций на при для доставки и возвращения астронавтов с МКС использовался "Шаттл" вместо "Союза", в 7 экспедициях использовались оба типа кораблей. Известно, что шаттл обеспечивает значительно меньшие перегрузки при посадке, поэтому можно было

ожидать лучшей постуральной устойчивости, однако это наблюдалось только в тесте SOT5.

Одной из предполётных тренировочных процедур для космонавтов, проводимых в период 2-х недель до полёта, была вестибулярная тренировка (cosmonaut vestibular training, CVT вестибулярная тренировка космонавтов, ВТК – вращающееся кресло с окружающей средой, закрепленной на оси вращения). Предыдущие исследования эффектов ВТК выявили признаки вестибулярной адаптации после 10-дневного периода ежедневных тренировок, эффект от них сохранялся более месяца после окончания (Clément et al., 2001). Мы можем предположить, что разница в показателях EqScore в двух упомянутых исследованиях может быть объяснена различием в протоколах вестибулярной тренировки, использовавшихся до КП, однако протоколы подготовки астронавтов нам неизвестны и сравнение было невозможным.

Другой возможной причиной разницы в постуральной устойчивости после приземления могут быть протоколы физических тренировок, используемые членами экипажа в ходе КП. Как космонавты, так и астронавты выполняют программу физических тренировок на МКС, включая бег по беговой дорожке, велоэргометрию и силовые резистивные тренировки. Польза физических тренировок в условиях микрогравитации – хорошо известный факт (Kozlovskaya et al., 2015), но не было найдено никаких упоминаний о сравнительных исследованиях программ тренировок космонавтов Роскосмоса и астронавтов агентств NASA/ESA. Однако известно, что в полётах астронавтов 2000-2008 годов, постуральные тесты до и после которых составляли предмет исследования наших американских коллег (Wood et al., 2015), с которым сравниваются результаты постуральных тестов наших космонавтов, астронавты произвольно выбирали объём беговых тренировок и у некоторых из них количество дней, в течение которых они использовали беговую дорожку, составляло менее 1/3 от общего времени КП (Trappe et al., 2009). В то же время в российской системе профилактики локомоторные тренировки являлись и являются ключевым элементом, так как показано, что они являются лучшим способом профилактики негативных эффектов невесомости (Kozlovskaya et al., 2015). Космонавты использовали и используют беговой тренажёр с индивидуально адаптированным режимом тренировки, подразумевающим нагрузки с чередующейся интенсивностью, каждый день.

Достоверных изменений во вкладе проприоцепции в постуральный контроль (тест 2m, глаза закрыты, неподвижная опора, качания головой) на 3-и сутки после окончания КП зарегистрировано не было. Вполне возможно, что значимые различия были бы найдены при более раннем обследовании после приземления. В то же время, Вуд и др.

(Wood et al., 2015) наблюдали снижение значений показателя EqScore в этом тесте на 25% на 1-й день после приземления.

Ранее было продемонстрировано, что пациенты с нарушенной вестибулярной функцией имеют сниженную или даже отсутствующую способность регулировать рефлекторную реакцию мышц голени на растяжение в ответ на смещения и вращения опорной поверхности (Nashner, 1976). Другие исследования показывают изменения в проприоцептивной системе после КП и АНОГ. Однако эти выводы были сделаны на основе исследования рефлекса растяжения (Reschke et al., 2009) и анализа характеристик локомоций (Miller et al., 2018). Анализ постральной устойчивости также применялся в этих исследованиях, но никаких существенных изменений в тестах 1-5 выявлено не было после 42-63 дней АНОГ (Reschke et al., 2009). Изменения в тесте 5m (глаза закрыты, колеблющаяся опора, качания головой), выявленные после 70-дневного АНОГ (Miller et al., 2018), отражают изменения в активности больше вестибулярного входа, чем соматосенсорного, так как искажение соматосенсорного входа делает информацию от него нерелевантной, в то время, как колебания головой усложняют определение гравитационного вектора, но не искажают его определение (для данных задач применяются центрифуги малого радиуса). Было показано, что КП сопровождается изменениями сенсорной обработки вестибулярной информации, но соответствующая визуальная и проприоцептивная информация могла бы уменьшить этот дефицит. Тест 5m был разработан для анализа степени этого дефицита, а не для оценки работы проприоцептивной системы (Jain et al., 2010).

3.1.2 Сравнение стабилметрических данных космонавтов, летавших впервые и повторно

Известно, что после повторных коротких КП (4-10 суток) отмечается меньшее снижение постральной устойчивости в тестах, требующих активного включения вестибулярного аппарата, чем после полётов, совершаемых впервые (Clément et al., 2005). После длительных КП таких сравнений не проводилось.

Ни в одном постральном тесте, кроме теста 2m, не было обнаружено статистически значимых межгрупповых различий между космонавтами, летавшими впервые и повторно. Однако при рассмотрении внутригрупповых данных были найдены отличия в глубине и динамике изменений после полёта. Для удобства мы обозначим группу космонавтов, летавших впервые, группой Первого КП, повторно – группой Повторного КП.

Результаты выполнения тестов отражены и рассмотрены не по порядку проведения во время тестирования, а по удобству рассмотрения в виде усложняющейся на одно дополнительное условие задачи.

В тесте 1 (рисунок 14), значимое снижение на R+3 наблюдается только в группе Повторного КП. В тесте 3 статистически значимое снижение EqScore после КП наблюдается в обеих группах космонавтов, однако значимое увеличение EqScore от сессии R+3 к R+10 обнаружено только в группе Первого КП. В тесте 4 значимое снижение постуральной устойчивости после КП также наблюдается в обеих группах, однако в группе Первого КП к R+10 этот эффект сохраняется, тогда как в группе Повторного КП на R+7 уже не наблюдается значимых отличий от исходных значений.

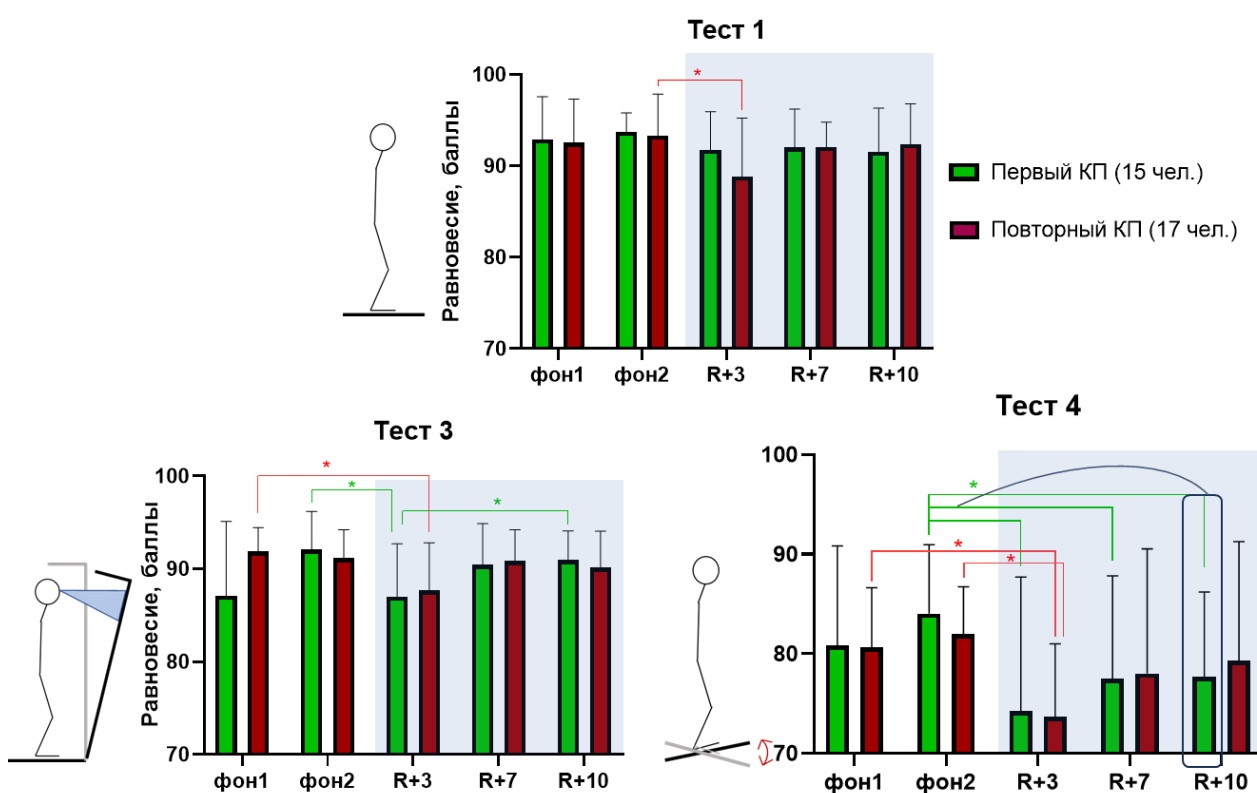


Рисунок 14 – Значения EqScore до и после КП. Тест 1, тест 3 и тест 4. Группы космонавтов, летавших впервые (Первый КП) и повторно (Повторный КП). По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки, R+10 – 10-е сутки. *, * – $p < 0,05$

В тесте 2 в группе Первого КП наблюдается значимое отличие между предполётными результатами и результатами, полученными на R+7 (рисунок 15). При добавлении вестибулярного возмущения, осуществляемого с помощью качаний головой в

тесте 2m, не наблюдается значимых изменений на R+3, однако на R+7 проявляется значимое различие с дополётными результатами в группе Первого КП и между постуральной устойчивостью в группе Первого КП и Повторного КП.

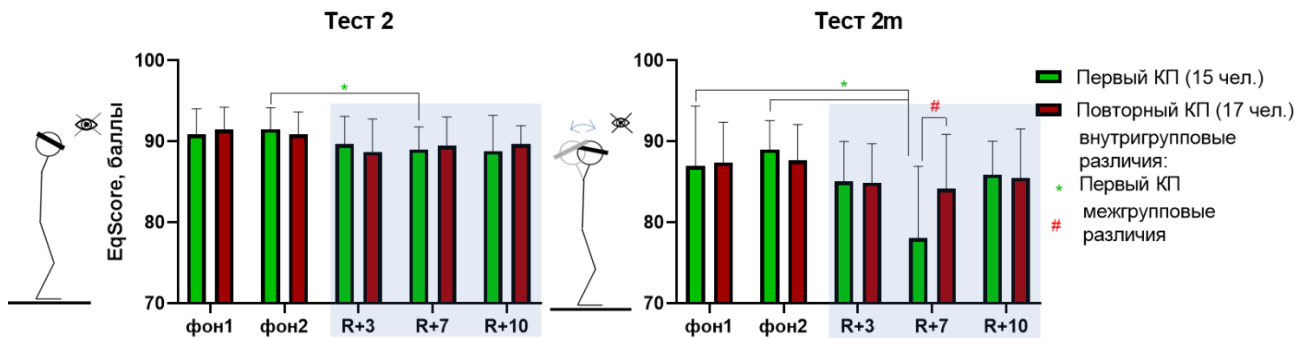


Рисунок 15 – Значения EqsScore до и после КП. Тест 2 и тест 2m. Группы космонавтов, летавших впервые (Первый КП) и повторно (Повторный КП). По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки, R+10 – 10-е сутки. # – межгрупповые различия, * – $p < 0,05$

В тесте 5 значимое снижение постуральной устойчивости на R+3 наблюдается в обеих группах. В тесте 5m значимое снижение постуральной устойчивости наблюдается также в обеих группах, но в группе Первого КП значимое снижение по сравнению с исходными значениями сохраняется вплоть до 7-х суток после приземления, чего не наблюдается в группе Повторного КП, а также наблюдается статистически значимое увеличение EqsScore от сессии R+3 к R+10 в группе Повторного КП.

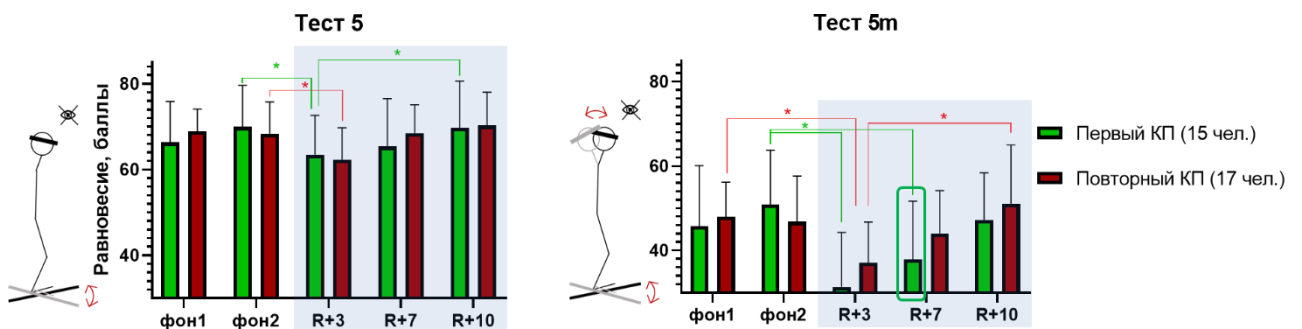


Рисунок 16 – Значения EqsScore до и после КП. Тест 2 и тест 2m. Группы космонавтов, летавших впервые (Первый КП) и повторно (Повторный КП). По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки, R+10 – 10-е сутки. *, * – $p < 0,05$

Отсутствие различий между космонавтами, летавшими впервые и повторно, по-видимому обусловлено исследованиями лишь на 3-е сутки после приземления. Тем не менее была обнаружена различная динамика восстановления даже в периоде от 3-х к 10-м суткам после окончания КП.

Обсуждение

Обнаруженное отсутствие значимой разницы между результатами, полученными в группе космонавтов, летавших впервые, от группы, летавшей повторно, в первую очередь можно обосновать проведением исследований на 3-и сутки после приземления. Возможно при проведении исследований на 0-2 сутки значимые изменения были бы обнаружены, но при насыщенном послеполётном расписании участников космических полётов организовать эксперимент сразу после посадки очень трудно. Также недостаток вестибулярной функции, моделируемый с помощью колебаний головы, может компенсироваться более высокой активностью проприоцептивной системы вследствие большего количества локомоторных тренировок, что оказывает влияние на оценку интеграции вестибулярной функции в постуральную устойчивость в обеих группах. Локомоторные тренировки на беговой дорожке на МКС предполагают активацию проприоцептивной системы для поддержания равновесия. Однако данное предположение о компенсирующей роли проприоцепции ставит под сомнение то, оценивает ли тест 5m (стойка с закрытыми глазами, колеблющейся опорой и качаниями головой) вклад именно вестибулярной системы. Несомненно, что оценить изолированно работу отдельных сенсорных систем вне их взаимосвязи с остальными невозможно, разве только на животных моделях или на пациентах с поражениями изучаемых систем. Такие эксперименты были проведены Льюисом Нашнером и Оуэном Блэком (Nashner et al., 1982; Black, Nashner, 1984b).

Известно, что вестибулярная функция космонавтов, совершавших длительный КП повторно, восстанавливается после приземления быстрее, чем у летавших впервые (Наумов и др., 2015; Schoenmaekers et al., 2022). Следует отметить, что в указанных исследованиях космонавты принимали участие уже на 1-2-е сутки после приземления, когда и наблюдались наиболее выраженные нарушения вестибулярной функции с наличием атипичных вестибулярных реакций. Вероятно, при проведении постуральных исследований в более ранние сроки (на R+1-R+2 сутки после КП) различия между космонавтами, совершавшими первый и повторный полёты, проявились бы. С другой стороны, нельзя исключить из рассмотрения компенсацию нарушений вестибулярной функции проприоцептивной афферентацией при поддержании равновесия. Несмотря на

то, что колебания платформы должны искажать проприоцептивный вход, они осуществляются в зависимости от перемещения ЦТ, которое точно отражает угол в голеностопном суставе лишь при модели перевёрнутого маятника, предполагающей ось вращения только вокруг голеностопа. Это подтверждается исследованиями восстановления вестибулярной функции после КП. В недавнем исследовании была обнаружена статистически значимая разница в показателях, оценивающих отолито-окулярный рефлекс между впервые и повторно летавшими астронавтами, которая нивелировалась к 4-7 суткам после приземления (Schoenmaekers et al., 2022). Тестирование проводилось во вращающемся относительно оси правого или левого внутреннего уха кресле с закрывающими поле зрения пластинами, прикреплёнными к нему; регистрировалось противовращение глазного яблока вслед за результирующим вектором силы тяжести и центробежной силы. Исследования, проведённые специалистами ГНЦ – ИМБП РАН с наклонами головы для регистрации торсионного противовращения глаз (отолито-окулярный рефлекс, ООР), показали, что значимые отличия между впервые и повторно летавшими космонавтами сохраняются вплоть до 9-х суток после приземления (Наумов и др., 2015). Было выдвинуто предположение, что наружная относительно центробежной силы стенка кресла, о которую опирался астронавт во время вращения, давала дополнительный проприоцептивный поток, интегрирующийся в систему определения положения тела в пространстве к 3-м суткам после приземления, помогающий оценить центробежную силу и вычленив вектор силы тяжести, относительно которого ориентируется взор (Glukhikh et al., 2022).

Роль изменений, происходящих с вестибулярной системой

Воздействие невесомости или её имитация изменяют интерпретацию информации, поступающей от вестибулярной системы вследствие сенсорного конфликта ввиду «ошибочной» информации, поступающей от вестибулярного аппарата, которая не соответствует информации от других сенсорных систем. Утрикулярные отолиты обычно воспринимают ускорение головы и угол наклона головы как линейные ускорения относительно вектора силы тяжести. В условиях невесомости мозг должен адаптироваться к отсутствию составляющей угла наклона входного сигнала отолитов. Адаптивные изменения в интерпретации вестибулярного сигнала после воздействия невесомости можно рассматривать как временное, индуцированное средой патологическое состояние (Young et al., 1984). Однако коллектив Инессы Бенедиктовны Козловской рассматривал эти изменения, как циклические – в ходе КП период адаптации (компенсации) сменяется периодом дезадаптации (Корнилова, Козловская, 2003). Эти дезадаптивные изменения

проявляются наиболее сильно сразу после приземления и наиболее выражены, когда возвращающиеся участники космических экспедиций подвергаются воздействию искажённого зрительного окружения, так как повороты головы воспринимаются как ускорения (Parker et al., 1985; Carriot et al., 2021).

Изменения, происходящие в работе вестибулярного аппарата после КП, занимают важнейшую роль в формировании космической болезни движения. КП приводит к резкому изменению фило- и онтогенетически сформировавшейся интеграции сенсорных сигналов. Сформировавшиеся во время полёта целостные перцептивно-моторные реакции (Корнилова, Тарасов, 1996) могут негативно отражаться на локомоторной и постуральной активности после возвращения к земным условиям, так как произошли изменения в межсенсорном взаимодействии вестибулярной и опорной афферентации (Matsnev et al., 1983; Корнилова, Козловская, 2003; Крейдич, 2009). Большой комплекс исследований вестибулярной функции был проведён во время пилотируемых миссий на кораблях «Салют» (Бряннов и др., 1986) и на орбитальной станции «Мир»: космонавты разделились на 2 группы по принципу ориентации в пространстве – визуальную (по объектам в пространстве) и постуральную (по положению ног и головы). Необходимо отметить, что дополнительная тактильно-опорная афферентация, создаваемая с помощью фиксации спины и пояса к поверхности с помощью ремней, создававшую притяг тела, составлявший около 60% от веса тела на Земле, оказывало положительное влияние на следящую функцию глаз только в постуральной группе (Григорьев, 2002; Kornilova, 2004).

Один из способов оценки вестибулярной функции после КП является измерение отолито-окулярного рефлекса (ООР) – противовращения глаз при наклоне головы и при гравитационно-инерционном ускорении при вращении в центрифуге. После длительных КП регистрировалось снижение или полное отсутствие ответа на наклон головы или вращение (Hallgren et al., 2016; Корнилова и др., 2017; Наумов и др., 2020; Glukhikh et al., 2022).

Оказалось неожиданным, что значимое снижение равновесия на 3-и сутки после приземления, наблюдаемое в общей группе в самом простом тесте (с открытыми глазами на неподвижной опоре присутствует только в группе космонавтов, осуществлявших повторные полёты. Возможно, в данном случае имеет значение тот факт, что возраст космонавтов, летавших впервые, был достоверно меньше, чем летавших повторно ($41,6 \pm 3,6$ и $48,4 \pm 5,3$ года, рисунок 17).

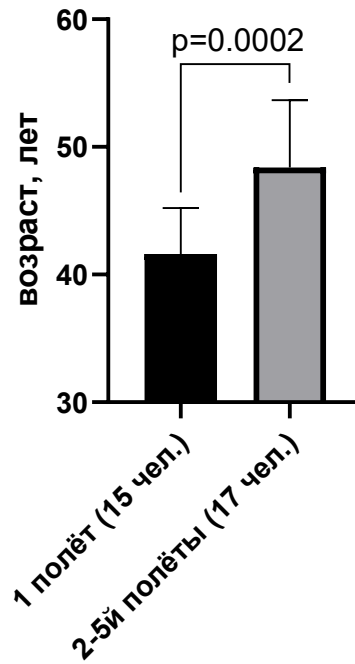


Рисунок 17 – Средний возраст космонавтов, летавших впервые и повторно

Известно, что пороги чувствительности вестибулярного аппарата изменяются после 40 лет (Bermúdez Rey et al., 2016). Однако зрительная и проприоцептивная системы более точны в определении наклона тела по сравнению с вестибулярной, порог различения наклона у которой колеблется от 1° до 2° , в то время как требования к предполагаемому регулятору равновесия колеблются между 12 и 20 угловыми минутами (Гурфинкель, 1965). Вестибулярная система не играет большой роли при поддержании равновесия на неподвижной опоре (Nashner et al., 1989). Однако проприоцептивный вход от мышечных веретён нижних конечностей и их нервных путей также подвержен возрастным изменениям (Henry, Baudry, 2019).

3.1.3 Влияние ведущей зрительной модальности, на которую опирается постуральная система, на изменение вертикальной устойчивости после длительного полёта

Ведущая сенсорная модальность, на которую ориентируется постуральная система – визуальная или невизуальная (определяется с помощью коэффициента Ромберга) – характеризует устойчивость к внешним возмущениям стойки (Nashner, 1976), связана с динамикой послеоперационного восстановления постуральной устойчивости (Lacour et al., 1997), характеризует некоторые нейродегенеративные заболевания (Paolucci et al., 2018).

Большинство космонавтов – 25 из 32 – вошли в визуальную группу (имели КР больше 1). При сравнении групп «визуалов» и «невизуалов» было обнаружено, что во многих тестах результаты этих групп статистически значимо различаются между собой (рисунок 18). Однако значимое отличие в самой близкой к окончанию КП точке – на 3-и сутки после полёта – наблюдается только в тесте 1 (с открытыми глазами). Это отличие имеет высокую статистическую значимость ($p < 0,0001$), показатель в «невизуальной» группе ниже на 9,6% (83,5 и 92,4 баллов). Возможно, что если бы тестирование проводилось ранее 3-х суток после приземления или выборка бы была большей (8 человек в «невизуальной» группе), то значимые отличия наблюдались бы и в других тестах. Также видно, что даже в дополётных исследованиях группа «визуалов» имеет большие значения EqScore, чем группа «невизуалов».

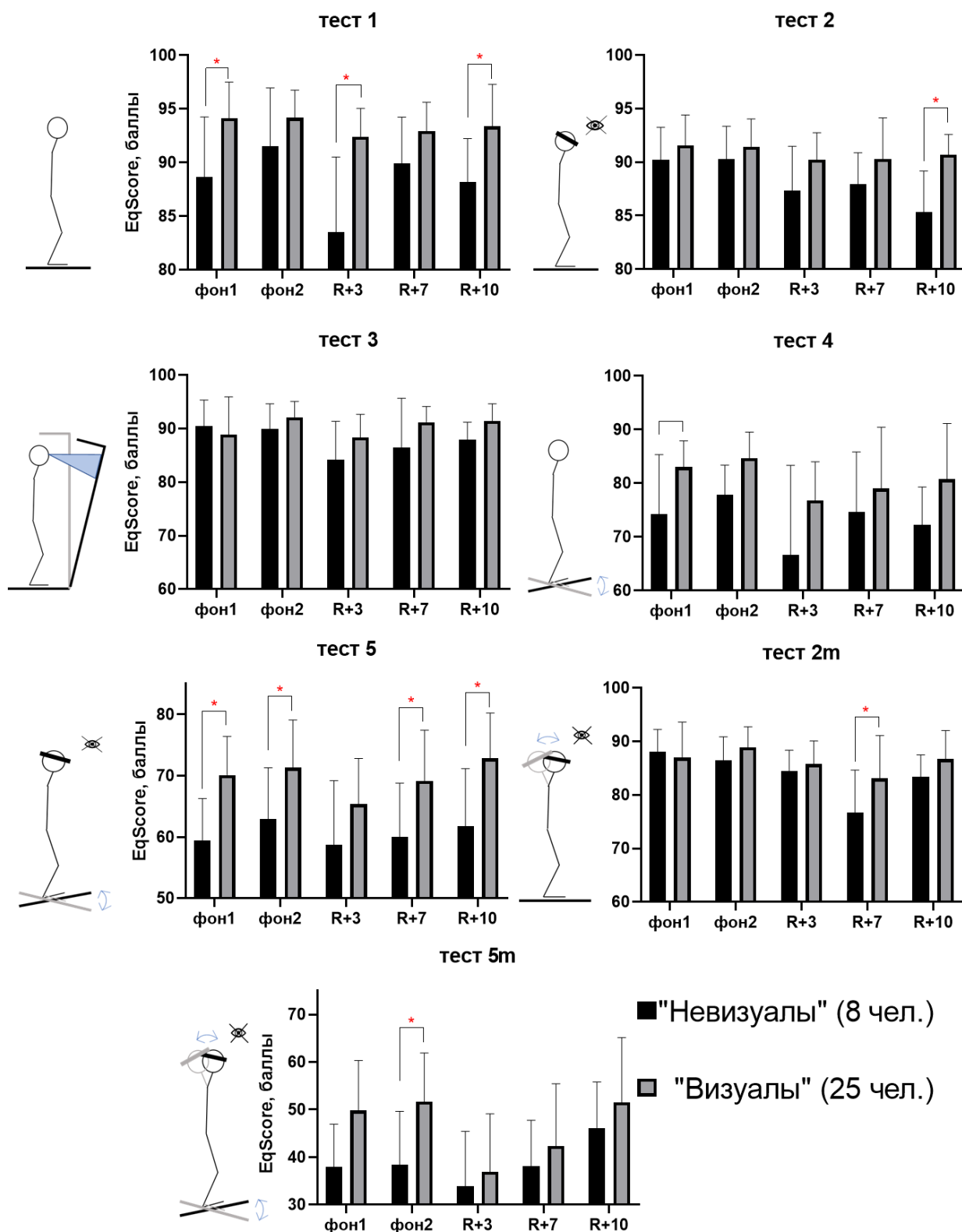


Рисунок 18 – Значения EqsScore до и после КП. Сравнение групп с разной модальностью, на которую преимущественно ориентируется сенсорная система при поддержании равновесия. По оси абсцисс: фон1 – 1-е исследование до полёта, фон2 – 2-е, R+3 – 3-и сутки после приземления, R+7 – 7-е сутки, R+10 – 10-е сутки. * – $p < 0,05$

3.1.4 Влияние факторов космического полёта на кинематические характеристики постуральной устойчивости у космонавтов

Указанные выше изменения постуральной устойчивости определялись с помощью анализа перемещений ЦД на опорную поверхность. Причина этих изменений – движения в суставах и постуральные стратегии, рассматриваемые ниже.

В условиях с искажённым проприоцептивным входом на 3-и сутки после завершения КП у космонавтов наблюдалось увеличение колебаний в суставах.

Поддержание равновесия можно представить как колебания трёхзвенного перевёрнутого маятника. Существует 3 основные стратегии поддержания равновесия: тазобедренная, коленная, и голеностопная (Alexandrov et al., 2001). Они независимы по центральному управлению. Голеностопная стратегия на порядок более инерционна, нежели бедренная, и применяется при медленных перемещениях центра тяжести, бедренная – при быстрых. Коленная вносит малый вклад и обычно не рассматривается. Перемещения центра тяжести и, следовательно, ЦД, происходят за счёт изменения углов в суставах. Исходя из этого, при рассмотрении кинематики для нас было важно оценить изменения, происходящие в тех тестах на равновесие, в которых обнаружены значимые изменения стабилметрических характеристик.

Батарея тестов сенсорной организации содержит возрастающие по сложности условия поддержания равновесия. Чем сложнее условие, тем больше скорость и разброс колебаний в суставах (рисунок 5). Исключением является тест 2m, являющийся по сути усложнением теста 2, но применяющийся в конце батареи как тест с «зашумлением» вестибулярного входа. Сравнение, как и в результатах стабилметрических исследований, проводилось между 2-м фоновым исследованием (фон2) и первым исследованием после КП, на 3-и сутки (R+3). На 7-е сутки после приземления значимых различий со 2-м фоновым исследованием ни в одном тесте найдено не было.

Во всех тестах, кроме теста 5, был обнаружен значимый рост разброса колебаний (рисунки 19-21).

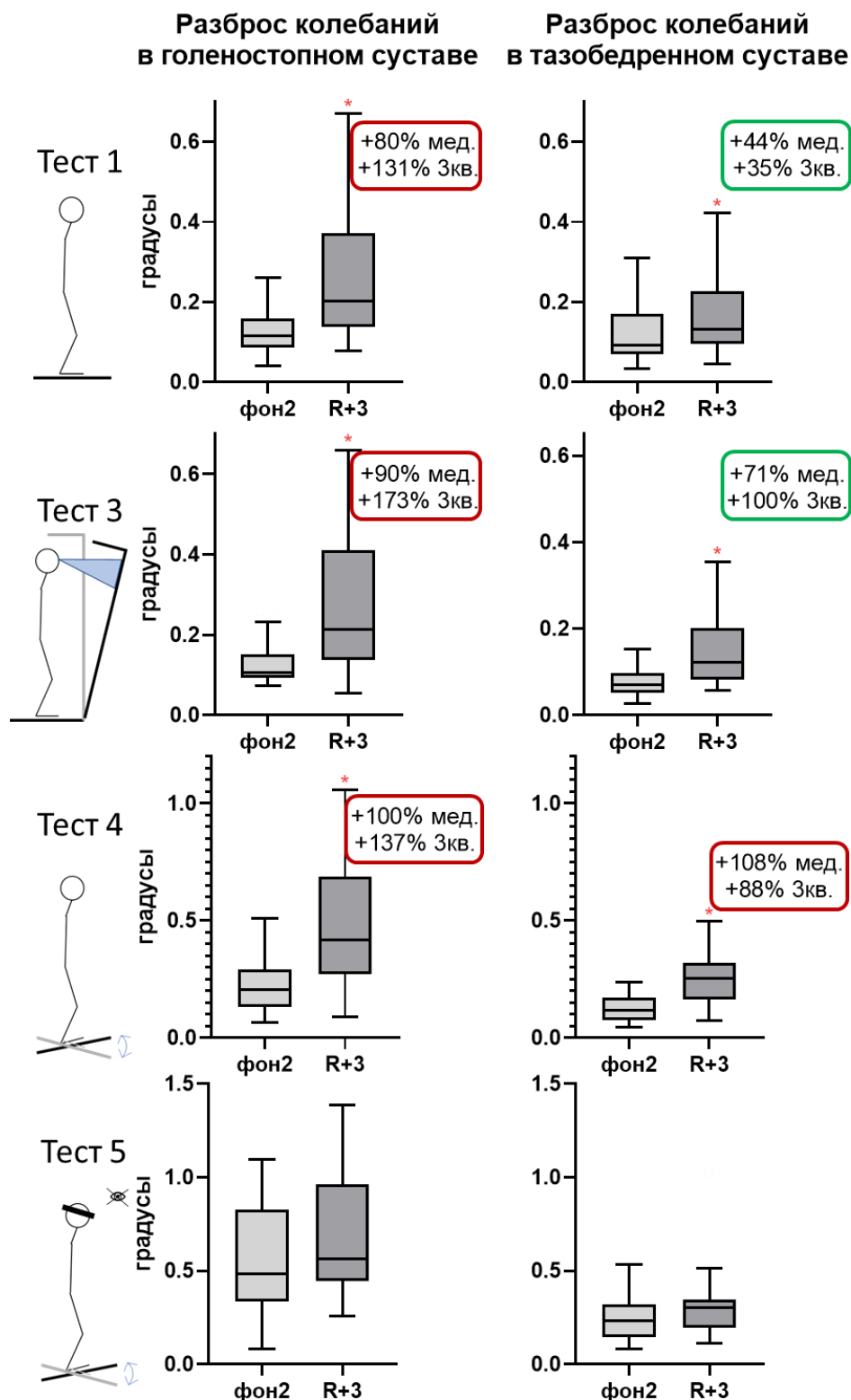


Рисунок 19 – Разброс колебаний в голеностопном и тазобедренном суставе до полёта (фон2) и через 3-е суток после посадки (R+3). мед. – медиана, 3кв. – 3-й квартиль.

* - $p < 0,05$ – достоверное различие между сессиями

Стоит отметить, что в тестах, указанных на рисунке 19, разброс колебаний в голеностопном суставе после КП увеличивается по сравнению с дополётными

измерениями больше, чем в тазобедренном. Это говорит о большем увеличении вклада голеностопной стратегии поддержания равновесия по сравнению с тазобедренной.

В тесте 4 (открытые глаза, колеблющаяся опорная поверхность, рисунок 20) наблюдали значимый рост разброса колебаний в тазобедренном суставе на 3-и сутки после КП (с $0,12^\circ$ до $0,25^\circ$, $p < 0,0001$). Однако также наблюдали и значимый рост разброса колебаний между тестом 1 (с неподвижной платформой) и тестом 4 после КП (с $0,13^\circ$ до $0,25^\circ$, $p < 0,0045$), не выявлявшийся до КП. Это говорит о том, что до КП при искажении соматосенсорного входа не наблюдается подключения тазобедренной стратегии, но после КП её вклад в вертикальную устойчивость значимо возрастает.

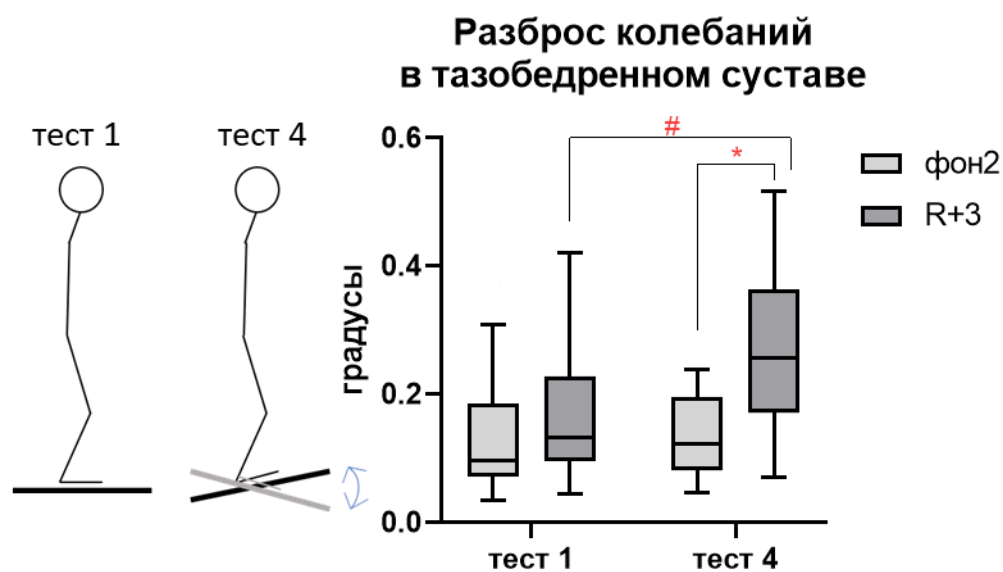


Рисунок 20 – Разброс колебаний в голеностопном и тазобедренном суставах в тесте с открытыми глазами, подвижным зрительным окружением и неподвижной опорой (тест 3) до полёта (фон2) и через 3-е суток после посадки (R+3). * – $p < 0,05$ – достоверное различие между дополётной и послеполётной сессией, # – $p < 0,05$ – достоверное различие между тестами

В тесте 5m (закрытые глаза, колеблющаяся опорная поверхность, качания головой) были обнаружены значимые изменения разброса колебаний в голеностопном (с $0,90^\circ$ до $1,3^\circ$, $p < 0,001$) и тазобедренном суставах (с $0,3^\circ$ до $0,72^\circ$, $p < 0,001$). Относительное увеличение разброса колебаний в тазобедренном суставе (+140%) более чем в 3 раза превышало таковое в голеностопном (+44%). Увеличение 3-го квартиля разброса колебаний в тазобедренном суставе (+152%) также было гораздо больше, чем в

голеностопном (+63%). Это иллюстрирует увеличение вклада тазобедренной стратегии поддержания равновесия в этом тесте (Kaminishi et al., 2021).

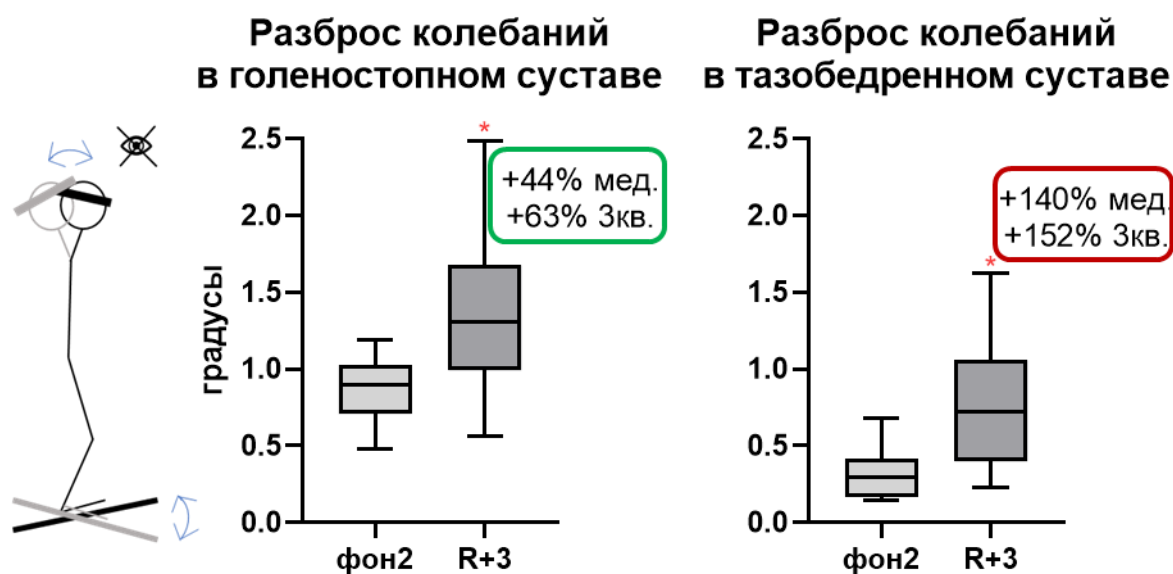


Рисунок 21 – Разброс колебаний в голеностопном и тазобедренном суставах в тесте с закрытыми глазами, подвижным зрительным окружением, подвижной опорой и с качанием головы (тест 5m) до полёта (фон2) и через 3-е суток после посадки (R+3). мед. – медиана, 3 кв. – 3-й квартиль. * – $p < 0,05$ – достоверное различие между дополётной и послеполётной сессией

Полученные результаты подчеркивают важность увеличения вклада тазобедренной стратегии, более простой в центральном управлении, но более энергозатратной (Alexandrov et al., 2001) в снижение постральной устойчивости, наблюдаемое после длительных КП и сохраняющееся вплоть до 3-х суток после окончания полёта.

Обсуждение

Были выявлены изменения в позных стратегиях, которые космонавты использовали после КП в условиях, когда проприоцептивные или вестибулярные сигналы были искажены (тесты 4, 5m). Другие исследования (Speers et al., 1998) также отмечали повышение вклада тазобедренной стратегии в этих тестах в течение нескольких часов после приземления после кратковременного КП (т.е. от 7 до 16 дней), а также отсутствие изменений в тесте 5 (закрытые глаза, колебания опорной поверхности). В данном диссертационном исследовании есть информация только о периоде восстановления от 3

до 10 дней после приземления. Изменения в паттерне постуральных стратегий наблюдаются на 3-и сутки после приземления, но только в тестах, где вестибулярный вход является критичным для поддержания равновесия. Наиболее выраженные изменения в сторону увеличения вклада тазобедренной стратегии были выявлены в тесте 5m, когда зрительная обратная связь отсутствует, а проприоцептивные и вестибулярные сигналы искажены. В этом тесте мы зафиксировали наибольшее возрастание использования тазобедренной стратегии для поддержания позы по сравнению с голеностопной. В тесте 4 (глаза открыты, колеблющаяся опора), наименее сложном тесте с искажением соматосенсорного входа, мы также наблюдали увеличение вклада тазобедренной стратегии после КП.

Мы предполагаем, что увеличение вклада тазобедренной стратегии снижает степень искажения голеностопного соматосенсорного входа в тестах с колеблющейся платформой, и, тем самым, помогает последнему активнее участвовать в компенсации «зашумления» вестибулярной функции, т.к. вращение опорной поверхности в зависимости от перемещения центра давления на платформу предполагает колебания тела, как однозвенного маятника (голеностопный сустав), однако оно является трёхзвенным (голеностопный, коленный и тазобедренный суставы). Однако данный вопрос относится скорее к инженерной части работы оборудования и подробно мы его рассматривать не будем.

Недавние исследования сообщают об обновлении мозжечковой внутренней модели сенсорного восприятия силы тяжести и о переоценке экстравестибулярной информации (Carriot et al., 2021). Предыдущие работы также объясняли увеличение вклада тазобедренной стратегии изменениями в центральной обработке сенсорной информации (Speers et al., 1998). ЦНС сложно выполнять сложнокоординированные движения, одним из которых является голеностопная стратегия по сравнению с тазобедренной.

3.2 Влияние 5-суточной и 21-суточной «сухой» иммерсии на параметры вертикальной стойки испытуемых-добровольцев

«Сухая» иммерсия является лучшим способом моделирования воздействия факторов КП на сенсомоторную систему человека (Tomilovskaya et al., 2019), так как она воспроизводит один из главных факторов КП - безопорность. 5-суточная СИ – самая распространённая по продолжительности модель. Наиболее длительная СИ, проводившаяся с большим спектром научных исследований – 21-суточная (Томиловская и

др., 2020). Мы сравнили влияние на постуральную систему этих двух воздействий, а также влияние ведущей сенсорной модальности на устойчивость к воздействию безопорности.

В предыдущем подразделе, посвящённом исследованиям космонавтов, результаты послеполётных тестов сравнивались со средним значением второго фонового исследования. Это было обусловлено большими, хотя и не достоверными, различиями в показателях между двумя фоновыми исследованиями и подобной практикой наших зарубежных коллег, с данными которых мы сравнивали наши результаты. В иммерсионных исследованиях подобная практика отсутствует, так как тенденции к увеличению постуральной устойчивости во втором фоне по сравнению с первым не отмечалось, поэтому результаты, полученные после СИ, сравниваются со средним значением фоновых тестов.

3.2.1 Сравнение результатов постуральных тестов после 5-суточной и 21-суточной «сухой» иммерсии

В фоновых исследованиях показатели групп 5-суточной и 21-суточной иммерсии значимо не различались.

После воздействия безопорности в обеих группах наблюдалось увеличение скорости колебаний ЦД и при обычной стойке – на твёрдой опоре с открытыми глазами (на 14,6% в 21-суточной СИ и на 22,1% – в 5-суточной СИ), и при стойке с закрытыми глазами (на 25,1% в 21-суточной СИ и на 8,3% - в 5-суточной СИ, рисунок 22). Однако после 21-суточной СИ при закрытых глазах это увеличение было значимым ($p=0,002$), сохраняясь вплоть до 2-х суток после окончания воздействия, в то время как изменения после 5-суточной СИ не достигали уровня достоверности.

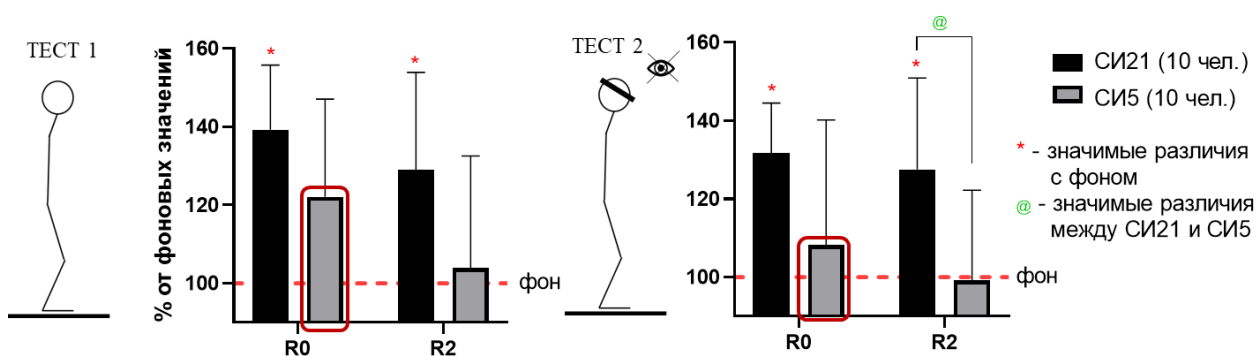


Рисунок 22 – Изменение скорости колебаний ЦД на твёрдой опоре с открытыми и закрытыми глазами после завершения СИ через 1 час, в течение которого сохранялось горизонтальное положение тела (R0), и через 2-е суток (R+2) по сравнению со значениями, полученными до воздействия

В тесте с закрытыми глазами на твёрдой и мягкой опоре не наблюдалось изменений разброса колебаний ЦД после 21-суточной СИ. Однако наблюдалось значимое увеличение этого показателя в тесте с закрытыми глазами на мягкой опоре после 5-суточной СИ (на 67,9%, $p=0,0046$, рисунок 23), а также значимое различие между воздействием короткой и длительной СИ на вестибулярную и проприоцептивную системы, выражающееся в достоверном различии между изменениями разброса колебаний ЦД при стойке на мягкой опоре в 5-суточной и 21-суточной СИ ($p=0,0022$). Значимых изменений скорости колебаний ЦД в тесте с закрытыми глазами на мягкой опоре не наблюдалось ни в короткой, ни в длительной СИ.

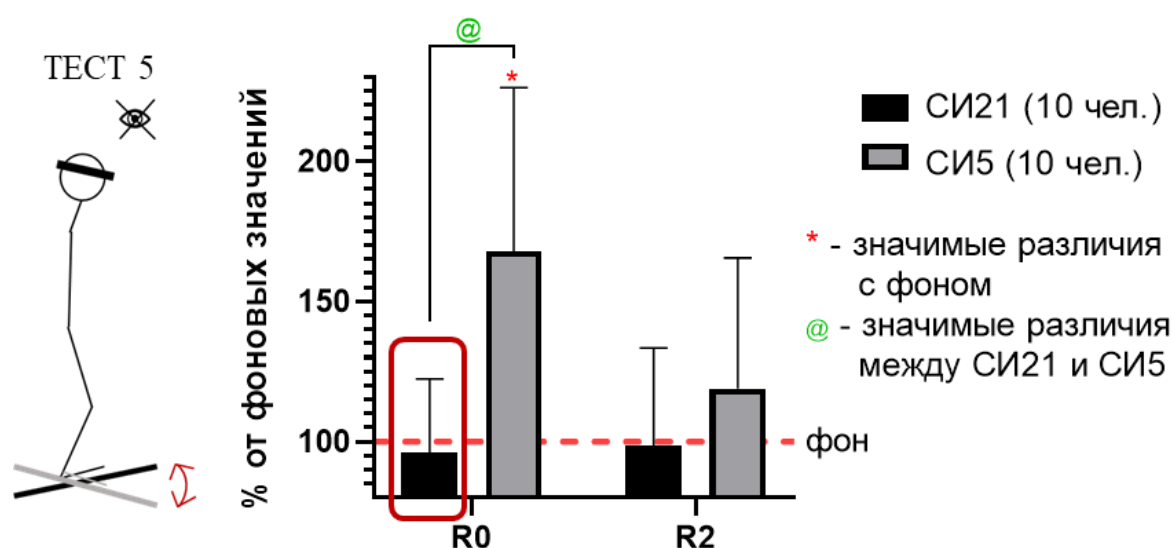


Рисунок 23 – Изменение разброса колебаний ЦД на мягкой опоре после завершения СИ: через 1 час, в течение которого сохранялось горизонтальное положение тела (R0), и через 2-е суток (R+2) относительно исходных значений

Обсуждение

Обнаружено, что опорная разгрузка с помощью модели «сухой» иммерсии различной длительности – 5 и 21 сутки – по-разному влияет на постральную устойчивость. Известно, что короткая 5-суточная СИ хорошо воспроизводит физиологические эффекты коротких КП (Tomilovskaya et al., 2019), т.е. можно предположить, что она воспроизводит острые эффекты воздействия невесомости. Предыдущие исследования наших коллег, в которых сравнивались значения EqScore в тесте 5m (глаза закрыты, колеблющаяся опора, качания головой) после коротких (4-10

суток) и длительных (около полугода, миссии МКС) КП показывали значимые изменения и после коротких, и после длительных полетов (Miller et al., 2018), однако в наших исследованиях повышение среднего разброса колебаний центра давления (ЦД), сравнимого с показателем EqScore, оценивающего максимальный разброс колебаний ЦД, наблюдалось только после 5-суточной СИ и не наблюдалось после 21-суточной. Следует заметить, что эти изменения регистрировали в тесте с закрытыми глазами и мягкой опорой, который сравним с тестом 5, а не 5m. В нашем исследовании после длительных КП в тесте 5 на 3-и сутки после приземления также наблюдался значимый рост показателя EqScore. После 21-суточной СИ мы наблюдали лишь значимый рост скорости колебаний ЦД в тестах на твёрдой опоре с открытыми и закрытыми глазами. Следует отметить, что тесты, оценивающие вовлечение вестибулярной системы в пространственную ориентацию после 5-7-суточной СИ, показывали те же тенденции снижения этой функции в конце иммерсионного воздействия (Наумов и др., 2020). По-видимому, 5-суточное нахождение в условиях безопорности приводит к рассогласованию работы вестибулярной и других сенсорных систем. Однако отсутствие изменений постуральной устойчивости после 21-суточной СИ в тесте, в котором важен вклад вестибулярной системы, идёт вразрез с полученными в этих же экспериментах данными исследований вестибулярных рефлексов (Glukhikh et al., 2020). Вероятно, после острого периода воздействия опорной разгрузки постуральная система адаптируется к новым условиям, рассогласование вестибулярной функции с проприоцептивной и зрительной нивелируется.

5-суточная СИ как модель острого воздействия невесомости кажется более подходящей моделью воздействия факторов КП на постуральную устойчивость в принципе, так как при сравнении литературных данных о постуральной устойчивости астронавтов на 1-е сутки после завершения КП по значениям EqScore в тесте 5 (колеблющаяся опора, закрытые глаза) с данными по средним разбросам после короткой и длительной СИ выявляются сопоставимые изменения именно после КП и 5-суточной СИ (рисунок 24).

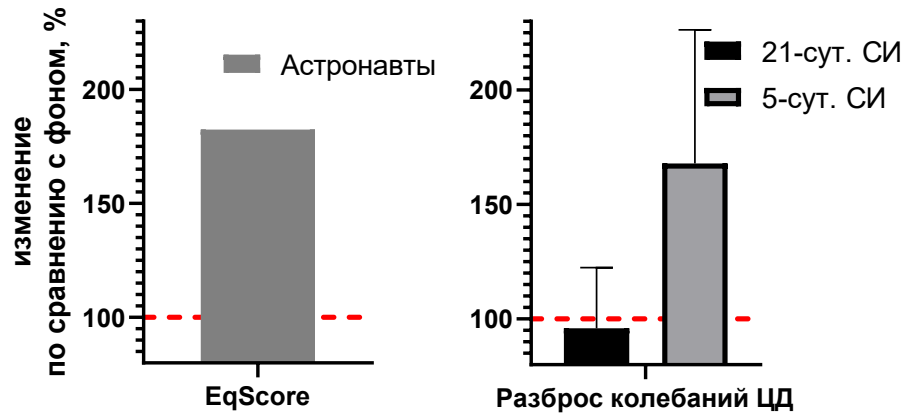


Рисунок 24 – Относительные изменения EqsScore после длительного космического полёта и разбросов колебаний ЦД после опорной разгрузки различной длительности.

Стандартное отклонение EqsScore не указано, т.к. данные адаптированы из публикации (Wood et al., 2015)

Указанный факт не говорит об отсутствии эффективности 21-суточной СИ в моделировании постуральной неустойчивости, так как значимые и сохраняющиеся на 2-е сутки после окончания воздействия 21-суточной СИ изменения в довольно простых тестах могут говорить об изменениях более глубокого, проприоцептивного характера.

3.2.2. Роль ведущей сенсорной модальности в восстановлении постуральных характеристик после 5-суточной и 21-суточной «сухой» иммерсии

По ведущей сенсорной модальности испытуемые разделились почти равномерно. В группу «визуалов» попали 4 человека, участвовавших в 21-суточной СИ, и 6 человек, участвовавших в 5-суточной СИ (рисунок 25 А). В группу «невизуалов» соответственно попали 6 человек, участвовавших в 21-суточной СИ и 4 человека, участвовавших в 5-суточной СИ (рисунок 25 Б). После иммерсионного воздействия значения коэффициента Ромберга (КР), с помощью которого определялась ведущая сенсорная модальность, у участников по-прежнему оставались либо больше, либо меньше единицы.

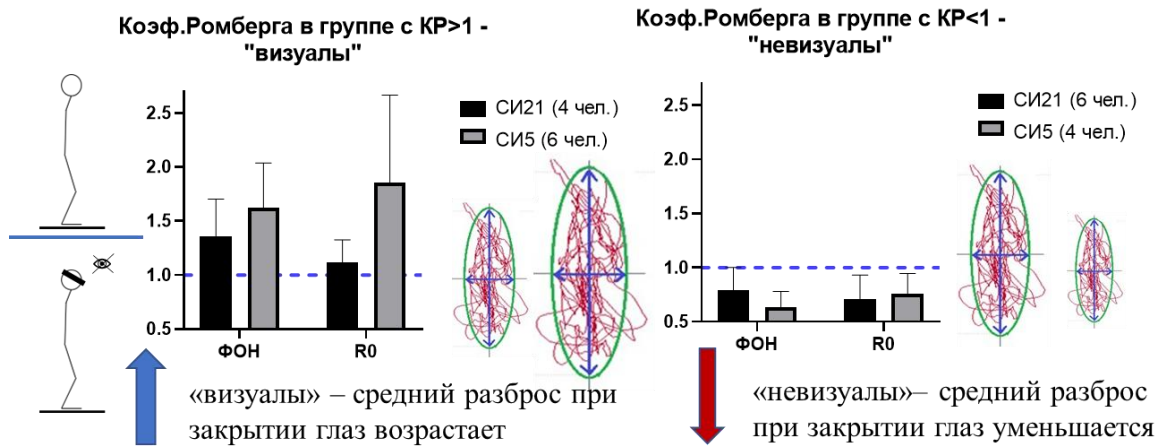


Рисунок 25 – Коэффициент Ромберга (KR), определяющий ведущую сенсорную модальность, в группах «визуалов» и «невизуалов». ФОН – исследования, проведённые до иммерсионного воздействия, R0 – через 1 час после его завершения, в течение которого сохранялось горизонтальное положение тела.

При отдельном рассмотрении групп «визуалов» и «невизуалов» в 5-суточной СИ было обнаружено, что значимый рост разброса колебаний в тесте с закрытыми глазами на мягкой платформе обусловлен в большей мере изменениями, происходящими в группе «невизуалов» (рисунок 26), однако необходимо отметить, что величина групп составляла 4-6 человек, достоверных внутригрупповых отличий между фоновыми исследованиями и проведёнными после окончания СИ найти не удалось.

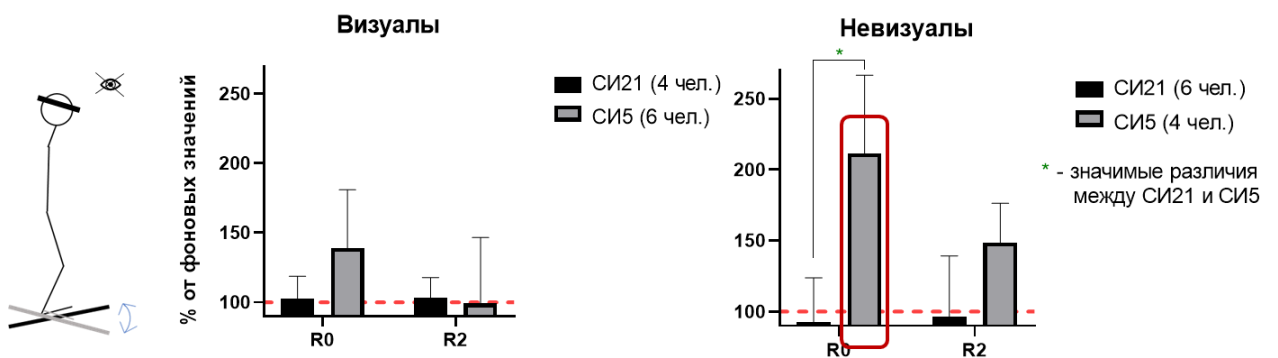


Рисунок 26 – Сравнение изменений в разбросе колебаний ЦД на мягкой опоре с закрытыми глазами после 21-сут. и 5 сут. СИ в группах с визуальной и невизуальной ведущей сенсорной модальностью через 1 час, в течение которого сохранялось горизонтальное положение тела (R0), и через 2-е суток (R+2) после окончания иммерсионного воздействия по сравнению со значениями, полученными до воздействия.

Результаты данного исследования показывают, что безопорность разной продолжительности оказывает различное влияние на постуральную систему. 5-суточное иммерсионное воздействие приводило к изменениям, связанным с интеграцией вестибулярного аппарата в поддержание равновесия, 21-суточное – к связанным с интеграцией проприоцептивной системы. При этом изменения интеграции вестибулярной афферентации в большей мере происходили у испытуемых с невизуальной ведущей сенсорной модальностью.

Обсуждение

Была обнаружена значимая зависимость между показателями вертикальной стойки в условиях, требующих активного участия вестибулярной системы (тест с закрытыми глазами и колеблющейся опорной поверхностью для искажения соматосенсорного входа), и модальностью, на которую в большей мере опирается сенсомоторная система при поддержании равновесия – визуальной или невизуальной. Полученные данные дают основания полагать, что при оценке влияния факторов СИ на параметры вертикальной стойки группы «визуалов» и «невизуалов» стоит рассматривать отдельно. Ранее было показано, что при стойке на неподвижной горизонтальной поверхности имеет место избыточность сенсорной информации (Tjernström et al., 2015), которая позволяет неосознанно выбирать менее надежную стратегию поддержания вертикальной позы. Возможно, «невизуалы» в меньшей степени ориентировались на информацию, поступающую от вестибулярного аппарата (Корнилова и др., 2011), и, вероятно, устранение зрительной обратной связи приводило к дефициту соматосенсорной информации и, как следствие, - к уменьшению разброса колебаний, что является более надежной стратегией поддержания равновесия. Известны исследования, характеризующие значение КР, меньшее 100 %, как индикатор неврологических нарушений (Paolucci et al., 2018). Другие исследователи предполагают, что при усложнении задачи по поддержанию равновесия у пациентов с дефицитом соматосенсорной информации зрительные сигналы могут дестабилизировать стойку (Kim et al., 2017). Существуют исследования, регистрирующие аналогичное соотношение у пожилых людей без неврологических нарушений (Prieto et al., 1996; Fujita et al., 2005).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа демонстрирует результаты постуральных исследований крайне большой выборки космонавтов-участников длительных экспедиций на МКС – 32 человека, а также впервые приведено сравнение эффектов короткой 5-суточной и длительной 21-суточной опорной разгрузки с помощью модели «сухой» иммерсии на постуральную устойчивость испытуемых-добровольцев.

Представлены количественные характеристики постуральной устойчивости в разных условиях на различных этапах послеполётного восстановления. Полётный опыт космонавтов влияет на динамику восстановления постуральной устойчивости после приземления. Этот эффект был оценен количественно, и было показано, что уже на 7-е сутки после приземления у космонавтов, совершавших длительный космический полёт повторно, не наблюдается значимых отличий с предполётными величинами. Это было обнаружено в постуральных тестах, которые требуют активного вовлечения работы вестибулярного аппарата, из чего можно сделать вывод об ускорении процессов реадaptации вестибулярной функции после длительного воздействия микрогравитации при повторных длительных космических полётах.

Длительное время после окончания полёта, до 3-х суток, сохраняются изменения в координационной структуре движения при поддержании равновесия. Данные исследования позволяют оценить не только внешнюю, механическую картину изменения поддержания равновесия, но и сделать предположение о работе внутренних, центральных механизмах поддержания позной устойчивости, их изменчивости и динамике восстановления. Сенсомоторная система, вследствие длительного отсутствия действия силы тяжести, частично теряет способность выполнять сложнокоординированную деятельность и переключается на более простые в управлении, но более энергозатратные движения. Данная работа не предполагала непосредственной регистрации характеристик работы мозга, однако в ней использовались методы, которые опосредованно, по изменению характеристик движения, оценивают предполагаемые механизмы центрального управления этим движением. На нынешнем этапе изучения постуральной устойчивости с помощью математического моделирования идёт изучение управления сенсомоторной системой. Изменение объёма движения в голеностопном и тазобедренном суставах и оценка с помощью этого постуральных стратегий таким образом служат методом изучения центральных механизмов обработки информации.

Модель «сухой» иммерсии используется для моделирования воздействия микрогравитации на сенсомоторную систему человека с 70-х годов XX века, однако только в этой работе, в которой удалось сравнить влияния длительной 21-суточной и короткой 5-суточной «сухой» иммерсии в системе постуральной устойчивости, была обнаружена их разнонаправленность. Впервые выдвинуто предположение, что короткого воздействия достаточно для воспроизведения эффектов микрогравитации на вестибулярное звено постуральной системы, в то время как длительная опорная разгрузка необходима для моделирования воздействия на проприоцептивное звено; при этом эффекты, связанные с воздействием на вестибулярный компонент постуральной системы, нивелируются полностью и наблюдается статистически значимое различие в воздействии короткой и длительной иммерсии. Это может иметь решающее значение при подготовке космонавтов к коротким или длительным космическим миссиям, а также при оценке адаптационных возможностей вестибулярной и проприоцептивной систем после возвращения в земные условия после длительных космических полётов.

При этом показано, что ведущая сенсорная модальность, визуальная или невизуальная, определённая с помощью коэффициента Ромберга, может быть значимым предиктором и вероятно признаком более сильного влияния опорной разгрузки на вовлечение вестибулярного аппарата в поддержание вертикальной устойчивости. Статистически значимая разница в воздействии опорной разгрузки на интеграцию вестибулярного входа в постуральную систему обусловлена именно данными испытуемых с невизуальной модальностью.

ВЫВОДЫ

1. После длительного космического полёта наблюдаются достоверные изменения в параметрах вертикальной устойчивости: увеличение скорости и разброса колебаний в различных сенсорных условиях (открытые/закрытые глаза, твердая/мягкая опора).
2. Восстановление постуральной устойчивости после длительных космических полётов в условиях, требующих усиленного участия вестибулярного аппарата, происходит в более длительные сроки, чем постуральной устойчивости, требующей большего вовлечения проприоцептивного входа.
3. Восстановление постуральной устойчивости в условиях, требующих усиленного участия вестибулярного аппарата, после длительных космических полётов, совершаемых повторно, происходит быстрее, чем после длительных полётов, совершаемых впервые.
4. После длительных космических полётов изменения постуральной стратегии сохраняются до 3-х суток после приземления, что может свидетельствовать о длительных изменениях центральной обработки информации, приводящих к выбору более простых в исполнении, но более энергозатратных движений для поддержания равновесия.
5. Эффекты опорной разгрузки различаются в зависимости от длительности воздействия. После короткого (5 суток) воздействия наибольшему влиянию подвергается вклад вестибулярной информации в поддержание стойки, при длительном воздействии (21 сутки) проявляются более общие эффекты, связанные с вовлечением проприоцептивной системы.
6. Преимущественная ориентация системы контроля вертикальной стойки на зрительную информацию является признаком большей устойчивости к воздействию безопорности.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АНОГ – антиортостатическая гипокинезия

ВТК – вестибулярная тренировка космонавтов

ГЗ – глаза закрыты

ГНЦ – ИМБП РАН – Государственный Научный Центр Институт Медико-Биологических Проблем Российской Академии Наук

ГО – глаза открыты

ИМТ – индекс массы тела

КП – космический полёт

КР – коэффициент Ромберга

МКС – международная космическая станция

мс – миллисекунда

ООР – отолито-окулярный рефлекс

СИ – «сухая» иммерсия

ЦД – центр давления

ЦНС – центральная нервная система

ЦТ – центр тяжести

ЭМГ – электромиограмма

CVT – cosmonaut vestibular training

EqScore – Equilibrium Score

ESA – European space agency

FSR – fast stretch reflex

NASA – national aviaspace agency

R – rest

SOT – sensory organization test

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ

Статьи

1. Амирова Л.Е., **Шишкин Н.В.**, Китов В.В., Савеко А.А., Томиловская Е.С., Козловская И.Б. Роль зрительной обратной связи в контроле вертикальной устойчивости человека до и после 5-суточной "сухой" иммерсии // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2017. – Т. 51 – С. 31–37.
2. **Шишкин Н.В.**, Ермаков И.Ю., Амирова Л.Е., Абу Ш.Н.М.А., Томиловская Е.С. Вертикальная устойчивость с открытыми и закрытыми глазами до и после воздействия 21-суточной "сухой" иммерсии // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2020. – Т. 54 – С. 52–57.
3. **Shishkin N.**, Kitov V., Sayenko D., Tomilovskaya E. Sensory organization of postural control after long term space flight // Frontiers in neural circuits. – 2023. – V. 17 – P. 1135434.
4. **Шишкин Н.В.**, Наумов И.А., Китов В.В., Томиловская Е.С. Изменения параметров вертикальной стойки после длительного космического полета у космонавтов, летавших впервые и повторно // Пилотируемые полеты в космос. – 2023. Т. 4 (49) – С. 95-105.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров А.В., Фролов А.А., Хорак Ф.Б., Карлсон-Кухта П., Парк С. Биомеханический анализ стратегий поддержания равновесия при вертикальном стоянии у человека // Российский журнал биомеханики. – 2004. – Т. 8 – С. 30–47.
2. Бельский В.Е., Гурфинкель В.С., Пальцев Е.И. Об элементах управления произвольными движениями // Биофизика. – 1967. – Т. 12 – С. 135–141.
3. Белканиа Г.С., Разумеев А.Н., Лапин Б.А. Изменения физиологических функций у обезьян на стенде «пониженной гравитации» // Косм. биол. и мед. – 1974. – Т. 8 – С. 17–27.
4. Бернштейн Н.А. О построении движений // Медгиз, Москва – 1947.
5. Богданов В.А., Гурфинкель В.С., Панфилов В.Е. Движения человека в условиях лунной гравитации // Косм. биол. и мед. – 1971 – С. 3–13.
6. Брянов И.И., Горгиладзе Г.И., Корнилова Л.Н. Результаты медицинских исследований, выполненных на орбитальном научно-исследовательском комплексе «Салют-6»-«Союз» // Вестибулярная функция. – 1986. – Т. 4.
7. Генин А.М., Сорокин П.А. Длительное ограничение подвижности как модель влияния невесомости на организм человека // Проблемы космической биологии. – 1969. – Т. 13 – С. 9–16.
8. Григорьев А.И. Орбитальная станция "Мир". Космическая биология и медицина // Ин-т медико-биологических проблем РАН, Москва – 2002. – С. 229–231.
9. Гурфинкель В.С. Регуляция позы человека // Издательство «Наука», Москва – 1965.
10. Гурфинкель В.С., Осовец С.М. Динамика равновесия вертикальной позы человека // Биофизика. – 1972. – Т. 17 – С. 478–486.
11. Корнилова Л.Н., Козловская И.Б. Нейросенсорные механизмы космического адаптационного синдрома // Физиология человека. – 2003. – Т. 29 – С. 527–538.
12. Корнилова Л.Н., Наумов И.А., Глухих Д.О., Екимовский Г.А., Павлова А.С., Хабарова В.В., Смирнов Ю.И., Ярманова Е.Н. Вестибулярная функция и космическая болезнь движения, "Физиология человека" // Физиология человека. – 2017 – С. 80–93.
13. Корнилова Л.Н., Наумов И.А., Макарова С.М. Влияние реальной и моделируемой невесомости на характеристики статических отолитовых реакций // Физиология человека. – 2011. – Т. 37 – С. 97–104.
14. Корнилова Л.Н., Тарасов И.К. Ориентационные иллюзии в невесомости // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 1996. – Т. 30 – С. 17–23.

15. Крейдич Ю.В. Особенности взаимодействия опорной и вестибулярной афферентных систем в условиях микрогравитации. Автореферат диссертации, Москва – 2009.
16. Магнус Р. Установка тела // Издательство Академии Наук СССР – 1962.
17. Мезенчук А.И., Кубряк О.В. Проба Ромберга: от ходьбы в темноте до тестов на стабиллоплатформе // Альманах клинической медицины. – 2022. – Т. 50 – С. 335–347.
18. Мясников В.И., Козеренко О.П., Рудометкин Н.М. Регуляция вертикальной позы после полетов на орбитальной станции «Салют-4» // Космическая биология и авиакосмическая медицина. – 1979. – Т. 4.
19. Наумов И.А., Корнилова Л.Н., Глухих Д.О., Екимовский Г.А., Козловская И.Б., Васин А.В., Вайтс Ф.Л. Влияние афферентации различных сенсорных входов на отолито-окулярный рефлекс в условиях реальной и моделируемой невесомости // Физиология человека. – 2020. – Т. 47 – С. 84–93.
20. Наумов И.А., Корнилова Л.Н., Глухих Д.О., Павлова А.С., Хабарова Е.В., Екимовский Г.А., Васин А.В. Состояние вестибулярной функции после повторных космических полетов // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2015. – Т. 49 – С. 33–40.
21. Пурахин Ю.Н., Какурин Л.И., Георгиевский В.С., Михайлов В.М. Регуляция вертикальной позы после полета на кораблях «Союз-6» – «Союз-8» и 120-суточной гипокинезии // Космическая биология и медицина. – 1972. – Т. 6 – С. 47–53.
22. Сеченов И.М. Элементы мысли // Питер, Санкт-Петербург – 2001. – С. 416
23. Сметанин Б.Н., Кожина Г.В., Попов А.К. Поддержание вертикальной позы человека в условиях виртуального зрительного окружения // Физиология человека. – 2009. – Т. 35 – С. 54–59.
24. Томиловская Е.С., Мошонкина Т.Р., Городничев Р.М., Шигуева Т.А., Закирова А.З., Пивоварова Е.А., Савохин А.А., Селионов В.А., Семенов Ю.С., Бревнов В.В., Китов В.В., Герасименко Ю.П., Козловская И.Б. Механическая стимуляция опорных зон стоп: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека // Физиология человека. – 2013. – Т. 39 – С. 34–41.
25. Томиловская Е.С., Рукавишников И.В., Амирова Л.Е., Шигуева Т.А., Савеко А.А. 21-суточная «сухая» иммерсия: особенности проведения и основные итоги // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2020. – Т. 54 – С. 5–14.
26. Шенкман Б.С., Григорьев А.И., Козловская И.Б. Гравитационные механизмы в тонической двигательной системе. Нейрофизиологические и мышечные аспекты, "Физиология человека" // Физиология человека. – 2017 – С. 104–117.

27. Adachi S., Yuki K., Awano-Tanabe S., Ono T., Murata H., Asaoka R., Tsubota K. Factors associated with the occurrence of a fall in subjects with primary open-angle glaucoma // *BMC Ophthalmology*. – 2017. – V. 17.
28. Afschrift M., Groote F. de, Verschueren S., Jonkers I. Increased sensory noise and not muscle weakness explains changes in non-stepping postural responses following stance perturbations in healthy elderly // *Gait & posture*. – 2018. – V. 59 – P. 122–127.
29. Afschrift M., Jonkers I., Schutter J. de, Groote F. de Mechanical effort predicts the selection of ankle over hip strategies in nonstepping postural responses // *Journal of neurophysiology*. – 2016. – V. 116 – P. 1937–1945.
30. Aggashyan R.V., Gurfinkel V.S., Mamasakhlisov G.V., Elner A.M. Changes in spectral and correlation characteristics of human stabilograms at muscle afferentation disturbance // *Agressologie*. – 1973. – V. 14 – P. 5–9.
31. Agostini V., Sbröllini A., Cavallini C., Busso A., Pignata G., Knaflitz M. The role of central vision in posture: Postural sway adaptations in Stargardt patients // *Gait & posture*. – 2016. – V. 43 – P. 233–238.
32. Alexandrov A.V., Frolov A.A., Massion J. Biomechanical analysis of movement strategies in human forward trunk bending. II. Experimental study // *Biological cybernetics*. – 2001. – V. 84 – P. 435–443.
33. Allum J.H., Honegger F., Pfaltz C.R. The role of stretch and vestibulo-spinal reflexes in the generation of human equilibrating reactions // *Progress in brain research*. – 1989. – V. 80 – P. 399–409; discussion 395–7.
34. Assländer L., Peterka R.J. Sensory reweighting dynamics in human postural control // *Journal of neurophysiology*. – 2014. – V. 111 – P. 1852–1864.
35. Barnes G.R. Physiology of visuo-vestibular interactions: discussion paper // *Journal of the Royal Society of Medicine*. – 1983. – V. 76 – P. 747–754.
36. Baroni G., Ferrigno G., Rabuffetti M., Pedotti A., Massion J. Long-term adaptation of postural control in microgravity // *Experimental brain research*. – 1999. – V. 128 – P. 410–416.
37. Baroni G., Pedrocchi A., Ferrigno G., Massion J., Pedotti A. Motor coordination in weightless conditions revealed by long-term microgravity adaptation // *Acta Astronautica*. – 2001a. – V. 49 – P. 199–213.
38. Baroni G., Pedrocchi A., Ferrigno G., Massion J., Pedotti A. Static and dynamic postural control in long-term microgravity: evidence of a dual adaptation // *Journal of applied physiology* (Bethesda, Md. : 1985). – 2001b. – V. 90 – P. 205–215.
39. Bawa P., Stein R.B. Frequency response of human soleus muscle // *Journal of neurophysiology*. – 1976. – V. 39 – P. 788–793.

40. Bermúdez Rey M.C., Clark T.K., Wang W., Leeder T., Bian Y., Merfeld D.M. Vestibular Perceptual Thresholds Increase above the Age of 40 // *Frontiers in neurology*. – 2016. – V. 7 – P. 162.
41. Bertolini G., Straumann D. Moving in a Moving World: A Review on Vestibular Motion Sickness // *Frontiers in neurology*. – 2016. – V. 7 – P. 14.
42. Black F.O., Nashner L.M. Postural Control in Four Classes of Vestibular Abnormalities // 1984a – P. 271–281.
43. Black F.O., Nashner L.M. Vestibulo-spinal control differs in patients with reduced versus distorted vestibular function // *Acta oto-laryngologica. Supplementum*. – 1984b. – V. 406 – P. 110–114.
44. Black F.O., Paloski W.H. Computerized dynamic posturography: What have we learned from space? // *Otolaryngology - Head and Neck Surgery*. – 1998. – V. 118 – P. S45-S51.
45. Black F.O., Paloski W.H., Doxey-Gasway D.D., Reschke M.F. Vestibular plasticity following orbital spaceflight: recovery from postflight postural instability // *Acta oto-laryngologica. Supplementum*. – 1995. – V. 520 Pt 2 – P. 450–454.
46. Blecher R., Heinemann-Yerushalmi L., Assaraf E., Konstantin N., Chapman J.R., Cope T.C., Bewick G.S., Banks R.W., Zelzer E. New functions for the proprioceptive system in skeletal biology // *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. – 2018. – V. 373.
47. Bronstein A.M. 2016 Multisensory integration in balance control //
48. Carpenter M.G., Frank J.S., Silcher C.P., Peysar G.W. The influence of postural threat on the control of upright stance // *Experimental brain research*. – 2001. – V. 138 – P. 210–218.
49. Carriot J., Mackrous I., Cullen K.E. Challenges to the Vestibular System in Space: How the Brain Responds and Adapts to Microgravity // *Frontiers in neural circuits*. – 2021. – V. 15 – P. 760313.
50. Carver S., Kiemel T., Jeka J.J. Modeling the dynamics of sensory reweighting // *Biological cybernetics*. – 2006. – V. 95 – P. 123–134.
51. Cherepakhin M.A., Purakhin Y.N., Petukhov B.N., Pervushin V.I. Human sensorimotor coordination following space flights // *Life sciences and space research*. – 1973. – V. 11 – P. 117–121.
52. Clark T.K., Newman M.C., Oman C.M., Merfeld D.M., Young L.R. Modeling human perception of orientation in altered gravity // *Frontiers in systems neuroscience*. – 2015. – V. 9 – P. 68.

53. Clément G., Deguine O., Parant M., Costes-Salon M.C., Vasseur-Clausen P., Pavy-LeTraon A. Effects of cosmonaut vestibular training on vestibular function prior to spaceflight // *European journal of applied physiology*. – 2001. – V. 85 – P. 539–545.
54. Clément G., Gurfinkel V.S., Lestienne F., Lipshits M.I., Popov K.E. Adaptation of postural control to weightlessness // *Experimental brain research*. – 1984. – V. 57 – P. 61–72.
55. Clément G., Reschke M., Wood S. Neurovestibular and sensorimotor studies in space and Earth benefits // *Current pharmaceutical biotechnology*. – 2005. – V. 6 – P. 267–283.
56. Clément G.R., Boyle R.D., George K.A., Nelson G.A., Reschke M.F., Williams T.J., Paloski W.H. Challenges to the central nervous system during human spaceflight missions to Mars // *Journal of neurophysiology*. – 2020. – V. 123 – P. 2037–2063.
57. Curthoys I.S. Concepts and Physiological Aspects of the Otolith Organ in Relation to Electrical Stimulation // *Audiology & neuro-otology*. – 2020. – V. 25 – P. 25–34.
58. Diener H.C., Dichgans J. On the role of vestibular, visual and somatosensory information for dynamic postural control in humans // *Progress in brain research*. – 1988. – V. 76 – P. 253–262.
59. Diener H.C., Dichgans J., Guschlbauer B., Mau H. The significance of proprioception on postural stabilization as assessed by ischemia // *Brain research*. – 1984. – V. 296 – P. 103–109.
60. Diener H.C., Horak F.B., Nashner L.M. Influence of stimulus parameters on human postural responses // *Journal of neurophysiology*. – 1988. – V. 59 – P. 1888–1905.
61. Dietz V., Horstmann G.A., Berger W. Significance of proprioceptive mechanisms in the regulation of stance // *Progress in brain research*. – 1989. – V. 80 – P. 419-23; discussion 395-7.
62. Dolbow J., Throckmorton Z. StatPearls // 2024.
63. Duncan P.W., Weiner D.K., Chandler J., Studenski S. Functional reach: a new clinical measure of balance // *Journal of gerontology*. – 1990. – V. 45 – P. M192-7.
64. Elnor A.M., Popov K.E., Gurfinkel V.S. Changes in stretch reflex system concerned with the control of postural activity of human muscle // *Agressologie*. – 1972. – V. 13 – P. 19–23.
65. Fregly A.R. 1974 Vestibular Ataxia and its Measurement in Man // Springer-Verlag, Berlin.
66. Fujita T., Nakamura S., Ohue M., Fujii Y., Miyauchi A., Takagi Y., Tsugeno H. Effect of age on body sway assessed by computerized posturography // *Journal of bone and mineral metabolism*. – 2005. – V. 23 – P. 152–156.
67. Glukhikh D.O., Naumov I.A., Schoenmaekers C., Kornilova L.N., Wuyts F.L. The Role of Different Afferent Systems in the Modulation of the Otolith-Ocular Reflex After Long-Term Space Flights // *Frontiers in physiology*. – 2022. – V. 13 – P. 743855.

68. Glukhikh D.O., Naumov I.A., Kornilova L.N., Telitsyn N.G., Tomilovskaya E.S. Eye tracking function, visual-manual tracking and vestibular function under the conditions of 21-day dry immersion // *Aerospace and Environmental Medicine*. – 2020. – V. 54 – P. 44–51.
69. Gurfinkel V.S., Lipshits M.I., Mori S., Popov K.E. The state of stretch reflex during quiet standing in man // *Progress in brain research*. – 1976. – V. 44 – P. 473–486.
70. Hagio S., Ishihara A., Terada M., Tanabe H., Kibushi B., Higashibata A., Yamada S., Furukawa S., Mukai C., Ishioka N., Kouzaki M. Muscle synergies of multidirectional postural control in astronauts on Earth after a long-term stay in space // *Journal of neurophysiology*. – 2022. – V. 127 – P. 1230–1239.
71. Hallgren E., Kornilova L., Fransen E., Glukhikh D., Moore S.T., Clément G., van Ombergen A., MacDougall H., Naumov I., Wuyts F.L. Decreased otolith-mediated vestibular response in 25 astronauts induced by long-duration spaceflight // *Journal of neurophysiology*. – 2016. – V. 115 – P. 3045–3051.
72. Henry M., Baudry S. Age-related changes in leg proprioception: implications for postural control // *Journal of neurophysiology*. – 2019. – V. 122 – P. 525–538.
73. Homick J.L., Reschke M.F. Postural equilibrium following exposure to weightless space flight // *Acta oto-laryngologica*. – 1977. – V. 83 – P. 45 5-64.
74. Horak F.B., Diener H.C., Nashner L.M. Influence of central set on human postural responses // *Journal of neurophysiology*. – 1989. – V. 62 – P. 841–853.
75. Horak F.B., Nashner L.M. Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations // *Journal of neurophysiology*. – 1986. – V. 55 – P. 1369–1381.
76. Horak F.B., Nashner L.M., Diener H.C. Postural strategies associated with somatosensory and vestibular loss // *Experimental brain research*. – 1990. – V. 82 – P. 167–177.
77. Houk J.C. Regulation of stiffness by skeletomotor reflexes // *Annual review of physiology*. – 1979. – V. 41 – P. 99–114.
78. Hsu W.-L., Chou L.-S., Woollacott M. Age-related changes in joint coordination during balance recovery // *Age (Dordrecht, Netherlands)*. – 2013. – V. 35 – P. 1299–1309.
79. Jain V., Wood S.J., Feiveson A.H., Black F.O., Paloski W.H. Diagnostic accuracy of dynamic posturography testing after short-duration spaceflight // *Aviat Space Environ Med*. – 2010. – V. 81 – P. 625–631.
80. Jones G.M., Watt D.G. Observations on the control of stepping and hopping movements in man // *The Journal of physiology*. – 1971. – V. 219 – P. 709–727.

81. Kaminishi K., Chiba R., Takakusaki K., Ota J. Investigation of the effect of tonus on the change in postural control strategy using musculoskeletal simulation // *Gait & posture*. – 2020. – V. 76 – P. 298–304.
82. Kaminishi K., Chiba R., Takakusaki K., Ota J. Increase in muscle tone promotes the use of ankle strategies during perturbed stance // *Gait & posture*. – 2021. – V. 90 – P. 67–72.
83. Kawano F., Ishihara A., Stevens J.L., Wang X.D., Ohshima S., Horisaka M., Maeda Y., Nonaka I., Ohira Y. Tension- and afferent input-associated responses of neuromuscular system of rats to hindlimb unloading and/or tenotomy // *American journal of physiology. Regulatory, integrative and comparative physiology*. – 2004. – V. 287 – P. R76-86.
84. Keshner E.A., Kenyon R.V. Postural and spatial orientation driven by virtual reality // *Studies in health technology and informatics*. – 2009. – V. 145 – P. 209–228.
85. Khasnis A., Gokula R.M. Romberg's test // *Journal of postgraduate medicine*. – 2003. – V. 49 – P. 169–172.
86. Kim K.-M., Kim J.-S., Grooms D.R. Stroboscopic Vision to Induce Sensory Reweighting During Postural Control // *Journal of sport rehabilitation*. – 2017. – V. 26.
87. Kingma H., Janssen M. Biophysics of the Vestibular System – P. 1–14.
88. Koozekanani S.H., Stockwell C.W., McGhee R.B., Firoozmand F. On the role of dynamic models in quantitative posturography // *IEEE transactions on bio-medical engineering*. – 1980. – V. 27 – P. 605–609.
89. Kornilova L.N. The role of gravitation-dependent systems in visual tracking // *Neuroscience and behavioral physiology*. – 2004. – V. 34 – P. 773–781.
90. Kozlovskaya I., Dmitrieva I., Grigorieva L., Kirenskaya A., Kreidich Y. Gravitational Mechanisms in the Motor System. Studies in Real and Simulated Weightlessness // *Stance and Motion* N.Y. – 1988 – P. 37–48.
91. Kozlovskaya I.B., Barmin V.A., Stepanov V.I., Kharitonov N.M. Results of studies of motor functions in long-term space flights // *The Physiologist*. – 1990. – V. 33 – P. S1-3.
92. Kozlovskaya I.B., Sayenko I.V., Miller T.F., Khusnutdinova D.R., Melnik K.A., Popov D.V., Vinogradova O.L., Yarmanova E.N., Tomilovskaya E.S. Erratum to: New approaches to countermeasures of the negative effects of micro-gravity in long-term space flights // *Acta Astronautica*. – 2007a. – V. 60 – P. 783–789.
93. Kozlovskaya I.B., Sayenko I.V., Sayenko D.G., Miller T.F., Khusnutdinova D.R., Melnik K.A. Role of support afferentation in control of the tonic muscle activity // *Acta Astronautica*. – 2007b. – V. 60 – P. 285–294.

94. Kozlovskaya I.B., Sayenko I.V., Vinogradova O.L., Miller T.F., Khusnutdinova D.R., Melnik K.A., Yarmanova E.N. New approaches to countermeasures of the negative effects of microgravity in long-term space flights // *Acta Astronautica*. – 2006. – V. 59 – P. 13–19.
95. Kozlovskaya I.B., Yarmanova E.N., Yegorov A.D., Stepantsov V.I., Fomina E.V., Tomilovskaya E.S. Russian Countermeasure Systems for Adverse Effects of Microgravity on Long-Duration ISS Flights // *Aerospace medicine and human performance*. – 2015. – V. 86 – P. A24-A31.
96. Lacour M., Barthelemy J., Borel L., Magnan J., Xerri C., Chays A., Ouaknine M. Sensory strategies in human postural control before and after unilateral vestibular neurectomy // *Experimental brain research*. – 1997. – V. 115 – P. 300–310.
97. Latash M.L., Levin M.F., Scholz J.P., Schöner G. Motor control theories and their applications // *Medicina (Kaunas, Lithuania)*. – 2010. – V. 46 – P. 382–392.
98. Lee D.N., Lishman J.R. Vision - the most efficient source of proprioceptive information for balance control // *Aggressologie*. – 1977. – V. 18 – P. 83–94.
99. Lestienne F., Soechting J., Berthoz A. Postural readjustments induced by linear motion of visual scenes // *Experimental brain research*. – 1977. – V. 28 – P. 363–384.
100. Levine D.N. Sherrington's "The Integrative action of the nervous system": a centennial appraisal // *Journal of the neurological sciences*. – 2007. – V. 253 – P. 1–6.
101. Margaria P., Gualterotti T. Body susceptibility to high accelerations and to zero-gravity conditions // *Adv. Aeronaut. Sci.* – 1962 – P. 1081–1103.
102. Massion J., Fabre J.S., Mouchnino L., Obadia A. Body orientation and regulation of the center of gravity during movement under water // *Journal of vestibular research : equilibrium & orientation*. – 1995. – V. 5 – P. 211.
103. Matsnev E.I., Yakovleva I.Y., Tarasov I.K., Alekseev V.N., Kornilova L.N., Mateev A.D., Gorgiladze G.I. Space motion sickness: phenomenology, countermeasures, and mechanisms // *Aviation, space, and environmental medicine*. – 1983. – V. 54 – P. 312–317.
104. Matsuo T., Yabuki A., Hasebe K., Shira Y.H., Imai S., Ohtsuki H. Postural stability changes during the prism adaptation test in patients with intermittent and constant exotropia // *Investigative ophthalmology & visual science*. – 2010. – V. 51 – P. 6341–6347.
105. McCollum G., Horak F.B., Nashner L.M. 1984 Parsimony in Neural Calculations for Postural Movements // Springer -Verlag, Berlin.
106. McCollum G., Leen T.K. Form and exploration of mechanical stability limits in erect stance // *Journal of motor behavior*. – 1989. – V. 21 – P. 225–244.
107. Merfeld D.M., Zupan L., Peterka R.J. Humans use internal models to estimate gravity and linear acceleration // *Nature*. – 1999. – V. 398 – P. 615–618.

108. Miller C.A., Kofman I.S., Brady R.R., May-Phillips T.R., Batson C.D., Lawrence E.L., Taylor L.C., Peters B.T., Mulavara A.P., Feiveson A.H., Reschke M.F., Bloomberg J.J. Functional Task and Balance Performance in Bed Rest Subjects and Astronauts // *Aerospace medicine and human performance*. – 2018. – V. 89 – P. 805–815.
109. Moore S.T., Clément G., Raphan T., Cohen B. Ocular counterrolling induced by centrifugation during orbital space flight // *Experimental brain research*. – 2001. – V. 137 – P. 323–335.
110. Moore S.T., Diedrich A., Biaggioni I., Kaufmann H., Raphan T., Cohen B. Artificial gravity: a possible countermeasure for post-flight orthostatic intolerance // *Acta Astronautica*. – 2005. – V. 56 – P. 867–876.
111. Mulder E., Linnarsson D., Paloski W.H., Rittweger J., Wuyts F.L., Zange J., Clément G. Effects of five days of bed rest with and without exercise countermeasure on postural stability and gait // *J Musculoskelet Neuronal Interact*. – 2014. – V. 14 – P. 359–366.
112. Nashner L., Berthoz A. Visual contribution to rapid motor responses during postural control // *Brain research*. – 1978. – V. 150 – P. 403–407.
113. Nashner L.M. 1970 sensory feedback in human posture control //.
114. Nashner L.M. Adapting reflexes controlling the human posture // *Experimental brain research*. – 1976. – V. 26 – P. 59–72.
115. Nashner L.M. Fixed patterns of rapid postural responses among leg muscles during stance // *Experimental brain research*. – 1977. – V. 30 – P. 13–24.
116. Nashner L.M., Black F.O., Wall C. Adaptation to altered support and visual conditions during stance: patients with vestibular deficits // *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*. – 1982. – V. 2 – P. 536–544.
117. Nashner L.M., Cordo P.J. Relation of automatic postural responses and reaction-time voluntary movements of human leg muscles // *Experimental brain research*. – 1981. – V. 43 – P. 395–405.
118. Nashner L.M., McCollum G. The organization of human postural movements: A formal basis and experimental synthesis // *Behavioral and Brain Sciences*. – 1985. – V. 8 – P. 135–150.
119. Nashner L.M., Shupert C.L., Horak F.B., Black F.O. Organization of posture controls: an analysis of sensory and mechanical constraints // *Progress in brain research*. – 1989. – V. 80 – P. 411-8; discussion 395-7.
120. Nashner L.M., Woollacott M., Tuma G. Organization of rapid responses to postural and locomotor-like perturbations of standing man // *Experimental brain research*. – 1979a. – V. 36 – P. 463–476.

121. Nashner L.M., Woollacott M., Tuma G. Organization of rapid responses to postural and locomotor-like perturbations of standing man // *Experimental brain research*. – 1979b. – V. 36 – P. 463–476.
122. Oman C.M. Motion sickness: a synthesis and evaluation of the sensory conflict theory // *Canadian journal of physiology and pharmacology*. – 1990. – V. 68 – P. 294–303.
123. Osler C.J., Tersteeg M.C.A., Reynolds R.F., Loram I.D. Postural threat differentially affects the feedforward and feedback components of the vestibular-evoked balance response // *The European journal of neuroscience*. – 2013. – V. 38 – P. 3239–3247.
124. Paillard T., Noé F. Techniques and Methods for Testing the Postural Function in Healthy and Pathological Subjects // *BioMed research international*. – 2015. – V. 2015 – P. 891390.
125. Paloski W.H., Reschke M.F., Black F.O., Doxey D.D., Harm D.L. Recovery of postural equilibrium control following spaceflight // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 1992. – V. 656 – P. 747–754.
126. Paloski W.H., Reschke M.F., Feiveson A.H. Bed Rest and Intermittent Centrifugation Effects on Human Balance and Neuromotor Reflexes // *Aerospace medicine and human performance*. – 2017. – V. 88 – P. 812–818.
127. Paolucci T., Iosa M., Morone G., Fratte M.D., Paolucci S., Saraceni V.M., Villani C. Romberg ratio coefficient in quiet stance and postural control in Parkinson's disease // *Neurological sciences : official journal of the Italian Neurological Society and of the Italian Society of Clinical Neurophysiology*. – 2018. – V. 39 – P. 1355–1360.
128. Parker D.E., Reschke M.F., Arrott A.P., Homick J.L., Lichtenberg B.K. Otolith tilt-translation reinterpretation following prolonged weightlessness: implications for preflight training // *Aviation, space, and environmental medicine*. – 1985. – V. 56 – P. 601–606.
129. Paulus W.M., Straube A., Brandt T.H. Visual stabilization of posture. Physiological stimulus characteristics and clinical aspects // *Brain: a journal of neurology*. – 1984. – V. 107 (Pt 4) – P. 1143–1163.
130. Paulus W.M., Straube A., Brandt T.H. Visual postural performance after loss of somatosensory and vestibular function // *Journal of neurology, neurosurgery, and psychiatry*. – 1987. – V. 50 – P. 1542–1545.
131. Peterka R.J. 2002 Sensorimotor integration in human postural control //.
132. Prieto T.E., Myklebust J.B., Hoffmann R.G., Lovett E.G., Myklebust B.M. Measures of postural steadiness: differences between healthy young and elderly adults // *IEEE transactions on bio-medical engineering*. – 1996. – V. 43 – P. 956–966.

133. Reschke M.F., Bloomberg J.J., Harm D.L., Huebner W.P., Kravnek J.M., Paloski W.H., Berthoz A. 1999 Visual-vestibular integration as a function of adaptation to space flight and return to Earth // NTRS - NASA Technical Reports Server.
134. Reschke M.F., Bloomberg J.J., Harm D.L., Paloski W.H., Layne C., McDonald V. Posture, locomotion, spatial orientation, and motion sickness as a function of space flight // Brain research. Brain research reviews. – 1998. – V. 28 – P. 102–117.
135. Reschke M.F., Bloomberg J.J., Paloski W.H., Mulavara A.P., Feiveson A.H., Harm D.L. Postural reflexes, balance control, and functional mobility with long-duration head-down bed rest // Aviation, space, and environmental medicine. – 2009. – V. 80 – P. A45-54.
136. Roll J.P., Popov K., Gurfinkel V., Lipshits M., André-Deshays C., Gilhodes J.C., Quoniam C. Sensorimotor and perceptual function of muscle proprioception in microgravity // Journal of vestibular research : equilibrium & orientation. – 1993. – V. 3 – P. 259–273.
137. Roll R., Gilhodes J.C., Roll J.P., Popov K., Charade O., Gurfinkel V. Proprioceptive information processing in weightlessness // Experimental brain research. – 1998. – V. 122 – P. 393–402.
138. Rubega M., Formaggio E., Di Marco R., Bertuccelli M., Tortora S., Menegatti E., Cattelan M., Bonato P., Masiero S., Del Felice A. Cortical correlates in upright dynamic and static balance in the elderly // Scientific reports. – 2021. – V. 11 – P. 14132.
139. Sánchez-González M.C., Gutiérrez-Sánchez E., Elena P.-P., Ruiz-Molinero C., Pérez-Cabezas V., Jiménez-Rejano J.-J., Rebollo-Salas M. Visual Binocular Disorders and Their Relationship with Baropodometric Parameters: A Cross-Association Study // BioMed research international. – 2020. – V. 2020 – P. 1–9.
140. Sasaki O., Usami S.-i., Gagey P.-M., Martinerie J., van Quyen M., Arranz P. Role of visual input in nonlinear postural control system // Experimental brain research. – 2002. – V. 147 – P. 1–7.
141. Sayenko D.G., Miller T.F., Melnik K.A., Natreba A.I., Khusnutdinova D.R., Kitov V.V., Tomilovskaya E.S., Reschke M.F., Gerasimenko Y.P., Kozlovskaya I.B. Acute effects of Dry Immersion on kinematic characteristics of postural corrective responses // Acta Astronautica. – 2016. – V. 121 – P. 110–115.
142. Schoenmaekers C., Laet C. de, Kornilova L., Glukhikh D., Moore S., MacDougall H., Naumov I., Fransen E., Wille L., Jillings S., Wuyts F.L. Ocular counter-roll is less affected in experienced versus novice space crew after long-duration spaceflight // NPJ microgravity. – 2022. – V. 8 – P. 27.
143. Sherrington C.S. 1920 The integrative action of the nervous system // New Haven Yale University Press.

144. Shulzhenko E.B., Vill-Villiams I.F. Imitation Detraining Organism by Dry Immersion // XI reading K.E. Tsiolkovsky. – 1975.
145. Shulzhenko E.B., Vil-Vilyams I.F., Grigoryev A.I., Gogolev K.I., Khudyakova M.A. Prevention of human deconditioning during prolonged immersion in water // Life sciences and space research. – 1977. – V. 15 – P. 219–224.
146. Souza N.S. de, Martins A.C.G., Alexandre D.J.A., Orsini M., Bastos V.H.d.V., Leite M.A.A., Teixeira S., Velasques B., Ribeiro P., Bittencourt J., Da Matta A.P.C., Filho P.M. The Influence of Fear of Falling on Orthostatic Postural Control: A Systematic Review // Neurology international. – 2015. – V. 7 – P. 6057.
147. Speers R.A., Paloski W.H., Kuo A.D. Multivariate changes in coordination of postural control following spaceflight // J Biomech. – 1998. – V. 31 – P. 883–889.
148. Stoffregen T.A. Flow structure versus retinal location in the optical control of stance // Journal of experimental psychology. Human perception and performance. – 1985. – V. 11 – P. 554–565.
149. Stokkermans M., Solis-Escalante T., Cohen M.X., Weerdesteyn V. Midfrontal theta dynamics index the monitoring of postural stability // Cerebral cortex (New York, N.Y. : 1991). – 2023. – V. 33 – P. 3454–3466.
150. Streepey J.W., Kenyon R.V., Keshner E.A. Field of view and base of support width influence postural responses to visual stimuli during quiet stance // Gait & posture. – 2007. – V. 25 – P. 49–55.
151. Takakusaki K. Functional Neuroanatomy for Posture and Gait Control // Journal of movement disorders. – 2017. – V. 10 – P. 1–17.
152. Tatu L., Bogousslavsky J. Tabes dorsalis in the 19th century. The golden age of progressive locomotor ataxia // Revue neurologique. – 2021. – V. 177 – P. 376–384.
153. Terekhov Y. Stabilometry as a diagnostic tool in clinical medicine // Canadian Medical Association journal. – 1976. – V. 115 – P. 631–633.
154. Tjernström F., Björklund M., Malmström E.-M. Romberg ratio in quiet stance posturography--Test to retest reliability // Gait & posture. – 2015. – V. 42 – P. 27–31.
155. Tomilovskaya E.S., Shigueva T.A., Sayenko D.S., Rukavishnikov I.V., Kozlovskaya I.B. Dry Immersion as a Ground-Based Model of Microgravity Physiological Effects // Frontiers in physiology. – 2019. – V. 10 – P. 284.
156. Trappe S., Costill D., Gallagher P., Creer A., Peters J.R., Evans H., Riley D.A., Fitts R.H. Exercise in space: human skeletal muscle after 6 months aboard the International Space Station // Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985). – 2009. – V. 106 – P. 1159–1168.

157. Treffel L., Dmitrieva L., Gauquelin-Koch G., Custaud M.-A., Blanc S., Gharib C., Millet C. Craniomandibular System and Postural Balance after 3-Day Dry Immersion // *PloS one*. – 2016. – V. 11 – P. e0150052.
158. Tsutsumi T., Murakami M., Kawaishi J., Chida W., Fukuoka Y., Watanabe K. Postural stability during visual stimulation and the contribution from the vestibular apparatus // *Acta oto-laryngologica*. – 2010. – V. 130 – P. 464–471.
159. Versteeg C.S., Ting L.H., Allen J.L. Hip and ankle responses for reactive balance emerge from varying priorities to reduce effort and kinematic excursion: A simulation study // *J Biomech*. – 2016. – V. 49 – P. 3230–3237.
160. Viguier M., Dupui P., Montoya R. Posture analysis on young women before and after 60 days of -6 degrees head down bed rest (Wise 2005) // *Gait & posture*. – 2009. – V. 29 – P. 188–193.
161. Wang L., Mruczek R.E.B., Arcaro M.J., Kastner S. Probabilistic Maps of Visual Topography in Human Cortex // *Cerebral cortex* (New York, N.Y. : 1991). – 2015. – V. 25 – P. 3911–3931.
162. Warren W.H., Kurtz K.J. The role of central and peripheral vision in perceiving the direction of self-motion // *Perception & psychophysics*. – 1992. – V. 51 – P. 443–454.
163. Wood S.J., Paloski W.H., Clark J.B. Assessing Sensorimotor Function Following ISS with Computerized Dynamic Posturography // *Aerosp Med Hum Perform*. – 2015. – V. 86 – P. A45-A53.
164. Young L.R., Oman C.M., Watt D.G., Money K.E., Lichtenberg B.K. Spatial orientation in weightlessness and readaptation to earth's gravity // *Science* (New York, N.Y.). – 1984. – V. 225 – P. 205–208.