

УДК 612.821

ПОДДЕРЖАНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПОЗЫ НА ТВЕРДОЙ И ПОДАТЛИВОЙ ОПОРАХ ПРИ РАЗНЫХ РАЗМЕРАХ ОБЪЕКТА, ОБЕСПЕЧИВАЮЩЕГО ЗРИТЕЛЬНУЮ ОБРАТНУЮ СВЯЗЬ

© 2022 г. Г. В. Кожина¹, Ю. С. Левик¹, А. К. Попов¹, Б. Н. Сметанин¹, *

¹ФГБУН Институт проблем передачи информации
имени А.А. Харкевича РАН, Москва, Россия

*E-mail: boris_smetanin@hotmail.com

Поступила в редакцию 05.03.2021 г.

После доработки 18.04.2021 г.

Принята к публикации 30.04.2021 г.

Ранее было показано, что величина видимого объекта (шар), обеспечивающего зрительную обратную связь, существенно влияла на поддержание вертикальной позы при стоянии на твердой опоре. Так, увеличение размера неподвижного шара приводило к уменьшению колебаний тела, а такое же увеличение размера подвижного шара, наоборот, усиливало колебания. При этом частота колебаний центра тяжести тела (ЦТ) при неподвижном шаре имела тенденцию к росту с увеличением размера шара, а при подвижном к уменьшению. Авторы данной статьи попытались выяснить, изменится ли относительный вклад амплитудных и частотных компонентов колебаний тела в поддержание вертикальной позы на податливой опоре. Испытуемые стояли в стерео очках перед экраном, на который проецировалось трехмерное изображение шара, окрашенного в темно-серый цвет. Использовали три размера шара, покрывавших поля зрения в 4.5, 18 и 36 град. Оценивали амплитудно-частотные характеристики двух элементарных переменных: траектории проекции ЦТ тела на опору и разности между траекториями центра давления (ЦД) и ЦТ (переменная ЦД-ЦТ). В контроле шар был неподвижен, а в тестовых условиях смещения шара были синфазно или противофазно связаны с колебаниями ЦТ. Амплитуда колебаний шара в 2 раза превышала амплитуду колебаний ЦТ. На податливой опоре наблюдалась более значительная (примерно в 1.5 раза при неподвижном объекте и в 2 раза при подвижном) дестабилизация вертикальной позы с увеличением амплитуды колебаний ЦТ и ЦД-ЦТ. Так же, как и при стоянии на твердой опоре, увеличение размеров неподвижного шара приводило к уменьшению амплитуды колебаний тела, а увеличение размеров подвижного шара к ее увеличению. На податливой опоре частота колебаний ЦТ при неподвижном зрительном окружении с увеличением размера шара уменьшалась, а не увеличивалась. При подвижном шаре и податливой опоре она практически не изменялась, а при твердой опоре — уменьшалась. С другой стороны, на податливой опоре частота колебаний переменной ЦД-ЦТ при неподвижном окружении отчетливо увеличивалась с увеличением шара, а при подвижном окружении — уменьшалась, а на твердой опоре изменения этой переменной были слабо выражены. Таким образом, зависимость амплитудных и частотных характеристик колебаний тела при стоянии от зрительных условий на твердой и податливой опоре была различной. Можно предположить, что эти различия связаны с изменением относительных вкладов зрительных и проприоцептивных источников информации в поддержание равновесия на податливой опоре.

Ключевые слова: вертикальная поза, зрительная дестабилизация, виртуальная зрительная среда, сенсомоторный конфликт, стабильнография, податливая опора.

DOI: 10.31857/S0131164622010064

При поддержании вертикальной позы нервная система здорового человека интегрирует информацию, поступающую сразу от нескольких сенсорных источников: от глаз, вестибулярных органов, мышц и суставов. Исследование взаимодействия этих сенсорных входов при стоянии было начато давно [1–5]. На базе этих работ и других более поздних исследований [6–10] сформировалось представление о том, что соотношение вкла-

дов зрительной, вестибулярной и соматосенсорной информации при построении позных корrekций может меняться в ответ на изменение условий внешнего окружения или состояния нервной системы. Показано, например, что переход от света к темноте или изменение свойств опоры (переход с неподвижной на движущуюся дорожку), сопровождается сенсорной переоценкой, посредством которой нервная система регу-

лирует относительный вклад от различных сенсорных источников, используемых при контроле вертикальной позы. Это в итоге приводит к выстраиванию мышечных команд на основе новой, более точной, сенсорной информации [2, 10, 11].

В части работ при исследовании относительного вклада различных сенсорных источников в контроль вертикальной позы использовали приемы исключения или ослабления какого-либо сенсорного источника, например, путем закрывания глаз [12–14] или изменения свойств опорной поверхности [14]. Исследования также проводили в ситуациях, при которых можно было предполагать наличие адаптации к неврологическому дефициту, например, такому как частичная или полная потеря вестибулярной функции [7, 15, 16].

Усилия ряда других исследователей были сосредоточены на свойствах моторных реакций, возникающих, в частности, при нарушениях того или иного сенсорного входа у здоровых людей. Показано, например, что при постепенном увеличении силы сенсорного возмущения амплитуда колебаний тела может не соответствовать степени этого увеличения, что указывает на изменение коэффициента связи между величиной возмущений и амплитудой колебаний [5, 6]. Чтобы сфокусироваться на переходных моментах сенсорной переоценки, в ряде работ динамика вкладов от отдельных сенсорных источников исследовалась с помощью изменения относительной силы различных влияний, одновременно возмущающих вертикальную позу [7, 17, 18]. В частности, в работе [7] одновременно использовали сочетание двух стимулов: вращения опорной поверхности и вращения виртуальной визуальной сцены. Было показано, что изменение амплитуды движения платформы вызывало сопоставимые изменения величины ответов как на поворот платформы, так и на вращение зрительной сцены, тогда как изменение амплитуды вращения зрительной сцены изменяло двигательные реакции на это вращение, но существенно не влияло на ответы от поворотов платформы. Это свидетельствует о том, что схема интеграции соматосенсорных и зрительных сигналов может быть асимметричной.

Ранее было показано [19], что величина виртуального видимого объекта (шара), обеспечивающего зрительную обратную связь, существенно влияет на поддержание вертикальной позы при стоянии на обычной твердой опоре. Так, увеличение размера неподвижного шара приводило к уменьшению колебаний тела, а такое же увеличение подвижного шара (движение которого было связано с колебаниями тела) вызывало, наоборот, усиление этих колебаний. При этом частота колебаний центра тяжести тела (ЦТ) при неподвиж-

ном шаре имела тенденцию к росту с увеличением размера шара, а при подвижном к уменьшению.

В настоящем исследовании, используя ту же модель эксперимента с изменением величины видимого объекта, авторы попытались выяснить, как ведут себя амплитудные и частотные показатели колебаний тела в разных условиях виртуального зрительного окружения при переходе от стояния на твердой опоре к стоянию на податливой опоре.

МЕТОДИКА

В исследовании принимали участие 17 здоровых испытуемых — девять мужчин (средний возраст 64.3 ± 7.6 года) и восемь женщин (67.0 ± 4.8 года). Участвовавшие в экспериментальном исследовании испытуемые были практически здоровы и, согласно данным опроса, ранее не переносили неврологических заболеваний и заболеваний вестибулярной и мышечной систем. В процессе проведения исследования испытуемые стояли в удобной обуви на квадратной платформе стабильнографа (Стабилан-01-2 — ЗАО ОКБ “РИТМ”, Россия). С помощью последнего регистрировали изменения положения центра давления стоп (ЦД) на опору. Стопы испытуемых находились в удобном положении, при этом пятки были расставлены на расстояние 6–10, а носки — на 18–22 см.

При поддержании вертикальной позы испытуемые смотрели на экран (высота 1.5 м и ширина 2 м), изготовленный из ткани, которая в минимальной степени деполяризует падающий на нее свет (*silverscreen*). На экране с помощью, так называемого, пассивного способа [20] формировали трехмерное стереоизображение шара. Для этого на экран с двух проекторов (*Sharp XR-10X*, Япония), снабженных поляризационными фильтрами, ориентированными ортогонально относительно друг друга, одновременно проецировали два изображения одного и того же шара. Испытуемые и проекторы находились по одну сторону от экрана. На испытуемых надевали очки с поляризационными фильтрами (*3DS-GS* (Панорама), “*Stel — Computer Systems Ltd.*”, Россия; частота чередований 120 Гц), ориентированными параллельно соответствующим фильтрам проекторов, что обеспечивало трехмерное восприятие виртуальной зрительной среды. Поле зрения испытуемых было ограничено очками, составляя примерно 60° по вертикали и 80° по горизонтали, и не выходило за пределы экрана. Испытуемые стояли в затемненной комнате и видели только виртуальное трехмерное изображение шара, окрашенного в темно-серый цвет.

Использовали три размера шара с диаметрами 8.75, 35 и 70 см. Шары с этими размерами покрыв-

вали поля зрения в 4.5, 18 и 36 град, соответственно. В контроле видимый шар был неподвижен (неподвижное зрительное окружение, НЗО), а в тестовых условиях непрерывно смещался, поскольку был связан синфазно или противофазно (ПФ и СФ) с колебаниями центра тяжести тела (ЦТ) в переднезаднем и боковом направлениях. Амплитуда колебаний шара в 2 раза превышала амплитуду колебаний ЦТ.

В ходе проведения экспериментального исследования испытуемые сначала поддерживали спокойную вертикальную позу, стоя на обычной твердой поверхности опоры (ТО) стабิโลграфа, а затем на податливой опоре (ПО). Податливую опору создавали с помощью квадратной пластины поролона толщиной 10 см, который помещали на платформу стабิโลграфа и накрывали сверху пластиной фанеры толщиной 10 мм; размеры пластин были идентичны размеру платформы. Податливость поролона составляла около 3 см при давлении 0.5 Н/см².

Во время эксперимента испытуемые выполняли 72 пробы: 36 проб на твердой опоре и 36 проб на податливой опоре. Длительность каждой пробы составляла 40 с. Во время проб испытуемые смотрели на шар и старались спокойно стоять на стабิโลграфе. И при стоянии на твердой опоре, и при стоянии на податливой опоре все пробы разбивали на 3 блока, каждый из которых включал в себя четыре контрольные пробы с неподвижным шаром и восемь проб, в которых движение шара было привязано противофазно либо синфазно к колебаниям ЦТ тела. Пробы производились с интервалом в 30–40 с. В каждом блоке проб шар имел один и тот же размер. После каждого блока испытуемый отдыхал, сидя в течение 4–5 мин. Блоки проб с шарами разной величины чередовали в случайном порядке. Оценивали амплитудно-частотные характеристики двух элементарных переменных, вычислявшихся из траекторий центра давления стоп (ЦД) в переднезаднем и боковом направлениях: траектории проекции ЦТ тела на опору (переменная ЦТ) и разности между траекториями ЦД и ЦТ (переменная ЦД–ЦТ).

Анализ колебаний тела. Траекторию центра давления стоп (ЦД), полученную с помощью датчиков давления стабิโลграфа, конвертировали из аналоговой в цифровую форму с частотой оцифровки в 50 Гц и затем регистрировали на персональном компьютере. При последующем анализе ее раскладывали как сумму двух функций времени вдоль каждой (боковой и переднезадней) из осей. Оценку поддержания вертикальной позы производили, анализируя изменения амплитудно-частотных характеристик двух элементарных переменных, вычисляемых из перемещений ЦД на опоре. Одной из них была траектория вертикальной проекции центра тяжести (пере-

менная ЦТ), а второй разность между траекториями ЦД и ЦТ (переменная ЦД–ЦТ). Для их вычисления мы использовали подход, предложенный в работе [20] и подробно описанный и использованный в целом ряде работ [21–23]. В связи с этим далее будут приведены только основные его положения.

Метод вычисления указанных элементарных переменных базируется на том, что имеется четкая зависимость изменений амплитуды колебаний ЦТ и ЦДС от частоты колебаний. В частности, показано [21, 24], что отношение амплитуд этих переменных (ЦТ/ЦД) наибольшее, приближающееся к 1.0, при минимальных частотах колебаний (близких к 0.0 Гц) и наименьшее, приближающееся к 0.0, при максимальных частотах (больше 3 Гц). Из этого можно заключить, что относительно высокочастотные колебания ЦДС не влияют на величину колебаний ЦТ. Действительно, в цитируемых работах экспериментально было показано, что фактически колебания ЦД с частотами больше 0.5 Гц практически не отражаются на величине колебаний ЦТ. Исходя из такого понимания, для получения элементарных переменных мы использовали метод фильтрации низких частот, выражающий отношение амплитуды колебаний ЦТ и ЦД и отражающий связь частоты колебаний ЦД с перемещениями тела [21, 24]. В дальнейшем в ходе анализа результатов тестирования перемещения ЦТ рассматривали как контролируемую переменную, а разность ЦД–ЦТ – как переменную, связанную с ускорением тела и отражающую изменения результирующей мышечной жесткости в голеностопных суставах [19, 22, 23, 25].

Программа частотной фильтрации колебаний ЦД с целью выделения из нее переменных ЦТ и ЦД–ЦТ и последующего вычисления на их основе *MF* и *RMS* спектров колебаний была написана в среде *Matlab*.

Оценку влияния разных размеров шара в контрольных и тестовых условиях на поддержание вертикальной позы производили, анализируя изменения медианной частоты (*MF*) и среднеквадратического значения (*RMS*) амплитудных спектров исследуемых переменных в диапазонах 0–0.5 Гц для переменной ЦТ и 0–3.0 Гц для переменной ЦД–ЦТ. С этой целью сравнивали средние величины *MF* и *RMS* спектров, полученные при разных размерах шара в контрольных и тестовых пробах.

Статистическая обработка. Влияние факторов: “условия зрительного контроля” (НЗО, ПФ и СФ), “условия опорной поверхности” (ТО, ПО) и “размер наблюдаемого шара” на поздние реакции выявляли с помощью дисперсионного анализа (*ANOVA*). В ходе исследования влияния размера шара (8.75, 35 и 70 см) определяли также при

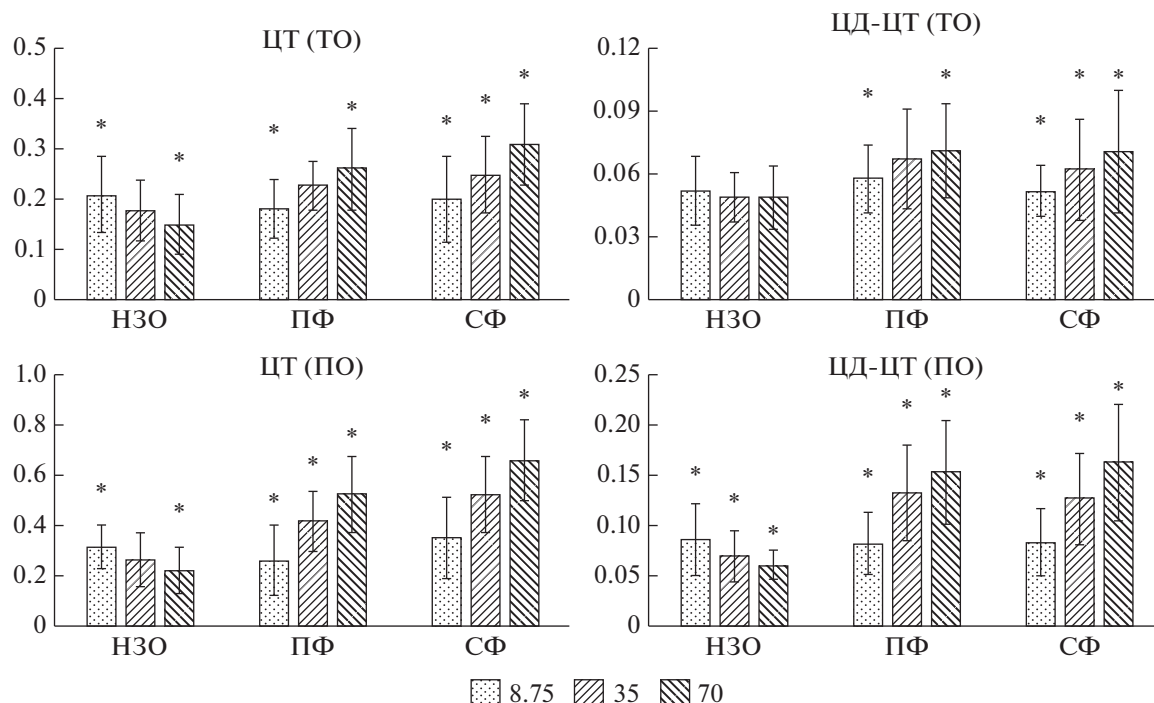


Рис. 1. *RMS* (мм) спектров переменных ЦТ и ЦД-ЦТ и их стандартные ошибки при контрольных пробах (неподвижное зрительное окружение, НЗО) и при тестовых пробах во время противофазной (ПФ) и синфазной связей (СФ) положения шара с колебаниями тела.

По оси абсцисс — размеры шара на экране в сантиметрах. ТО — твердая опора, ПО — податливая опора. Звездочками отмечены достоверные отличия в зависимости от размеров шара.

необходимости достоверность различий *RMS* и *MF* спектров обеих переменных при сравнении данных, полученных в контрольных (НЗО) и тестовых условиях (ПФ и СФ) в зависимости от размера шара, с применением “парного двухвыборочного *t*-теста для средних”.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ RMS и MF спектров колебаний исследуемых переменных, вычисленных из колебаний ЦД в переднезаднем направлении при стоянии на ТО и ПО. На рис. 1 представлены усредненные по всем испытуемым значения *RMS* амплитудных спектров для переменных ЦТ и ЦД-ЦТ, вычисленные по результатам анализа поддержания вертикальной позы на твердой и податливой опорах в условиях, когда видимое трехмерное изображение шара было неподвижным и когда оно смещалось из-за присутствия противофазной или синфазной связи между положением шара и колебаниями тела. Из рис. 1 видно, что значения *RMS* спектров исследуемых переменных в условиях ТО были меньше, чем в условиях ПО. Дисперсионный анализ выявил глобальное влияние фактора “условия опорной поверхности”: для переменной ЦТ в условиях НЗО — $F_{1, 101} = 18.495$, $p < 3.968E-05$; в условиях ПФ — $F_{1, 101} = 39.844$, $p < 7.605E-09$;

в условиях СФ $F_{1, 101} = 63.156$, $p < 2.954E-12$. Для переменной ЦД-ЦТ были получены следующие оценки достоверности различий: в условиях НЗО — $F_{1, 101} = 25.117$, $p < 2.334E-06$; в условиях ПФ — $F_{1, 101} = 51.981$, $p < 1.087E-10$; в условиях СФ $F_{1, 101} = 56.481$, $p < 2.465E-11$.

Результаты дисперсионного анализа показали также наличие глобального влияния фактора “условия зрительного контроля” при поддержании позы на ТО в разных зрительных условиях (НЗО, ПФ и СФ) на *RMS* спектров исследуемых переменных: для ЦТ — $F_{2, 152} = 10.906$, $p < 0.000038$; а для ЦД-ЦТ — $F_{2, 152} = 7.563$, $p < 0.00074$.

Из рис. 1 также видно, что значения *RMS* амплитудных спектров переменной ЦТ при стоянии на ТО невзирая на зрительные условия зависели от фактора “размер шара”. В условиях НЗО с увеличением размера предъявлявшегося шара величина *RMS* уменьшалась ($F_{2, 50} = 3.391$, $p < 0.0419$), а в условиях ПФ и СФ, наоборот, увеличивались (для ПФ — $F_{2, 50} = 6.213$, $p < 0.00399$; для СФ — $F_{2, 50} = 7.346$, $p < 0.0016$). Что касается изменений амплитудных спектров переменной ЦД-ЦТ, то здесь не было выявлено достоверной зависимости величины *RMS* от размера предъявлявшегося шара ни при одном из зрительных условий.

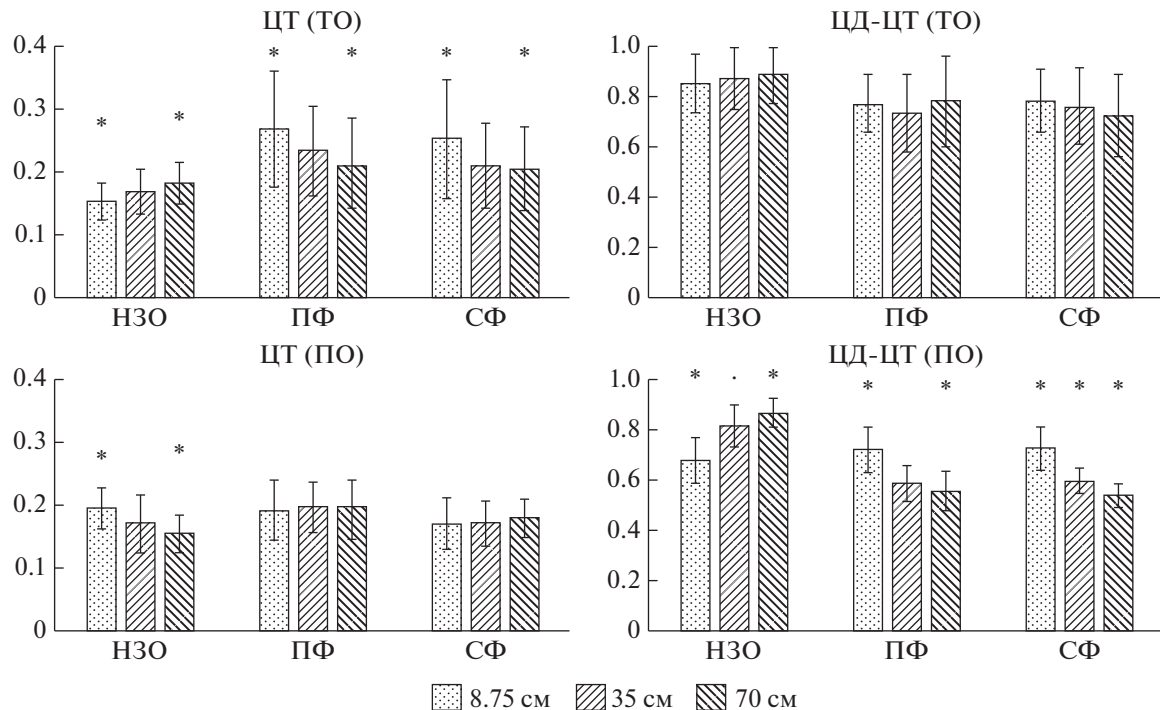


Рис. 2. *MF* (Гц) спектров переменных ЦТ и ЦД-ЦТ и их стандартные ошибки, вычисленные из стабилограмм переднезаднего направления в контрольных пробах (неподвижное зрительное окружение, НЗО) и в тестовых пробах при противофазной (ПФ) и синфазной связи (СФ) шара с колебаниями тела. Обозначения см. рис. 1.

Результаты дисперсионного анализа для ПО также выявили достоверное влияние фактора “условия зрительного контроля: НЗО, ПФ и СФ” на *RMS* спектров исследуемых переменных (для ЦТ – $F_{2, 152} = 31.858$, $p < 1.86E-12$; и для ЦД-ЦТ – $F_{2, 152} = 20.422$, $p < 1.276E-08$).

При поддержании позы на ПО при всех зрительных условиях значения *RMS* амплитудных спектров переменной ЦТ, так же, как и при стоянии на ТО, **зависели от размера шара**, при этом в условиях ПФ и СФ эта зависимость была существенно большей, чем в условии НЗО. В частности, если в условии НЗО *RMS* спектров с увеличением размера предъявлявшегося шара величина *RMS* уменьшалась примерно так же как и в условиях ТО ($F_{2, 50} = 3.664$, $p < 0.0322$), то в условиях ПФ и СФ зависимость от размера шара существенно увеличивалась (для ПФ – $F_{2, 50} = 17.455$, $p < 1.422E-06$; для СФ – $F_{2, 50} = 17.842$, $p < 1.125E-06$). В отличие от этой переменной значения *RMS* амплитудных спектров переменной ЦД-ЦТ при стоянии на твердой опоре не зависели от изменений размера предъявлявшегося шара при всех зрительных условиях (для НЗО $F_{2, 50} = 0.256$, $p < 0.774$, для ПФ – $F_{2, 50} = 1.709$, $p < 0.192$ и для СФ – $F_{2, 50} = 2.866$, $p < 0.067$). При поддержании же позы на податливой опоре *RMS* спектров переменной ЦД-ЦТ, наоборот, менялись существенным

образом при изменении размера шара (для НЗО – $F_{2, 50} = 4.085$, $p < 0.023$, для ПФ – $F_{2, 50} = 11.447$, $p < 7.823E-05$ и для СФ – $F_{2, 50} = 12.595$, $p < 3.584E-05$).

На рис. 2 представлены усредненные по всем испытуемым значения ***MF* спектров** для переменных ЦТ и ЦД-ЦТ, вычисленные по результатам анализа поддержания вертикальной позы на твердой и податливой опорах.

Из рис. 2 видно, что, по сравнению с амплитудными спектрами в этих условиях, значения *MF* спектров исследуемых переменных в условии ТО не отличались так сильно (по абсолютным величинам) от значений, полученных в условии ПО. Вместе с тем тенденции изменений, связанные с размером предъявлявшегося шара, были в условиях разных опор различными.

Дисперсионный анализ не выявил статистически значимого влияния фактора “условия опорной поверхности” на *MF* спектров переменной ЦТ в условии НЗО – $F_{1, 101} = 0.8507$, $p < 0.358$, однако влияние этого фактора в двух других зрительных условиях было существенным: в условии ПФ – $F_{1, 101} = 6.5627$, $p < 0.0119$; в условии СФ $F_{1, 101} = 13.423$, $p < 0.00039$. В отличие от переменной ЦТ влияние этого фактора на переменную ЦД-ЦТ было очень сильным. В частности, были получены следующие оценки достоверности

различий MF спектров для фактора “условия опорной поверхности”: в условии НЗО — $F_{1, 101} = 15.723$, $p < 0.00014$; в условии ПФ — $F_{1, 101} = 25.03$, $p < 2.419E-06$; в условии СФ $F_{1, 101} = 32.394$, $p < 1.261E-07$.

Результаты дисперсионного анализа показали наличие глобального влияния фактора “условия зрительного контроля: НЗО, ПФ и СФ” на медианные частоты исследованных спектров, полученные в условиях ТО (для ЦТ — $F_{2, 152} = 11.123$, $p < 3.130E-05$; для ЦД-ЦТ — $F_{2, 152} = 7.307$, $p < 0.00094$). При поддержании позы на ПО влияние этого фактора было несколько иным. Так MF спектров переменной ЦТ менялись в меньшей степени, чем при стоянии на твердой опоре ($F_{2, 152} = 3.757$, $p < 0.0256$), а MF спектров переменной ЦД-ЦТ, наоборот, в существенно большей степени — $F_{2, 152} = 36.347$, $p < 1.345E-13$.

Характер влияния фактора “размер видимого объекта (шара)” на исследуемые переменные в условиях разных опор не всегда был похожим при одинаковых зрительных условиях. Так, при поддержании позы на ТО в условии НЗО наблюдалось статистически достоверное увеличение MF спектров ЦТ в ответ на увеличение размера шара ($F_{2, 50} = 3.322$, $p < 0.0445$), а в условиях ПО в таком же зрительном условии было выявлено, наоборот, уменьшение MF ($F_{2, 50} = 3.237$, $p < 0.0486$). В двух других зрительных условиях (ПФ и СФ) при стоянии на ТО с увеличением размера шара наблюдалось уменьшение MF спектров переменной ЦТ. В частности, хотя дисперсионный анализ глобально (по трем условиям) достоверных изменений не выявил изменений MF спектров переменной ЦТ, попарное сравнение частот показало наличие различий в условии ПФ при сравнении частот спектров отдельно для размеров шара 70 и 35 см ($t\ Stat = 4.569$ при $p < 0.000157$) и для размеров 70 и 8.75 см ($t\ Stat = 4.161$ при $p < 0.000367$). Примерно такие же различия были выявлены и для условия СФ: при сравнении частот спектров для размеров шара 70 и 35 см ($t\ Stat = 5.361$ при $p < 3.188E-05$) и для размеров 70 и 8.75 см ($t\ Stat = 4.972$ при $p < 6.9246E-05$). В тоже время при стоянии на ПО в условиях ПФ и СФ не наблюдалось существенных изменений медианной частоты этой переменной.

Что касается переменной ЦД-ЦТ, то здесь тоже не наблюдалось значительной схожести изменений MF спектров в ответ на изменение размера наблюдаемого объекта: в частности, при поддержании позы на ПО в условии ПФ было выявлено статистически достоверное уменьшение MF спектров переменной ЦД-ЦТ в ответ на увеличение размера шара ($F_{2, 50} = 17.067$, $p < 2.519E-06$), а при стоянии на ТО в таком же зрительном условии существенных влияний на MF не было ($F_{2, 50} =$

$= 0.305$, $p < 0.7386$). В двух других зрительных условиях (НЗО и СФ) при поддержании позы на разных опорах с увеличением размера шара наблюдались более близкие по виду (рис. 2) изменения: в условиях НЗО и при ТО и при ПО наблюдалось увеличение MF спектров ЦД-ЦТ в ответ на увеличение размера шара, а в условиях СФ, наоборот, уменьшение частоты спектров. Однако дисперсионный анализ выявил статистически достоверные изменения только при стоянии на податливой опоре. Для зрительного условия НЗО при ПО ($F_{2, 50} = 19.996$, $p < 4.8209E-07$), для условия НЗО при ТО ($F_{2, 50} = 0.986$, $p < 0.380$), для зрительного условия СФ при ПО ($F_{2, 50} = 32.296$, $p < 1.2986E-09$), а для зрительного условия СФ при ТО ($F_{2, 50} = 1.321$, $p < 0.276$), для зрительного условия ПФ при ПО ($F_{2, 50} = 17.067$, $p < 2.518E-06$), а для зрительного условия ПФ при ТО ($F_{2, 50} = 0.269$, $p < 0.765$).

Анализ RMS и MF спектров колебаний исследуемых переменных, вычисленных из колебаний ЦД в боковом направлении при стоянии на ТО и ПО. На рис. 3 представлены усредненные по всем испытуемым значения RMS амплитудных спектров для переменных ЦТ и ЦД-ЦТ, вычисленные по результатам анализа поддержания вертикальной позы в боковом направлении на твердой и податливой опорах.

В этой боковой плоскости колебаний величина RMS спектров переменных ЦТ и ЦД-ЦТ менялась при разных размерах наблюдаемого шара примерно так же, как она менялась при колебаниях тела переднезаднего направления.

Значения RMS спектров исследуемых переменных ЦТ и ЦД-ЦТ в условии ТО были меньше, чем в условии ПО. Дисперсионный анализ однозначно подтвердил эти различия, т.е. выявил влияние фактора “условия опорной поверхности”: для переменной ЦТ в условии НЗО — $F_{1, 101} = 13.716$, $p < 0.000348$; в условии ПФ — $F_{1, 101} = 36.828$, $p < 2.323E-08$; в условии СФ — $F_{1, 101} = 27.601$, $p < 8.440E-07$. Для переменной ЦД-ЦТ были получены следующие оценки достоверности различий: в условии НЗО — $F_{1, 101} = 27.408$; $p < 9.125E-07$ в условии ПФ — $F_{1, 101} = 49.445$, $p < 2.563E-10$; в условии СФ $F_{1, 101} = 53.621$, $p < 6.298E-11$.

Результаты дисперсионного анализа для ТО показали наличие глобального влияния фактора “условия зрительного контроля: НЗО, ПФ и СФ” на RMS спектров исследуемых переменных (для ЦТ — $F_{2, 152} = 10.481$, $p < 5.489E-05$; для ЦД-ЦТ — $F_{2, 152} = 6.589$, $p < 0.00181$). Результаты дисперсионного анализа для ПО также выявили достоверное влияние фактора “условия зрительного контроля: НЗО, ПФ и СФ” на RMS спектров исследуемых

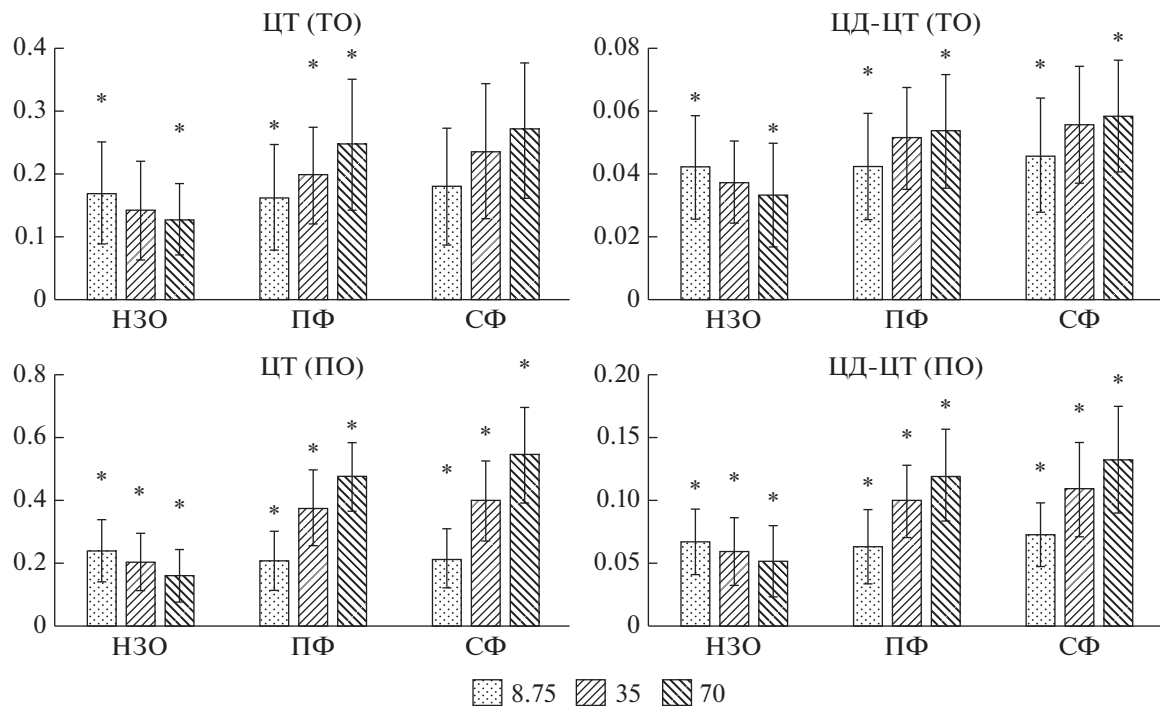


Рис. 3. *RMS* (мм) спектров переменных ЦТ и ЦД-ЦТ и их стандартные ошибки при контрольных пробах (неподвижное зрительное окружение, НЗО) и при тестовых пробах во время противофазной (ПФ) и синфазной связей (СФ) положения шара с колебаниями тела. Обозначения см. рис. 1.

переменных (для ЦТ – $F_{2, 152} = 23.968, p < 9.279\text{E-}10$; для ЦД-ЦТ – $F_{2, 152} = 20.686, p < 1.164\text{E-}08$).

Из рис. 3 видно, что значения *RMS* амплитудных спектров переменной ЦТ при стоянии на ТО при всех зрительных условиях менялись в ответ на **изменение размера шара**. Однако в условии НЗО с увеличением размера предъявлявшегося шара, хотя и наблюдалась тенденция к уменьшению величины *RMS* спектров, дисперсионный анализ не выявил достоверности этих изменений ($F_{2, 50} = 1.511, p < 0.2309$). В то же время дисперсионный анализ для условий ПФ и СФ подтвердил достоверность наблюдавшегося увеличения величины *RMS* спектров переменной ЦТ в ответ на увеличение размера шара (для ПФ – $F_{2, 50} = 3.589, p < 0.0353$; для СФ – $F_{2, 50} = 3.664, p < 0.033$).

При поддержании позы на ПО при всех зрительных условиях значения *RMS* амплитудных спектров переменной ЦТ, так же как и при стоянии на ТО, менялись при изменении размера шара, при этом в условиях ПФ и СФ эта зависимость была существенно большей, чем в условии НЗО. В частности, в условии НЗО значения *RMS* спектров с увеличением размера предъявлявшегося шара уменьшались достоверно ($F_{2, 50} = 4.855, p < 0.012$), т.е. более существенно, чем при стоянии на ТО. В условиях ПФ и СФ *RMS* спектров увеличивались с увеличением размера шара и это уве-

личение было также более существенным, чем в условиях ТО (для ПФ – $F_{2, 50} = 26.759, p < 1.558\text{E-}08$; для СФ – $F_{2, 50} = 31.133, p < 2.144\text{E-}09$).

Влияние фактора “размер шара” на *RMS* амплитудных спектров переменной ЦД-ЦТ в условиях стояния на ТО было несущественным. Так, для условия НЗО дисперсионный анализ выявил значение $F_{2, 50} = 1.272$, при $p < 0.291$, для условия ПФ соответственно $F_{2, 50} = 0.923$, при $p < 0.404$, а для условия СФ – $F_{2, 50} = 0.913$ при $p < 0.408$. В условиях поддержания вертикальной позы на ПО влияние фактора “размер шара” было существенным только в условиях ПФ и СФ: $F_{2, 50} = 14.701$ при $p < 8.00\text{E-}06$ и $F_{2, 50} = 14.462$ при $p < 9.33\text{E-}06$. При поддержании позы в условиях НЗО не было обнаружено зависимости *RMS* спектров переменной ЦД-ЦТ от размера шара ($F_{2, 50} = 1.959$, при $p < 0.310$).

На рис. 4 представлены усредненные по всем испытуемым значения *MF* спектров для переменных ЦТ и ЦД-ЦТ, вычисленные по результатам анализа поддержания вертикальной позы на твердой и податливой опорах в **боковой плоскости**.

Из рис. 4 видно, что, по сравнению с амплитудными спектрами, абсолютные значения *MF* спектров обеих переменных в условиях ТО и ПО не отличались сильно друг от друга. Действительно дисперсионный анализ не выявил статистиче-

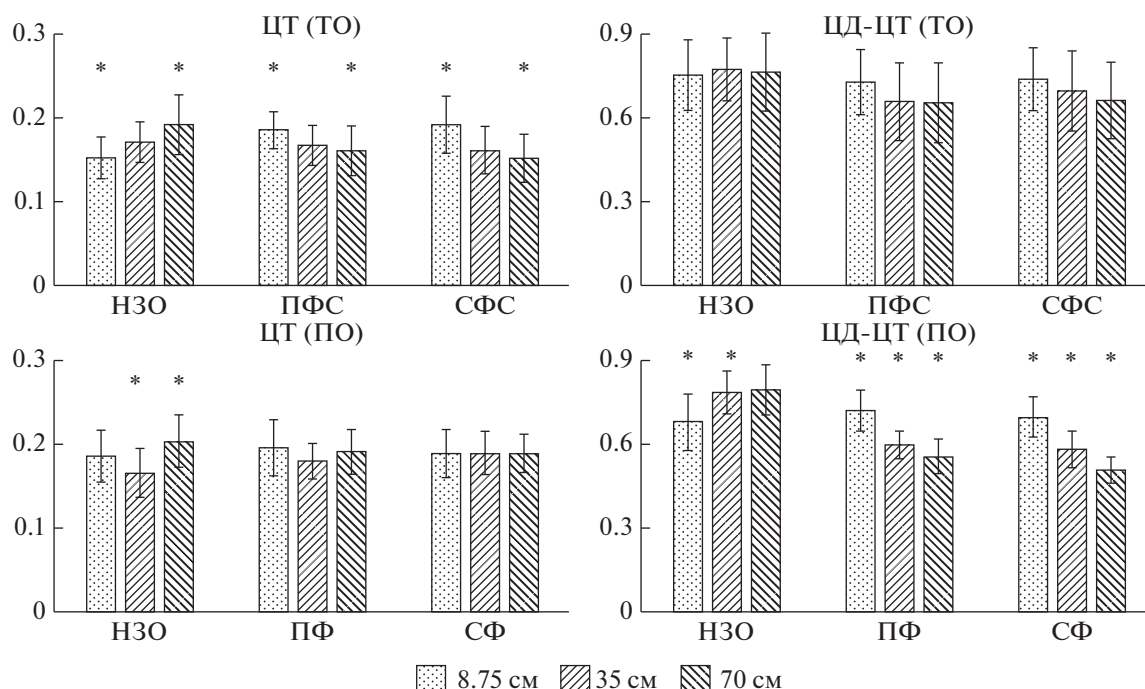


Рис. 4. *MF* (Гц) спектров переменных ЦТ и ЦД-ЦТ и их стандартные ошибки, вычисленные из стабильграмм в боковой плоскости, полученных в контрольных пробах (неподвижное зрительное окружение, НЗО) и в тестовых пробах во время противофазной (ПФ) и синфазной связях (СФ) шара с колебаниями тела. Обозначения см. рис. 1.

ски значимого влияния фактора “условия опорной поверхности” на *MF* спектров переменной ЦТ при поддержании позы в условиях НЗО — $F_{1, 101} = 2.719, p < 0.102$. Однако влияние этого фактора в двух других зрительных условиях было существенным, хотя и не очень сильным: в условии ПФ — $F_{1, 101} = 6.001, p < 0.016$; в условии СФ $F_{1, 101} = 6.992, p < 0.0095$. Примерно тоже самое дала оценка достоверности различий *MF* спектров для переменной ЦД-ЦТ при исследовании влияния этого фактора: в условии НЗО у этой переменной различий в частоте колебаний при разных опорах не было: $F_{1, 101} = 0.219, p < 0.641$; а в двух других зрительных условиях они были выявлены: для условия ПФ — $F_{1, 101} = 4.885, p < 0.0294$; а для условия СФ $F_{1, 101} = 13.379, p < 0.00041$.

Результаты дисперсионного анализа глобального влияния фактора “условия зрительного контроля: НЗО, ПФ и СФ” на медианные частоты исследованных спектров во фронтальной плоскости существенно отличались от результатов, полученных в условиях ТО в сагитальной плоскости. В частности, не было выявлено влияния на *MF* спектров переменной ЦТ ($F_{2, 152} = 0.205, p < 0.814$) и было обнаружено более слабое влияние этого фактора на медиальные частоты переменной ЦД-ЦТ ($F_{2, 152} = 5.949, p < 0.003$). При поддержании позы на ПО влияние фактора “условия зрительного контроля” было очень существен-

ным на *MF* спектров переменной ЦД-ЦТ ($F_{2, 152} = 31.372, p < 4.145 \times 10^{-12}$), но также, как и условиях ТО, не было выявлено значимых изменений в *MF* спектров переменной ЦТ ($F_{2, 152} = 0.184, p < 0.832$).

Влияние фактора “размер видимого объекта (шара)” на исследуемые переменные в условиях разных опор не всегда было близким при одинаковых зрительных условиях. Так, при поддержании позы на ТО в условии НЗО наблюдалось статистически достоверное увеличение *MF* спектров ЦТ в ответ на увеличение размера шара ($F_{2, 50} = 6.217, p < 0.004$). В условиях же ПО в таком же зрительном условии, хотя дисперсионный анализ и выявил достоверные изменения *MF* ($F_{2, 50} = 4.706, p < 0.014$), но при этом они были связаны с диаметрально противоположными изменениями *MF* при среднем и большом размерах шара. В частности, при размере шара в 35 см *MF* спектров ЦТ существенно уменьшались относительно *MF* при размере шара в 8.5 см (парный *t*-тест для средних: $t_{16} = 2.652, p < 0.0087$), а при большом размере (70 см), наоборот, увеличивались и были значимо больше, чем при размере в 35 см ($t_{16} = 3.172, p < 0.0029$). При поддержании позы на ТО в условии противофазных колебаний шара и тела испытуемого (ПФ) было выявлено статистически достоверное уменьшение *MF* спектров ЦТ в ответ на увеличение размера шара ($F_{2, 50} = 3.534, p < 0.037$). В условиях синфазных колебаний (СФ)

также было обнаружено достоверное уменьшение MF спектров ЦТ при увеличении размера наблюдаемого шара ($F_{2,50} = 8.981, p < 0.0005$). Из рис. 4 видно, что в условиях стояния на ПО при противофазных и синфазных колебаниях шара и тела испытуемого (ПФ и СФ) не происходили существенные изменения MF спектров ЦТ в ответ на изменения размера шара, что и было подтверждено дисперсионным анализом: (для ПФ — $F_{2,50} = 0.944, p < 0.396$, и для СФ — $F_{2,50} = 0.0022, p < 0.998$).

Влияние фактора “размер видимого объекта (шара)” на MF спектров переменной ЦД-ЦТ в условиях разных опор отмечалось при одинаковых зрительных условиях. Так, при поддержании позы на ТО в условии НЗО не наблюдалось статистически достоверных изменений MF спектров ЦД-ЦТ в ответ на увеличение размера шара ($F_{2,50} = 0.129, p < 0.878$), а при стоянии на ПО медианные частоты этой переменной увеличивались с увеличением размера шара ($F_{2,50} = 9.88, p < 0.0003$). Аналогичная картина изменений MF спектров ЦД-ЦТ в ответ на увеличение размера шара наблюдалась и при других зрительных условиях: в условия ПФ и СФ при поддержании позы на ТО дисперсионный анализ не выявил статистически достоверных изменений ($F_{2,50} = 0.028, p < 1.624$ и $F_{2,50} = 0.281, p < 1.305$ соответственно). Однако при поддержании позы на ПО было обнаружено статистически достоверное уменьшение MF спектров ЦД-ЦТ и при ПФ, и при СФ колебаниях шара и тела испытуемого ($F_{2,50} = 30.864, p < 2.409E-09$; $F_{2,50} = 23.709, p < 6.895E-08$ соответственно).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Поддержание равновесия базируется на чрезвычайно надежных нейрональных механизмах, которые способны достаточно быстро компенсировать внезапные изменения или потерю информации об ориентации от одного или даже двух сенсорных источников. Такая потеря сенсорной информации является обычным явлением в повседневной жизни как, например, для зрительной системы при закрытии глаз или при входе в темную комнату, так и для проприоцептивных источников пространственной информации, в частности, при переходе от движений на твердой поверхности к движениям на податливой поверхности и наоборот. Несвоевременная и неадекватная перенастройка механизма контроля равновесия делает человека уязвимым для падений и травм в неожиданно меняющихся средах [7, 26]. *L. Nashner* и *A. Berthoz* [27], по-видимому, были одними из первых исследователей, которые предположили, что вклад отдельных сенсорных систем может меняться в ответ на изменения до-

ступной сенсорной информации. Впоследствии возможность изменения вкладов отдельных сенсорных источников (т. н. “*sensory reweighting*”) была подтверждена количественными показателями при исследовании влияния на вертикальную позу наклонов опорной поверхности [6], гальванической вестибулярной стимуляции [28], и/или изменений видимого зрительного окружения [28, 29].

Данное исследование является продолжением работы, выполненной нами ранее [19], в которой выяснялось, как величина видимого объекта (шара), обеспечивающего зрительную обратную связь, влияет на поддержание вертикальной позы при стоянии на обычной твердой опоре.

В настоящей работе исследовалось влияние изменений размера трехмерного объекта (шара), обеспечивающего зрительную обратную связь, в условиях виртуальной зрительной среды, на амплитудные и частотные характеристики колебаний тела после перехода поддержания вертикальной позы с твердой на податливую опору. **Основная задача при этом состояла в выяснении того, будут ли изменяться относительные “вклады” зрительных и проприоцептивных потоков информации в поддержание равновесия тела после перехода от поддержания позы на твердой опоре к стоянию на ПО.** Оценивались амплитудно-частотные характеристики двух элементарных переменных, вычислявшихся из траекторий центра давления стоп (ЦД) в переднезаднем и боковом направлениях: траектории проекции ЦТ (переменная ЦТ) тела на и разности между траекториями ЦД и ЦТ (переменная ЦД-ЦТ). В ходе анализа результатов тестирования перемещения ЦТ рассматривали как контролируемую переменную, а разность ЦД-ЦТ — как переменную, связанную с ускорением тела и отражающую изменения результирующей мышечно-суставной жесткости в голеностопных суставах [30, 31]. Следует обратить внимание на то, что в контроле шар был неподвижен, а в тестовых условиях шар, наоборот, был подвижен из-за его привязки к колебаниям ЦТ тела.

Анализ колебаний тела в переднезаднем и боковом направлениях (рис. 1 и 3) показал, что значения RMS амплитудных спектров переменной ЦТ при стоянии на ТО при большинстве зрительных условий зависели от размера шара. В условии НЗО с увеличением размера предъявлявшегося шара величина RMS либо достоверно уменьшалась (рис. 1, переднезаднее направление), либо имела лишь тенденцию к уменьшению (рис. 3, боковое направление). В условиях же ПФ и СФ, наоборот, в обеих плоскостях RMS амплитудных спектров переменной ЦТ увеличивались.

После перехода к поддержанию позы на ПО RMS амплитудных спектров переменной ЦТ выросли в условии НЗО примерно в полтора раза, а в условиях ПФ и СФ в два раза, при этом степень

зависимости от размера шара при неподвижном и подвижном зрительном окружении также изменилась. В частности, в условии НЗО при ПО с увеличением размера шара величина *RMS* амплитудных спектров уменьшалась примерно в той же степени, что и в условиях ТО. Однако в условиях ПФ и СФ зависимость изменений *RMS* спектров ЦТ от размера шара в условиях ПО увеличивалась существенно больше, что хорошо видно на рис. 1 и 3 и подтверждено результатами дисперсионных анализов. Резюмируя, можно сказать, что относительный “вклад” зрительных и проприоцептивных потоков информации в контроле колебаний ЦТ тела после перехода стояния от ТО к стоянию на ПО существенно увеличился, но только в условиях противофазной и синфазной связей шара с колебаниями тела.

Из рис. 1 (переднезадние колебания тела) видно, что значения *RMS* амплитудных спектров переменной ЦД-ЦТ при стоянии на ТО менялись незначительно и статистически недостоверно в ответ на увеличение размера предъявлявшегося испытуемым шара, при чем при всех зрительных условиях. При поддержании же позы на ПО *RMS* спектров переменной ЦД-ЦТ в абсолютных величинах увеличивались значительно и статистически достоверно: для условия НЗО примерно в полтора раза, а для условий ПФ и СФ — в два раза. Проведенный статистический анализ показал, что характер этих изменений существенным образом зависел от размера шара: в условии НЗО значения *RMS* спектров достоверно уменьшались с увеличением размера, а в условиях ПФ и СФ увеличивались. При исследовании боковых колебаний тела (рис. 3) влияние фактора “размер шара” на *RMS* амплитудных спектров переменной ЦД-ЦТ в условиях стояния на ТО также было несущественным. В условиях же поддержания вертикальной позы на ПО абсолютные значения возрастали, примерно так же, как и в условиях колебаний переднезаднего направления, однако влияние фактора “размер шара” было значимым только в условиях ПФ и СФ. При поддержании позы в условиях НЗО не было обнаружено зависимости *RMS* спектров переменной ЦД-ЦТ от размера шара. Таким образом, результаты анализа изменений *RMS* спектров переменной ЦД-ЦТ показывают, что относительный “вклад” зрительных и проприоцептивных потоков информации в контроль позы путем влияния на мышечную жесткость после перехода стояния от ТО к ПО существенно увеличивался в условиях ПФ и СФ в обеих плоскостях, а в условиях НЗО при поддержании равновесия в переднезадней плоскости.

Относительный вклад фактора “размер видимого объекта (шара)” в частотные характеристики колебаний *переднезаднего направления* был разным при одинаковых зрительных условиях при

ТО и ПО (рис. 2). Так, при стоянии на ТО в условии НЗО наблюдалось статистически достоверное увеличение *MF* спектров ЦТ в ответ на увеличение размера шара, а в условиях ПО в таком же зрительном условии было выявлено, наоборот, уменьшение *MF*. В двух других зрительных условиях (ПФ и СФ) при стоянии на ТО с увеличением размера шара было выявлено уменьшение *MF* спектров переменной ЦТ. В частности, попарное сравнение частот показало наличие различий в условиях ПФ и СФ при сравнении частот спектров отдельно для размеров шара 70 и 35 см и для размеров 70 и 8.75 см. В тоже время при стоянии на ПО в условиях ПФ и СФ не наблюдалось существенных изменений медианной частоты этой переменной.

Влияние фактора “размер видимого объекта (шара)” на *MF* спектров ЦТ, вычисленные в условиях разных опор (ТО и ПО) из колебаний тела в боковой плоскости (рис. 4), также не всегда было близким при одинаковых зрительных условиях при разных опорах. При поддержании позы на ТО в условии НЗО наблюдалось статистически достоверное увеличение *MF* спектров ЦТ в ответ на увеличение размера шара. При стоянии на ПО в таком же зрительном условии, дисперсионный анализ хотя и выявил существенные изменения *MF*, но они при этом были связаны с диаметрально противоположными изменениями *MF* спектров ЦТ при среднем и большом размерах шара: при размере шара в 35 см *MF* спектров ЦТ уменьшались относительно частоты при размере шара в 8.5 см, а при большом размере (70 см), наоборот, увеличивались и были значимо больше, чем при размере в 35 см. Достоверно значимые различия были также выявлены при поддержании позы на ТО и ПО в условиях противофазных и синфазных колебаний шара и тела испытуемого: с одной стороны при позе на ТО было выявлено достоверное уменьшение *MF* спектров ЦТ в ответ на увеличение размера шара, а с другой, в условиях ПО существенных изменений *MF* спектров ЦТ обнаружить не удалось. Что касается переменной ЦД-ЦТ, то здесь тоже не наблюдалось значительной схожести изменений *MF* спектров в ответ на изменение размера наблюдаемого объекта при стоянии на разных опорах. Анализ изменений спектров этой переменной выявил статистически достоверный вклад этой переменной только при поддержании позы в условиях ПО. Выраженность этих изменений, выявленная из колебаний тела в переднезаднем и боковом направлениях, была примерно одинаковой.

Большой интерес представляют исследования, в которых погружение в виртуальную зрительную среду сочетались с изменением характеристик опоры. Здесь следует отметить вклад недавно ушедшей из жизни выдающегося российского физиолога И.Б. Козловской, которая фактически

открыла новую сенсорную систему — систему опорной афферентации, которая влияет на двигательные функции как непосредственно, так и опосредовано через интегративные мультисенсорные структуры центральной нервной системы. Ею было показано, что, нарушая деятельность основных проприоцептивных систем, в первую очередь, вестибулярной и опорной, невосможность создает условия для преобразований в системах моторного контроля, выражающихся в переориентации систем управления движениями на более надежные в новых условиях сенсорные источники, в изменениях тактики и координационной структуры движений, изменении характера моторных синергий [32–36]. В наших экспериментах изменения характеристик опоры существенно влияли на показатели устойчивости в виртуальной зрительной среде, причем эти изменения носили не только качественный, но и количественный характер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменения характеристик опоры оказывает значительное влияние на устойчивость стояния в условиях виртуальной зрительной среды. На ПО наблюдалась более значительная дестабилизация вертикальной позы. Ухудшение качества стояния в условиях ПО происходило не только за счет увеличения амплитуд, но и за счет более значительных, чем при ТО, изменений частотных характеристик переменных. Так же, как и при стоянии на ТО, увеличение размеров неподвижного шара приводило к уменьшению амплитуды колебаний тела, а увеличение размеров подвижного шара к ее увеличению. На ПО частота колебаний ЦТ при неподвижном зрительном окружении с увеличением размера шара уменьшалась, а не увеличивалась. При подвижном шаре и ПО она практически не изменялась, а при ТО — уменьшалась. С другой стороны, на ПО частота колебаний переменной ЦД-ЦТ при неподвижном окружении отчетливо увеличивалась с увеличением шара, а при подвижном окружении — уменьшалась, а на ТО изменения этой переменной были слабо выражены. Таким образом, зависимость амплитудных и частотных характеристик колебаний тела при стоянии от зрительных условий на ТО и ПО была различной. Можно предположить, что эти различия связаны с изменением относительных вкладов зрительных и проприоцептивных источников информации в поддержание равновесия на ПО.

Этические нормы. Все исследования проведены в соответствии с принципами биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлениях, и одобрены локальным биоэтическим

комитетом Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН (Москва).

Информированное согласие. Каждый участник исследования представил добровольное письменное информированное согласие, подписанное им после разъяснения ему потенциальных рисков и преимуществ, а также характера предстоящего исследования.

Финансирование работы. Исследование поддержано РФФИ (грант 18-015-00222).

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dietz V. Human neuronal control of automatic functional movements: interaction between central programs and afferent input // *Physiol. Rev.* 1992. V. 72. № 1. P. 33.
2. Horak F.B., Macpherson J.M. Postural orientation and equilibrium / *Handbook of Physiology* // Eds. Shepard J., Rowell L. N.Y.: Oxford University Press, 1996. P. 255.
3. Nashner L.M. Analysis of Stance Posture in Humans / *Handbook of Behavioral Neurobiology* // Eds. Towe A.L., Luschei E.S. N.Y.: Plenum Press, 1982. P. 527.
4. Shumway-Cook A., Woollacott M. Attentional demands and postural control: the effect of sensory context // *J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci.* 2000. V. 55. № 1. P. M10.
5. Peterka R.J. Sensorimotor integration in human postural control // *J. Neurophysiol.* 2002. V. 88. № 3. P. 1097.
6. Logan D., Kiemel T., Jeka J.J. Asymmetric sensory reweighting in human upright stance // *PLoS One.* 2014. V. 9. № 6. P. 1.
7. Assländer L., Peterka R.J. Sensory reweighting dynamics in human postural control // *J. Neurophysiol.* 2014. V. 111. № 9. P. 1852.
8. Assländer L., Peterka R.J. Sensory reweighting dynamics following removal and addition of visual and proprioceptive cues // *J. Neurophysiol.* 2016. V. 116. № 2. P. 272.
9. Oie K.S., Kiemel T., Jeka J.J. Multisensory fusion: simultaneous reweighting of vision and touch for the control of human posture // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 2002. V. 14. № 1. P. 164.
10. Teasdale N., Stelmach G.E., Brenig A. Postural sway characteristics of the elderly under normal and altered visual and support surface conditions // *J. Gerontol.* 1991. V. 46. № 6. P. B238.
11. Woollacott M.H., Shumway-Cook A., Nashner L.M. Aging and posture control: changes in sensory organization and muscular coordination // *Int. J. Aging Hum. Dev.* 1986. V. 23. № 2. P. 97.
12. Hay L., Bard C., Fleury M., Teasdale N. Availability of visual and proprioceptive afferent messages and postural control in elderly adults // *Exp. Brain Res.* 1996. V. 108. № 1. P. 129.

13. *Honeine J.L., Crisafulli O., Sozzi S., Schieppati M.* Processing time of addition or withdrawal of single or combined balance-stabilizing haptic and visual information // *J. Neurophysiol.* 2015. V. 114. № 6. P. 3097.
14. *Nashner L.M., Black F.O., Wall C.* Adaptation to altered support and visual conditions during stance: patients with vestibular deficits // *J. Neurosci.* 1982. V. 2. № 5. P. 536.
15. *Cenciarini M., Peterka R.J.* Stimulus-dependent changes in the vestibular contribution to human postural control // *J. Neurophysiol.* 2006. V. 95. № 5. P. 2733.
16. *Hwang S., Agada P., Kiemel T., Jeka J.J.* Dynamic re-weighting of three modalities for sensor fusion // *PLoS One.* 2014. V. 9. № 1. P. e88132.
17. *Jeka J.J., Oie K.S., Kiemel T.* Asymmetric adaptation with functional advantage in human sensorimotor control // *Exp. Brain Res.* 2008. V. 191. № 4. P. 453.
18. *Polastri P.F., Barela J.A., Kiemel T., Jeka J.J.* Dynamics of inter-modality re-weighting during human postural control // *Exp. Brain Res.* 2012. V. 223. № 1. P. 99.
19. *Сметанин Б.Н., Левик Ю.С., Кожина Г.В., Попов А.К.* Влияние размера объекта, обеспечивающего зрительную обратную связь, на поддержание вертикальной позы человека // *Физиология человека.* 2020. Т. 46. № 6. С. 108.
Smetanin B.N., Levik Y.S., Kozhina G.V., Popov A.K. The Influence of the Size of the Object, Providing the Visual Feedback, on the Maintenance of the Vertical Posture in Humans // *Human Physiology.* 2020. V. 46. № 6. P. 677.
20. *Burdea G., Coiffet P.* Virtual Reality Technology. N.Y.: John Wiley & Sons, Wiley-IEEE Press, 2003. 446 p.
21. *Caron O., Faure B., Brenière Y.* Estimating the center of gravity of the body on the basis of the center of pressure in standing posture // *J. Biomech.* 1997. V. 30. № 11–12. P. 1169.
22. *Rougier P.* Compatibility of postural behavior induced by two aspects of visual feedback: time delay and scale display // *Exp. Brain Res.* 2005. V. 165. № 2. P. 193.
23. *Nafati G., Vuillerme N.* Decreasing internal focus of attention improves postural control during quiet standing in young healthy adults // *Res. Q. Exerc. Sport.* 2011. V. 82. № 4. P. 634.
24. *Winter D.A., Patla A.E., Prince F.M. et al.* Stiffness control of balance in quiet standing // *J. Neurophysiol.* 1998. V. 80. № 3. P. 1211.
25. *Кожина Г.В., Левик Ю.С., Попов А.К., Сметанин Б.Н.* Зрительно-моторная адаптация у здоровых людей при стоянии в условиях дестабилизации виртуального зрительного окружения // *Физиология человека.* 2018. Т. 44. № 5. С. 30.
Kozhina G.V., Levik Y.S., Popov A.K., Smetanin B.N. Visuomotor adaptation in healthy humans in standing position under the conditions of destabilization of virtual visual environment // *Human Physiology.* 2018. V. 44. № 5. P. 517.
26. *Honeine J.L., Schieppati M.* Time-interval for integration of stabilizing haptic and visual information in subjects balancing under static and dynamic conditions // *Front. Syst. Neurosci.* 2014. V. 8. № 190. P. 1.
27. *Nashner L., Berthoz A.* Visual contribution to rapid motor responses during postural control // *Brain Res.* 1978. V. 150. № 2. P. 403.
28. *Cenciarini M., Peterka R.J.* Stimulus-dependent changes in the vestibular contribution to human postural control // *J. Neurophysiol.* 2006. V. 95. № 5. P. 2733.
29. *Hwang S., Agada P., Kiemel T., Jeka J.J.* Dynamic re-weighting of three modalities for sensor fusion // *PLoS One.* 2014. V. 9. № 1. P. e88132.
30. *Rougier P.* Compatibility of postural behavior induced by two aspects of visual feedback: time delay and scale display // *Exp. Brain Res.* 2005. V. 165. № 2. P. 193.
31. *Nafati G., Vuillerme N.* Decreasing internal focus of attention improves postural control during quiet standing in young healthy adults // *Res. Q. Exerc. Sport.* 2011. V. 82. № 4. P. 634.
32. *Григорьев А.И., Козловская И.Б., Шенкман Б.С.* Роль опорной афферентации в организации тонической мышечной системы // *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова.* 2004. Т. 90. № 5. С. 507.
33. *Kozlovskaya I.B., Sayenko I.V., Sayenko D.G. et al.* Role of support afferentation in control of the tonic muscle activity // *Acta Astronautica.* 2007. V. 60. № 4–7 SPEC. ISS. P. 285.
34. *Шенкман Б.С., Григорьев А.И., Козловская И.Б.* Гравитационные механизмы в тонической двигательной системе. Нейрофизиологические и мышечные аспекты // *Физиология человека.* 2017. Т. 43. № 5. С. 104.
Shenkman B.S., Grigoriev A.I., Kozlovskaya I.B. Gravity mechanisms in tonic motor system. // *Neurophysiological and muscle aspects* // *Human Physiology.* 2017. V. 43. № 5. P. 578.
35. *Закирова А.З., Шигуева Т.А., Томиловская Е.С., Козловская И.Б.* Влияние механостимуляции опорных зон стоп на характеристики н-рефлекса в условиях безопорности // *Физиология человека.* 2015. Т. 41. № 2. С. 46.
Zakirova A.Z., Shigueva T.A., Tomilovskaya E.S., Kozlovskaya I.B. Effects of mechanical stimulation of sole support zones on the H-reflex characteristics under conditions of support unloading. // *Human Physiology.* 2015. V. 41. № 2. P. 150.
36. *Корнилова Л.Н., Наумов И.А., Глухих Д.О. и др.* Влияние опорно-проприоцептивной депривации на зрительно-мануальное слежение и вестибулярную функцию // *Физиология человека.* 2013. Т. 39. № 5. С. 13.
Kornilova L.N., Naumov I.A., Glukhikh D.O. et al. The effects of support-proprioceptive deprivation on visual-manual tracking and vestibular function // *Human Physiology.* 2013. V. 39. № 5. P. 462.

Maintaining an Upright Posture with Different Sizes of the Object Providing Visual Feedback on a Rigid and Compliant Support

G. V. Kozhina^a, Yu. S. Levik^a, A. K. Popov^a, B. N. Smetanin^{a, *}

^a*Kharkevich Institute for Information Transmission Problems of RAS, Moscow, Russia*

**E-mail: boris_smetanin@hotmail.com*

It was previously shown that the size of the visible object (sphere), providing visual feedback, significantly influenced the maintenance of the vertical posture while standing on a rigid support. Thus, an increase in the size of a stationary sphere led to a decrease in body sway, and the same increase in the size of a moving sphere, on the contrary, increased oscillations. The frequency of oscillations of the center of gravity of the body (CoG) with a stationary sphere tended to increase with increasing size of the sphere, and with a moving one, it decreased. We tried to find out whether the relative contribution of the amplitude and frequency components of body oscillations to maintenance of a vertical posture will change on a compliant support. The subjects stood in stereo glasses in front of the screen, onto which a three-dimensional image of a sphere painted in dark gray was projected. Three spheres covering visual fields of 4.5, 18, and 36 degrees, respectively were used. The amplitude-frequency characteristics of two elementary variables were estimated: the trajectory of the projection of the body CoG on the support and the difference between the trajectories of the center of pressure (CoP) and the CoG (variable CoP-CoG). In the control, the sphere was motionless, under test conditions, the displacements of the sphere were in-phase or out-of-phase with the fluctuations of the CoG. The amplitude of the sphere's oscillations was 2 times higher than the amplitude of oscillations of the CoG. On a compliant support, a more significant destabilization of the vertical posture was observed (about 1.5 times with an immovable object and 2 times with a movable). The deterioration of standing on a compliant support occurred not only due to an increase in amplitudes, but also due to more significant (than with a rigid support) changes in the frequency characteristics of the variables of CoP and CoP-CoG. Just as when standing on a rigid support, an increase in the size of the stationary sphere led to a decrease in the amplitude of the oscillations of the body, and an increase in the size of the movable sphere to its increase. On a compliant support with a stationary visual environment, the oscillations frequency of the CoG decreased with increasing size of the sphere. With a movable sphere and a compliant support, it practically did not change, and with a rigid it decreased. On the other hand, on a compliant support, the oscillation frequency of the variable CoP-CoG with a stationary environment clearly increased with the sphere, and with a moving environment it decreased, and on a solid support the changes in this variable were weakly expressed. Thus, the dependence of the amplitude and frequency characteristics of body oscillations during standing on visual conditions on a firm and flexible support was different. It can be assumed that these differences are associated with changes in the relative contributions of visual and proprioceptive sources of information to maintaining balance on a compliant support.

Keywords: vertical posture, visual destabilization, virtual visual environment, sensorimotor conflict, stabilography, compliant support.