

УДК 612.821

УПРАВЛЕНИЕ ДВИЖЕНИЯМИ НА ОСНОВЕ СИСТЕМЫ ВНУТРЕННЕГО ПРЕДСТАВЛЕНИЯ НА ЗЕМЛЕ И В КОСМОСЕ

© 2021 г. Ю. С. Левик*

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

*E-mail: yurilevik@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.12.2020 г.

После доработки 08.12.2020 г.

Принята к публикации 24.12.2020 г.

В 2020 г. ушли от нас Инеса Бенедиктовна Козловская и Виктор Семенович Гурфинкель. Их научное наследие огромно и к нему будут вновь и вновь обращаться исследователи, работающие в разных областях физиологии. В данном обзоре рассматриваются исследования В.С. Гурфинкеля, относящиеся к изучению работы сенсомоторной системы на земле и в условиях невесомости. Эти исследования заставили пересмотреть многие прежние представления об организации системы управления движением, позволили выработать новые концепции, взглянуть на устоявшиеся положения с новой стороны. В.С. Гурфинкель сформулировал и экспериментально обосновал представления о том, что мозг формирует внутренние модели собственного тела и окружающей среды. Эта система внутреннего представления обеспечивает интерпретацию сенсорных сигналов и модификацию, возникающих в ответ на них двигательных реакций. В.С. Гурфинкель с коллегами также показали, что адаптация сенсомоторных систем к невесомости, по-видимому, принципиально отличается от адаптации в других системах, в первую очередь, тем, что основные изменения происходят на уровне информационных процессов в системе внутреннего представления.

Ключевые слова: система внутреннего представления, поддержание позы, сенсомоторное взаимодействие, сенсорный конфликт, стабелография, иллюзии, невесомость, схема тела.

DOI: 10.31857/S0131164621030097

Со времен Ч. Шеррингтона и И.П. Павлова в физиологии движений господствовала рефлекторная теория. В рамках этой теории сложные двигательные акты описывались как комплексы множества рефлексов и их “переключений”. Однако такая интерпретация столкнулась с множеством трудностей, так что возникла потребность в новой теории. При поддержании позы и выполнении произвольных движений мозг должен решать проблему координации афферентной информации от множества источников и управления сложной многосуставной структурой тела человека. Н.А. Бернштейн предложил новый подход, выдвигающий на первый план не “реакции”, а “акции”, активные действия. Его схема многоуровневой иерархической организации движений включала уровни, имеющие дело с пространственными и топологическими аспектами движений [1]. В.С. Гурфинкель и его ученики и коллеги развили новые идеи и применили их к управлению движениями у человека и животных. Эти идеи базируются на представлении о том, что мозг формирует систему внутреннего представления, включающую внутренние модели собствен-

ного тела и окружающей среды. Система внутреннего представления обеспечивает интерпретацию сенсорных сигналов и модификацию двигательных реакций, возникающих в ответ на эти сигналы. Можно полагать, что сам по себе управляющий центр не мог бы справиться с управлением сложными пространственно ориентированными движениями, затрагивающими большое число звеньев тела, если бы ЦНС не создавала внутреннее представление об управляемом объекте, его интегральный образ. Тело включает подвижные звенья, поэтому ЦНС должна уметь ставить в соответствие тактильные сигналы и кинестезию. С другой стороны, мозг должен “понимать”, что кинестетическая конечность и конечность, воспринимаемая зрительно — это одно и то же. Поэтому модель тела должна быть не одномодальной, а мультимодальной или даже, скорее, надмодальной. Не следует отождествлять модель тела с сенсорным гомункулулом — наличие таких гомункулулов скорее является предпосылкой для ее построения и калибровки. Система внутреннего представления должна включать не только модель собственного тела, но и систему

координат, в которой описывается ориентация и движение тела относительно внешнего пространства. Вопрос о системах отсчета, используемых ЦНС, также является одним из ключевых для понимания закономерностей сенсомоторного обеспечения позы и движений.

История вопроса

В пользу существования таких внутренних моделей, вырабатываемых мозгом, говорят клинические данные. В первую очередь, это многочисленные наблюдения фантома ампутированной конечности – феномена, известного с глубокой древности и впервые описанного Амбрузом Паре в 16 веке. Другим источником представлений о схеме тела явились сведения о том, что некоторые формы церебральной патологии тоже приводят к возникновению искаженных представлений о собственном теле и окружающем пространстве. На основе этих наблюдений *H. Head* и *G. Holmes* в 1911 г. высказали предположение о том, что в течение жизни благодаря синтезу разнообразных ощущений, исходящих из различных частей тела, в коре головного мозга создается “постуральная модель тела”, т.е. представление об относительной величине ее частей, их взаимосвязи, положении и т.д. [2]. В создании этого образа тела принимают участие тактильные, проприоцептивные и зрительные сигналы. С того времени накопились многочисленные наблюдения нарушений восприятия собственного тела и внешнего пространства при поражениях мозга. В свое время *M. Critchley* [3] классифицировал эти нарушения приблизительно в порядке нарастания сложности поражения. Более свежая классификация приводится в работе [4]. Она несколько отличается от классификации *M. Critchley*, хотя принципиально новых моментов в ней не так много:

1) Синдром “Алисы в стране чудес” – искаженное восприятие размера, массы и формы тела или его положения в пространстве, включая макросоматогнозию, микросоматогнозию и *Out of Body Experience (OBE)*.

2) Аллохирия (или дисхирия) – неверная локализация сенсорных стимулов (тактильных, зрительных, слуховых) – их отнесение к противоположной половине тела или внешнего пространства.

3) Аллодиния – боль, обусловленная стимулом, который обычно не вызывает боли.

4) Синдром “анархической руки” – ненамеренные, но целенаправленные и автономные движения верхней конечности и межконечностный конфликт.

5) Анозогнозия – отсутствие осознания собственного дефекта, например гемиплегии.

6) Аутоскопия – видение собственного тела в экстраперсональном пространстве.

7) Аутопрозопагнозия – неспособность распознать свое собственное лицо.

8) Аутоагнозия – ошибочная локализация частей тела и связанных с телом ощущений.

9) Агнозия формы тела – дефицит распознавания частей тела.

10) *Body Integrity Identity Disorder (BIID)* – устойчивое требование ампутации совершенно здоровых частей тела.

11) Специфическая афазия на названия частей тела.

12) Синдром Котара (*Cotard*) – иллюзорное представление о том, что человек мертв, несуществует, разлагается или потерял свою кровь или внутренние органы.

13) Деперсонализация – измененное, отстраненное или ослабленное субъективное восприятие.

14) Диморфобия – искаженное восприятие собственного внешнего вида.

15) Исчезающая конечность – неспособность к восприятию наличия и положения невидимой конечности.

16) Агнозия пальцев – неспособность индивидуально распознать и назвать пальцы.

17) Синдром Гершмана – пальцевая агнозия, аграфия, акалькулия, и трудности различения правое – левое.

18) *Heautoscopy* – зрительная галлюцинация с восприятием собственного двойника на некотором расстоянии.

19) Гетеротопагнозия – указание на части тела другого человека при задании показать части собственного тела.

20) Макро/микросоматогнозия – искаженное восприятие размера собственного тела или его частей (больше или меньше).

21) Зеркальный синдром – неспособность распознать свое отражение в зеркале.

22) Мизоплегия – ненависть по отношению к одной из частей собственного тела.

Тем не менее, система внутреннего представления не сводится только к схеме собственного тела. В работе [5] регистрировали активность клеток теменной коры японских макаков. Были обнаружены так называемые бимодальные клетки, которые реагировали на прикосновение к ладони и на зрительные стимулы в этой области. Затем макаки, которые в норме не пользуются орудиями, обучали в условиях фиксации в приматологическом кресле доставать пищу с помощью инструмента, напоминающего грабельки. После обучения рецептивные поля бимодальных нейронов расширялись и начинали включать области, достижимые с помощью инструмента. Этот пример

показывает, что система внутреннего представления включает несколько моделей, относящихся к разным зонам пространства и разным сенсорным модальностям. Здесь можно вспомнить старые представления о “*Raumschalen*” – зонах пространства, отличающихся по ведущим видам афферентации и способам действий в них, а также о выводах Н.А. Бернштейна о том, что каждый уровень управления движениями имеет свои ведущие виды афферентации. Поэтому ставить равенство между терминами “схема тела” и “система внутреннего представления” было бы неправильно.

Схема тела и восприятие у здоровых людей

Несмотря на всю ценность клинических наблюдений, им все-таки присущи определенные ограничения. Так, невозможно оценить соотношение реального и воспринимаемого положения, зависимость состояния внутренней модели от различных источников афферентации и т.п. Поэтому большой интерес представляют исследования, воспроизводящие характерные черты ампутированного фантома на здоровом человеке в условиях блокады проведения импульсов, поступающих в мозг от кожных, суставных и мышечных рецепторов руки по чувствительным нервам. Блокировать чувствительность можно, вводя анестетик в плечевое сплетение или останавливая кровотоки в руке с помощью жгута или пневматической манжетки (ишемическая деафферентация). Оказалось, что в этих условиях наблюдается своего рода “экспериментальный фантом”, “диссоциация”, рассогласование реального и воспринимаемого положения конечности, достигающее, порой, значительных величин [6, 7]. Отметим, что при ишемической деафферентации, несмотря на резкое снижение проприоцептивного притока, ни у одного испытуемого не появлялось ощущения отсутствия или “исчезновения” руки, либо ее дистальных звеньев. Кроме того, в любой момент времени деафферентированная конечность воспринималась как занимающая вполне определенное положение в пространстве. Этот факт можно объяснить тем, что осознание положения кинематических звеньев происходит не на основе “сырой” или даже сильно переработанной проприоцептивной информации, а на базе сложной информационной структуры – “схемы конечности”, ее внутренней модели, обладающей значительной степенью автономии. При изменении или резком снижении афферентации нарушается привязка этой модели к физическому пространству, может наблюдаться и дрейф отдельных ее параметров (например, уменьшается длина звеньев), но сама модель сохраняется и служит базой для восприятия.

В.С. Гурфинкель также получил интересные данные о связи схемы тела и восприятия тактиль-

ных стимулов [8]. Оказалось, что при тактильном раздражении поверхности тела восприятие следа движущегося по коже стимула зависит от того, какой участок тела раздражается и как он ориентирован в пространстве. Так, когда испытуемый держал кисть руки, согнутой в локте под прямым углом, ладонью к себе (в положении супинации), то наносимые на ладонь символы воспринимались нормальными, а при повороте кисти ладонью от себя те же стимулы интерпретировались как зеркальные. Таким образом, для правой руки в одном случае правой частью фигуры считалась часть, обращенная к большому пальцу, а в другом случае наоборот. Иначе говоря, ориентация по отношению к положению траектории в пространстве оказывалась важнее, чем ориентация по отношению к рецептивному полю.

Разработка методических подходов к изучению роли системы внутреннего представления в управлении движениями

Как бы ни были интересны приведенные выше данные, они относятся к особенностям осознанного восприятия. Между тем, согласно Н.А. Бернштейну на осознаваемом уровне отражается лишь небольшая часть работы нервной системы при выполнении пространственно ориентированных действий. Большинство интегративных действий, выполняемых внутренней моделью тела, осуществляется на более низких уровнях системы управления движениями и протекает на подсознательном уровне. Поэтому о роли системы внутреннего представления в управлении движениями можно узнать больше, перейдя от преимущественно психологических к физиологическим методам исследования. Такой переход требовал двух предпосылок. Первая – создание рассогласования внутреннего представления о положении и движении тела или отдельных его звеньев с реальной ситуацией. Вторая – нахождение таких произвольных двигательных реакций, которые были бы чувствительны к изменению конфигурации тела или его ориентации и, следовательно, могли бы служить объективными индикаторами возникновения подобного рассогласования. Это позволило бы исследовать такие вопросы, как степень детализации описания тела во внутренней модели, роль центральных структур и периферических обратных связей в формировании внутренней модели, соотношение консервативных и оперативных элементов схемы тела, роль системы внутреннего представления в распределении тонической активности мышц, системы отсчета, используемые мозгом для формирования внутреннего представления о конфигурации тела и его ориентации относительно внешнего пространства.

Для получения ответов на эти вопросы требовались методы для вызова несоответствия между реальным положением частей тела и его описанием в системе внутреннего представления или для создания ситуации неопределенности, в которой интерпретация афферентных сигналов будет зависеть от внутреннего представления, в частности, от системы отсчета, выбранной нервной системой.

Вибростимуляция мышечных рецепторов широко используется в исследованиях регуляции позы и движения. Такая стимуляция обычно вызывает укорочение стимулированных мышц и соответствующее движение, но если движение предотвращается жесткой фиксацией, возникает иллюзия движения в противоположном направлении. Этот эффект был использован для создания проприоцептивных иллюзий. Кроме того, был использован эффект кажущегося возвращения повернутой головы в нормальное положение при длительном ее удержании в этом положении. Для создания неоднозначных афферентных сигналов использовались повороты частей тела относительно друг друга с низкими скоростями, которые были ниже порога вестибулярного восприятия.

Для изучения влияния состояния системы внутреннего представления на постуральные автоматизмы был разработан оригинальный набор методик для повышения активности тоногенных структур с использованием вибростимуляции мышечных рецепторов или пост-активационных эффектов.

На первом этапе предпринимались попытки выяснить, как действует состояние системы внутреннего представления конфигурации тела при реализации некоторых постуральных реакций. Решение этой экспериментальной задачи, во-первых, требовало выбора тех реакций, которые были бы чувствительны к изменениям относительных положений частей тела, и, во-вторых, создания условий для изменений внутреннего представления, которые не обязательно соответствовали бы изменениям реальной конфигурации тела.

Что касается выбора постуральных реакций, которые облегчили бы получение информации об автоматическом уровне схемы тела, В.С. Гурфинкель и его коллеги, прежде всего, сосредоточили усилия на шейно-тонических эффектах, которые вызываются поворотами и наклонами головы, и являются широко известными постуральными автоматизмами.

Тонические эффекты на шею, изучавшиеся на таламических и децеребрированных животных, вместе с вестибулярными эффектами считались наиболее важными рефлексамии, обеспечивающими поддержание позы. Однако довольно трудно продемонстрировать соответствующие реак-

ции у здоровых людей. Эти реакции могут наблюдаться только в случае интенсивных мышечных усилий, усталости или у пациентов с поражением головного мозга. В.С. Гурфинкель предположил, что эффекты поворота головы относительно корпуса могут проявиться, если уровень активности центральных структур, отвечающих за контроль тонуса постуральной мускулатуры, будет каким-то образом увеличен [9]. В этом предположении он также принял во внимание старые наблюдения И.С. Беритова, который обнаружил, что поворот головы оказывал влияние на мышцы ног у децеребрированной кошки только тогда, когда уровень мышечного напряжения был достаточно высоким, но не максимальным. Когда уровень жесткости децеребрированного препарата уменьшался, поворот головы не вызывал перераспределения напряжения мышц конечностей.

Итак, для наблюдения шейных влияний у человека необходимо было разработать методы, способные повысить уровень активности центральных тоногенных структур. Было обнаружено, что этого можно достичь двумя способами: 1) путем длительной активации мышечных рецепторов вибростимуляцией; 2) с использованием, так называемого, постконтракционного эффекта [10], т.е. непроизвольного напряжения, развивающегося в мышцах после предварительного произвольного усилия.

Влияние наклонов головы на мышцы рук можно было наблюдать в простейшем эксперименте с пост-эффектом. В этом эксперименте испытуемый пытался поднять руки, растягивая резиновый жгут, прижимавший их к корпусу, развивая средний уровень усилия в течение 60 с. Затем он расслаблял мышцы, жгут падал на пол и не препятствовал последующему непроизвольному движению рук. При нормальном положении головы пост-активационный эффект (поднятие рук) развивался симметрично. При наклоне головы вправо или влево возникла асимметрия: пост-активационный эффект заметно уменьшался на стороне наклона, и рука падала. Если голова была наклонена изначально, то пост-активационный эффект был асимметричным с самого начала.

Влияние поворота головы на мышцы ног изучали в положении сидя. Испытуемый сидел в высоком кресле, голени висели свободно, стопы не касались пола. Перед голеними был помещен жесткий стержень, и испытуемые, стремясь разогнуть ноги в коленных суставах, прикладывали небольшое изометрическое усилие к этому стержню. После выдерживания этого усилия в течение 40–60 с испытуемый расслаблял разгибатели колена, и стержень убирался. Через 2–3 с начиналось непроизвольное разгибание ног в коленных суставах, сохранявшееся около 1 мин. Если голова находилась в среднем положении, разгибание

ног в коленных суставах (и электрическая активность *m. quadriceps*) было симметричным. Поворот головы влево или вправо сопровождался значительным ослаблением разгибания ног на “подбородочной” стороне и некоторым усилением разгибания на “затылочной” стороне.

Подобные же эффекты наблюдались, когда вместо пост-эффекта использовалась вибрация ахиллова сухожилия. У сидящего субъекта вибрация ахиллова сухожилия вызывала активацию четырехглавых мышц и разгибание в коленных суставах. Такое разгибание носило тонический характер и продолжалось до конца вибростимуляции. Если испытуемый поворачивал голову вправо, активность разгибателей правого колена уменьшалась, а активность левого колена несколько увеличивалась. Поворот налево полностью изменял реакцию. Были продемонстрированы и многие другие примеры влияния поворота и наклона головы и корпуса. Эти данные послужили основой для дальнейших исследований роли системы внутреннего представления в постуральном контроле.

Что касается диссоциации между внутренним представлением о положении головы в пространстве и ее реальным положением, то она вызывалась различными способами. В частности эту диссоциацию создавали, вызывая проприоцептивные иллюзии посредством вибрации мышц, используя феномен субъективного “возвращения” воспринимаемого положения головы к средней линии во время длительного удержания в поворотном положении, помещая испытуемого в неоднозначную ситуацию, когда его туловище очень медленно вращается относительно неподвижной головы, и даже с помощью гипнотического внушения поворота головы.

Постуральные реакции в условиях рассогласования реального и воспринимаемого положения звеньев тела

В одной серии экспериментов иллюзия поворота головы вызывалась вибрацией мышц шеи. Односторонняя вибрация мышц шеи с частотой 60–80 Гц вызывала тонический эффект, сокращение стимулируемых мышц и поворот головы. Однако, если положение головы относительно тела было фиксированным, та же самая вибрация вызывала отчетливую иллюзию поворота головы в противоположном направлении. Влияние реального и иллюзорного поворота головы на состояние мышц ног наблюдалось в условиях повышенной тонической активности, созданной описанными выше методами. Оказалось, что иллюзорное изменение положения головы влияло на распределение мышечного тонуса даже сильнее, чем реальный поворот головы (не только раз-

гибание одной ноги, но и появление сгибания в другой ноге) [11].

Диссоциация между реальным положением головы и отражением ее положения в системе внутреннего представления, проявлялась также в эксперименте с “возвратом” головы. Испытуемого, сидящего в кресле с закрытыми глазами, просили повернуть голову и удерживать ее в этом положении. Раз в 2 мин испытуемый с помощью джойстика указывал предполагаемое положение головы в пространстве. Одновременно регистрировалось распределение тонуса в мышцах ног. Из записей положения джойстика было видно, что голова медленно “возвращается” в среднее положение; характерное время почти полного субъективного возвращения было около 8–10 мин. Параллельно с этим происходило изменение тонуса мышц ног. Перед поворотом головы активность мышц ног была симметричной; поворот головы вызывал асимметрию, которая начинала уменьшаться через 4 мин и полностью исчезала через 8–10 мин. Открытие глаз восстанавливало восприятие реального положения головы и в то же время восстанавливало асимметрию мышечного тонуса. И в этом случае перераспределение постуральной мышечной активности было связано с изменениями в системе внутреннего представления относительного положения сегментов тела [12].

В лаборатории В.С. Гурфинкеля также изучались изменения вестибуломоторных реакций человека, возникающие в результате диссоциации между реальным и иллюзорным положением тела. Так, в исследовании Б.Н. Сметанина и др. [13] было показано, что иллюзия движения тела стоящего испытуемого, возникающая в результате вибрации мышц голени, вызывает такое же усиление вестибуломоторных реакций на гальваническую стимуляцию, что и произвольный наклон тела. В другом исследовании [14] было установлено, что изменение направления вестибуломоторной реакции после поворота головы не является результатом прямого взаимодействия вестибулярной и шейной афферентации, а зависит от центральных механизмов, ответственных за целостное восприятие конфигурации тела. Изменение внутреннего представления о положении головы под воздействием вышеупомянутого явления “возврата” также приводит к изменению направления вестибуломоторных реакций [15].

Итак, было показано, что постуральные автоматизмы модулируются внутренним представлением о конфигурации тела. Однако можно предположить, что система внутреннего представления включает в себя не только модель собственного тела, но и систему отсчета, в которой описываются ориентация и движение тела относительно внешнего пространства. В зависимости от ситуа-

ции и двигательной задачи организм может использовать систему отсчета, привязанную к туловищу, голове, внешнему пространству или какому-либо движущемуся объекту. Важный шаг в демонстрации роли внутренних моделей в моторном контроле был сделан в исследованиях влияния перехода от одной системы отсчета к другой на так называемые шейно-глазодвигательные реакции (*COR*).

Такой выбор объекта исследования был обусловлен важностью проприоцептивной информации от мышц шеи для стабилизации головы, контроля взгляда, распределения мышечного тонуса и восприятия положения тела относительно вертикали. Исследования тонических воздействий мышц шеи на мышцы ног, описанные выше, показали, что эти воздействия не ограничиваются простыми рефлекторными реакциями, а зависят от внутреннего представления конфигурации тела. Эти результаты позволили предположить, что влияние шеи на экстраокулярные мышцы также не является исключительно рефлекторным, но может включать компоненты, зависящие от внутреннего представления движения головы относительно туловища и от особенностей положения корпуса. Классический подход к изучению шейных рефлексов использует вращение туловища относительно неподвижной головы, так как это исключает эффекты, связанные с вестибулярной стимуляцией. Известно, что на низкой скорости эти повороты воспринимаются как вращение головы относительно неподвижного туловища. Этот факт показывает, что в отсутствие дополнительных источников информации система внутреннего представления имеет тенденцию использовать привязанную к туловищу систему координат и интерпретировать взаимное движение головы и туловища как вращение головы относительно неподвижного туловища. Однако такое предпочтение не является абсолютным, и в условиях этого эксперимента можно легко спровоцировать переход от эгоцентрической системы координат (привязанной к телу) к аллоцентрической (привязанной к внешнему пространству).

В.С. Гурфинкель разработал оригинальную экспериментальную парадигму. Человек с закрытыми глазами находился в кресле, установленном на подвижной платформе, совершавшей синусоидальные повороты влево и вправо на $\pm 20^\circ$. Частота этого вращения лежала в диапазоне 0.007–0.05 Гц и подбиралась индивидуально. В этих условиях вращение кресла вызывало иллюзорные ощущения поворотов головы и большие движения глаз. “Внешний объект” представлял собой прочную несмещаемую рукоятку, жестко прикрепленную к массивному неподвижному столу. Рукоятка была в пределах досягаемости испытуемого во всех положениях стула, на котором он сидел. Горизонтальная составляющая движений

глаз регистрировалась с помощью электроокулографии (ЭОГ). Испытуемому давалось указание расслабиться и не делать сознательных попыток контролировать направление взора. По устной команде он должен был захватить рукоятку, жестко прикрепленную к столу. После эксперимента испытуемому предлагалось рассказать о своих ощущениях.

При свободной голове минимальная скорость (0.007 Гц) не вызывала ощущения поворотов тела ни у одного из испытуемых. Большинство испытуемых не чувствовали, что тело поворачивается до частоты 0.02–0.03 Гц, а некоторые испытуемые воспринимали тело как неподвижное даже при максимальной частоте 0.05 Гц. При неподвижной голове (надетый на голову шлем жестко крепился к потолку) все испытуемые воспринимали вращение стула как повороты головы относительно неподвижного тела.

Иллюзия поворота головы сопровождалась антикомпенсаторными движениями глаз в направлении иллюзорного движения. Захват жесткой рукоятки, зафиксированной относительно пола, вызывал заметные изменения в восприятии: появлялось ощущение поворота тела в пространстве (в направлении реальных поворотов туловища). Движения глаз после исчезновения иллюзии становились намного меньше, если человек берет жесткую рукоятку, что приводит к исчезновению иллюзии. Интенсивность ощущения скорости вращения туловища возрастала с увеличением скорости движения кресла. Одновременно с появлением ощущения движения тела исчезло ощущение поворотов головы. Следует подчеркнуть, что в используемом диапазоне частот ни один из испытуемых не сообщал об ощущениях движений тела, пока он не захватывал рукоятку, прикрепленную к полу комнаты. Тем не менее, у всех испытуемых захват рукоятки вызывал ощущение вращения тела, соответствующее реальному движению. Напротив, захват гибкого стержня не вызывал такого эффекта [16].

Вероятно, схватывание жесткой рукоятки и гибкого стержня вызывало более или менее сходные паттерны тактильной и проприоцептивной афферентной информации. Однако эти две, казалось бы, очень похожие ситуации приводили к совершенно разным типам восприятия. По-видимому, жесткая рукоятка воспринималась как объект с нулевой податливостью, а тонкий стержень — как объект, способный деформироваться, скользить или наклоняться относительно тела. Следует подчеркнуть, что знания свойств окружающих тел (податливых и гибких или жестких и неподвижных) и неподвижности земной поверхности не связаны с уровнем рефлексов — это уровень внутреннего представления собственного тела и внешнего мира.

Вывод о том, что эффект контакта с внешним объектом зависит не только от модальностей возникающей афферентации, но и от значения контакта в контексте априорных представлений о свойствах ближайшего окружения, был подтвержден двумя наблюдениями: 1) захват рукоятки может быть заменен давлением ноги на неподвижный внешний объект (что вызывает совершенно другую афферентную картину, которая, однако, имеет одинаковое содержание с точки зрения пространственной информации) и 2) изменение проприоцептивного афферентного входа под воздействием мышечной вибрации не устраняет эффект захвата рукоятки, поскольку вибрация изменяет только один компонент сенсорного комплекса, соответствующего контакту со стационарным объектом.

Важно подчеркнуть, что тактильный контакт с твердым объектом вызывает переход от внутреннего представления, основанного на системе координат, связанной с собственным телом (корпусом в качестве референтного объекта), к системе отсчета, привязанной к внешнему миру. Это убедительно демонстрирует, что в ЦНС переход из одной системы координат в другую не ограничивается изменением точки начала координат, осей координат или поворота этих осей. Этот переход включает в себя изменение интерпретации поступающей сенсорной информации, что может вызывать нетривиальные перцептивные и моторные эффекты.

Оказалось, что изменение направления взора, вызванное вращением головы, не является чисто рефлекторным движением и сильно зависит от интерпретации относительных движений сегментов тела системой внутреннего представления. Этот вывод мог бы получить существенные дополнительные доказательства, если бы оказалось, что движения глаз могут быть инициированы вращением в других частях позвоночника. В отличие от шеи у них нет известной физиологической “инфраструктуры” для такой специфической реакции, как шейно-глазодвигательный рефлекс (*COR*). Однако скручивание на уровне поясницы или таза относительно ступней можно выполнять только в положении стоя, что потребовало модернизации эксперимента.

Экспериментальная установка представляла собой поворотный круг с электроприводом, способным поворачиваться влево и вправо относительно вертикальной оси. Амплитуда вращения могла регулироваться в диапазоне от $\pm 6^\circ$ до $\pm 20^\circ$, а частота вращения платформы — от 0.007 до 0.05 Гц. Набор крепежных приспособлений позволял фиксировать голову, голову и плечо, голову, плечевой пояс и таз относительно потолка экспериментальной комнаты. Приспособления, соединенные с подвижной кареткой, предотвращали

вращение неподвижной части тела относительно внешнего пространства, но не препятствовали колебаниям тела в сагиттальной и фронтальной плоскостях. Таким образом, можно было скручивать тело на небольшие углы на трех разных уровнях: 1) на уровне шеи (фиксация головы шлемом к потолку); 2) на уровне поясницы (фиксация головы и плечевого пояса или только плечевого пояса); 3) вращение ног относительно таза (фиксация всей верхней части тела, включая таз). Повороты платформы при отсутствии контакта с дополнительной опорой, вызвали заметные горизонтальные движения глаз. При фиксации тела испытуемого на уровне головы, плеч или таза направление взора (ЭОГ) изменялось синусоидально, но в противоположном направлении относительно движения платформы. Иначе говоря, движение глаз происходило в направлении иллюзорного вращения и являлось антикомпенсаторным.

Стоя на платформе с неподвижно закрепленной головой, все испытуемые сообщали, что чувствовали повороты головы или всего тела относительно ступней, в то время как туловище и ноги сохраняли постоянное положение в пространстве [17].

Эти результаты подтвердили данные предыдущих экспериментов, связанных с изменением системы внутреннего представления. Так, исследования влияния гальванической стимуляции лабиринтов на вертикальную позу показали, что в условиях сенсорного конфликта направление отклонения тела под действием тока определяется не реальной ориентацией головы относительно тела, а субъективными ощущениями испытуемого. Если изменялось восприятие вертикали из-за визуальной иллюзии после непродолжительного ношения призматических очков, то изменялся и наклон тела во фронтальной плоскости. Наличие обнаруженных в данном исследовании влияний со стороны зрительной системы, меняющих распределение тонуса постуральных мышц, свидетельствует о том, что может быть и обратное влияние на систему внутреннего представления со стороны окуломоторной системы. Такое влияние, возможно, является компонентом ориентационных синергий, которые относятся к базовому поведенческому репертуару. Наблюдавшиеся нами движения глаз могли быть проявлением работы таких механизмов, связывающих вращение тела в пространстве с направлением взгляда. Однако в данном случае речь идет об иллюзорных поворотах, т.е. это влияние проявляется на уровне внутреннего представления.

Итак, система внутреннего представления, которая позволяет определить взаимную ориентацию звеньев тела и их положение в пространстве, является необходимой предпосылкой для орга-



Рис. 1. Возможная организация сенсомоторного взаимодействия и управления движениями согласно В.С. Гурфинкелю (по [23]).

низации восприятия и действия. Вместе с тем, вопрос о том, как формируется эта система, каково в ней соотношение врожденных и приобретенных элементов, какова роль различных афферентных источников в ее функционировании, остается во многом неясным [18]. Можно предполагать, что правильное представление о размере и конфигурации звеньев тела должно базироваться на интеграции зрительной и проприоцептивной информации. Действительно, и проприоцепция, и зрение являются основными источниками сведений о положении тела и его звеньев в пространстве [19]. В литературе часто дискутируют о том, какой из этих входов более важен [20, 21]. Иногда предполагалось, что зрение является калибрующим для проприоцепции, другие исследователи, наоборот, считали, что “мышечное чувство” калибрует зрение. Необходимо подчеркнуть, что проприоцепция может обеспечить привязку к эгоцентрической системе координат, т.е. системе координат, связанной с телом, в то время как зрение является ведущим при определении положения относительно внешнего пространства, т.е. в аллоцентрической системе координат [21, 22]. Что касается формы звеньев тела и их размерных характеристик, то, по всей видимости, их опреде-

ление должно базироваться на хранящихся в памяти представлениях, объединяемых понятием “схема тела” (рис. 1, [23]). Вместе с тем, в лаборатории В.С. Гурфинкеля было показано, что при отсутствии зрительного контроля представления о форме и размере руки оказываются искаженными [24, 25]. Этот вывод был подтвержден и другими исследователями в ряде недавних работ [21, 26].

Эксперименты по изучению моторного контроля в условиях невесомости

Система внутреннего представления и адаптация к невесомости. Двигательная система наземных животных исторически формировалась под значительным влиянием гравитационных сил. К концу 70-х гг. прошлого века уже были описаны некоторые феномены, наблюдающиеся в двигательной системе в условиях измененной гравитации. Так важным этапом в исследовании позного контроля в условиях пониженного тяготения стала работа В.А. Богданова, В.С. Гурфинкеля и В.Е. Панфилова [27]. Использованный ими стенд для вывешивания тела человека в наклонном положении обеспечивал испытуемому пять степеней свободы, а верхняя точка крепе-

ния системы была неподвижна, и испытуемый передвигался по конической поверхности. Оказалось, что в условиях моделированного пониженного тяготения поза и локомоции человека характеризуются сгибательной установкой. Был сделан, подтвердившийся впоследствии вывод о том, что удобная стойка космонавта на поверхности Луны будет характеризоваться сгибательной установкой в крупных суставах. Однако следует подчеркнуть другое любопытное обстоятельство. Авторы отмечали, что первое вставание испытуемых на почти вертикальную опорную поверхность стенда сопровождалось чувством неуверенности. Они вставали на цыпочки, передвигали ногами, отыскивая устойчивое положение. Выполнение команды стоять по стойке “смирно” сопровождалось нарушением равновесия. После первых 20–30 мин пребывания на стенде испытуемые передвигались уже более уверенно и сохраняли устойчивое вертикальное положение как в удобной стойке, так и по команде “смирно”. Надо полагать, что это требовало выработки нового представления о вертикальности, независимого от отолитов вестибулярного аппарата. Сейчас можно предполагать, что это представление опиралось на опорную афферентацию — ведь прижим к опоре, хотя и с силой равной всего 1/6 веса сохранялся. Сохранялся и паттерн перераспределения давления и изменения моментов в голеностопных суставах при отклонении от положения равновесия. Согласно работе [28] именно эти факторы служат для выработки представления о вертикали, уставки, относительно которой регулируется вертикальная поза и которая может не совпадать ни с гравитационной вертикалью, ни с направлением оси тела. Интересно, что по сообщениям испытуемых субъективная вертикаль совпадала с поструральной. Положение тела после адаптации казалось нормальным, несмотря на то, что этому противоречила не только вестибулярная, но и зрительная информация — лежащие на боку здания и т.п.

К концу 70-х гг. прошлого века уже были описаны некоторые феномены, наблюдающиеся в двигательной системе в условиях измененной гравитации, а именно: формирование флексорной “эмбриональной” установки тела (поза усталой обезьяны), атония мышц-экстензоров, снижение максимальной силы и массы мышц. Первоначально предполагалось, что эти изменения являются следствием отсутствия адекватной информации с вестибулярного входа. Однако, уже в то время, в экспериментах с антиортостатической гипокинезией было показано, что пониженная активность двигательной системы на Земле также приводит к развитию указанных феноменов, аналогичных наблюдаемым в невесомости [29].

Работы В.С. Гурфинкеля и его коллег в области космической физиологии, в первую очередь,

были направлены на изучение процессов, протекающих на высших уровнях управления движениями, особенностей программирования движений, изменений в системе внутреннего представления. Эта направленность интересов не случайна. В.С. Гурфинкель рассматривал исследование на борту орбитальных станций (ОС) как уникальную возможность посмотреть, как ЦНС человека приспосабливается к функционированию в необычных условиях микрогравитации, с которыми она никогда не встречалась ранее. Возможность работы сенсомоторной системы в невесомости вовсе не очевидна. Недаром одна из первых программ советско-французских исследований в космосе носила название “Физали” от слова “физалия”, т.е. португальский корабль — вид колониальных гидроидных полипов из отряда сифонофор. Выбор этого названия предполагал, что человек в невесомости, лишившись опоры и гравитационной вертикали, превратится по своему двигательному поведению во что-то вроде медузы, утратив представление о верхе и низе, где право и лево, потеряв мышечный тонус и способность к сложным координированным действиям. Казалось бы, такой взгляд имеет под собой некоторые основания. В невесомости нарушается работа отолитового аппарата, исчезает опорная афферентация, снижение мышечного тонуса должно повлиять на проприоцепцию. Часто отмечают, что сохранным остается зрение, однако следует помнить, что зрение — это не только процесс формирования изображения на сетчатке. В зрительном восприятии огромную роль играют движения глаз, а нарушения в работе вестибулярного аппарата должны неизбежно сказаться на вестибуло-глазодвигательных реакциях. Тем не менее, работоспособность человека в КП сохраняется. Он способен выполнять сложные координированные действия, пусть медленнее и с большим числом ошибок, чем на Земле. С чем может быть связана эта способность к адаптации? Почему вообще система управления движениями продолжает работать?

Для человека характерно большое разнообразие и богатство поз: стоя, сидя и лежа; симметричных и асимметричных; простых и сложных. Сенсомоторная система должна работать во всех этих позах, при разной ориентации звеньев тела относительно вектора силы тяжести. Такая способность может быть определенного рода преадаптацией к условиям невесомости. Для животных, которые занимают всегда строго определенную ориентацию по отношению к гравитационному вектору, например, никогда не лежат на спине или на боку, исчезновение силы тяжести должно иметь более драматические последствия. Конечно, этот фактор вряд ли является главным. Однако идея о том, что возможность адаптации человека к условиям КП тесно связана со способно-

стью его мозга к построению внутренних моделей собственного тела и внешней среды, в том числе для резко изменившихся условий, представлялась плодотворной.

Эксперимент “Поза”. Такая концепция повлекла за собой и выбор соответствующих методических подходов. Необходимо было воздействовать на разные физиологические системы и исследовать сенсомоторное взаимодействие на разных уровнях. Эти подходы нашли воплощение уже в первом советско-французском эксперименте “Поза”, проводившемся в 1982 г. на борту ОС “Салют 7”. В этом эксперименте изучали вклад различных сенсорных систем в поддержание равновесия и позное обеспечение произвольных движений. Дело в том, что поза является результатом функционирования антигравитационной системы и отражением функционирования целого комплекса физиологических механизмов. В состав этого комплекса входят сенсорные системы разной модальности, спинальные и стволовые механизмы вестибулярных и зрительных постуральных рефлексов, а также внутренняя модель тела (схема тела), обеспечивающая сенсомоторное взаимодействие, направленное на реализацию этой задачи и ее воплощение в конкретное распределение активности скелетной мускулатуры.

В конкретные задачи эксперимента “Поза” входил анализ процесса адаптации постуральной системы к условиям невесомости, проверка гипотезы о повышенной роли зрения в управлении движениями в этих условиях и оценка состояния рефлекса на растяжение.

Классические представления о механизмах регуляции позы, состояли в том, что поддержание положения тела и восстановление нарушенного равновесия осуществляются за счет различных постуральных рефлексов. Однако, если взаимоположение звеньев тела достигается посредством антигравитационных рефлексов, то в невесомости задача сохранения выпрямленной вертикальной позы стала бы чрезвычайно сложной из-за снятия статических моментов в суставах, исключения одной из референтных систем – гравитационной вертикали, изменения вестибулоспинальных влияний, исчезновения опорной афферентации. Напротив, если, несмотря на эти изменения, поддержание позы будет возможно, это было бы весомым аргументом того, что регуляция осуществляется на базе центральной программы, с использованием механизмов схемы тела.

Анализ механографических данных и киноматериалов показал, что привычное взаимоположение звеньев тела относительно друг друга при инструкции стоять прямо в общих чертах сохранялось [30]. Следует заметить, что если в самом начале полета имел место значительный наклон тела вперед относительно опорной площадки, то

уже на 3-и сут полета при нормальном зрении поза космонавта была близка к наземной [31].

Увеличенный наклон тела вперед был связан с перераспределением активности мышц сгибателей и разгибателей голеностопного сустава. В невесомости исчезает статический момент относительно голеностопного сустава, а пассивные упругие силы разгибателей сустава вызывают пассивный наклон тела назад. Поэтому для сохранения привычного положения тела необходима активация передних большеберцовых мышц. Их повышенная активность наблюдалась уже на 2-е сут, несколько ослабляясь к седьмым суткам.

Итак, в невесомости человек способен воспроизвести привычную для него вертикальную позу. При этом, как и на Земле, выключение периферического зрения или зрения вообще вызывало наклон тела вперед. Величина этого наклона в невесомости была значительно большей, чем на Земле.

Позная активность проявляется и при движениях. Так в наземных условиях быстрому подъему руки предшествуют изменения электрической активности мышц туловища и ног (так называемые упреждающие позные реакции), в частности, вспышка активности двуглавой мышцы бедра и вытормаживание электрической активности трехглавой мышцы голени, которые продолжают и после начала движения руки.

Подъем руки вызывает отклонение тела назад, сопровождающееся увеличением активности мышц сгибателей и разгибателей голеностопного сустава (так называемые компенсаторные реакции). Оба этих компонента, как упреждающий, так и компенсаторный, уменьшают эффект возмущения и обеспечивают динамическую стабилизацию позы.

В условиях невесомости кинематика изменений положения тела практически соответствовала кинематике, наблюдавшейся в наземных условиях. В полном объеме в течение 7-суточного полета сохранялись и компенсаторные реакции. Однако упреждающие позные реакции изменялись. Уже на вторые сутки исчезало вытормаживание электромиографии (ЭМГ) трехглавой мышцы голени и появлялось вытормаживание передней большеберцовой мышцы. Вспышка активности двуглавой мышцы бедра сохранялась на 2-е сут полета, но затем снижалась или исчезала совсем. Кроме того, к 7-м сут появлялось вытормаживание четырехглавой мышцы бедра, и постепенно усиливалось и становилось все более ранним вытормаживание передней большеберцовой мышцы.

При движении подъема на носки, которое можно рассматривать как переход из одной фиксированной позы в другую, как кинематические,

так и ЭМГ-характеристики полностью сохранились в течение всего полета.

Возбудимость рефлекса на растяжение передних большеберцовых мышц измеряли при внезапном резком движении опорной платформы вперед. На Земле такое движение вызывало через 100–120 мс выраженную вспышку активности. В начале полета эта фазическая активность была примерно такой же, как в наземных условиях, однако она постепенно снижалась от суток к суткам. Такое снижение возбудимости не сопровождалось нарушениями позного равновесия [31].

Все эти результаты можно рассматривать как аргумент в пользу наличия центральной программы регуляции вертикальной позы. Можно полагать, что в невесомости система управления позой и движениями использует схему тела, выработанную в условиях земной гравитации и продолжающую функционировать в ее отсутствие. Как известно, схема тела является очень устойчивой структурой, сохраняющей полное описание тела даже после ампутации отдельных его звеньев (фантом ампутированных).

Полученные в эксперименте “Поза” данные позволили также развить представления о двухуровневой архитектуре регуляции физиологических функций применительно к процессам адаптации к невесомости. Обнаруженная в этом эксперименте довольно быстрая перестройка фоновой активности постуральных мышц и некоторые другие изменения, возникающие в невесомости уже на 2-е сут, свидетельствуют о наличии быстрой фазы адаптации, т.е. об оперативной перестройке. К концу полета появлялись признаки более медленной адаптации, проявлявшиеся в исчезновении упреждающей активности двуглавой мышцы бедра, снижении ответа на растяжение и других изменениях. Это свидетельствует о перестройке базисных регуляторных механизмов и медленной адаптации к невесомости, осуществляемой путем подавления программ, требующих больших затрат энергии и ставших бесполезными в новой ситуации.

Эксперимент “Поза” не только принес ценные научные результаты, но и показал возможность проведения сложных нейрофизиологических экспериментов на борту ОС, что впоследствии привлекло к исследованиям в невесомости большое число ведущих специалистов из разных стран: Франции, США, Бельгии, Испании.

Эксперименты “Физали” и “Иллюзия”. В следующей серии экспериментов “Физали”, проводившейся на ОС “Мир” в 1988 г., к исследованиям регуляции позы добавились исследования движений глаз, распознавания сложных тактильных стимулов и воспроизведения движений, задаваемых системой внутреннего представления.

Исследования произвольных движений были продолжены анализом синергии Ж. Бабинского, предотвращающей падение при наклоне корпуса. Эта синергия разрушается при поражениях мозжечково-вестибулярного комплекса. Поэтому было интересно исследовать подобную синергию в условиях невесомости, когда с одной стороны нарушена работа вестибулярного аппарата, а с другой – наклоны не создают угрозы падения. Производились наклоны туловища с максимальной скоростью на 35° вперед или назад, стопы были фиксированы к полу [32]. Оказалось, что в полете общая картина аксиальной синергии сохранялась. Движение верхней части тела сопровождалось направленным в противоположную сторону движением нижней. При наклонах назад углы сгибания в коленных суставах и смещения таза вперед были даже больше, чем в наземных условиях.

Сохранность аксиальной синергии в невесомости, когда критической необходимости в такой сложной и специализированной синергии нет, свидетельствует в пользу управления по центральной программе. Тот факт, что эта синергия реализуется изменившимся набором мышц говорит о том, что с точки зрения ЦНС ведущей является пространственная картина аксиальной синергии, а не последовательность активации мышц.

Еще одно исследование, начатое в рамках программы “Физали” [33] и продолженное во время трех полетов в 1992–1993 гг. (эксперимент “Иллюзия”) [34], было направлено на изучение проприоцептивной системы при помощи вибрационной стимуляции мышечных рецепторов. Эта стимуляция удобна тем, что она вызывает как двигательные ответы в виде тонического вибрационного рефлекса и других позных реакций, так и центральные эффекты в виде иллюзий движения и положения тела.

Вибрация мышцы с частотой 60–80 Гц инициирует интенсивный поток афферентных сигналов от рецепторов мышечных веретен. У стоящего человека такая вибрация вызывает постуральные реакции, а в случае, когда движение не может быть реализовано из-за механических ограничений – сенсорные эффекты (иллюзии движения). Так, при стоянии с закрытыми глазами в наземных условиях, вибрация ахилловых сухожилий вызывает наклон всего тела назад, а передних большеберцовых мышц или задней группы мышц шеи – наклон вперед. Если наклоны тела блокировать жесткой фиксацией, то возникают иллюзорные ощущения наклона тела. При стимуляции мышц ног эти иллюзорные движения направляются в сторону, противоположную направлению двигательных реакций; при вибрации мышц шеи иллюзии имеют то же направление, что и двигательные ответы.

И на Земле, и в невесомости при вибрации мышц тело отклонялось как единое целое за счет изменения голеностопных углов. Отклонения тела в ответ на вибрацию ахилловых сухожилий в первую неделю полета были сопоставимы с зарегистрированными на Земле. На 20-е сут полета амплитуда ответа снижалась в 4–5 раз. Реакции на вибрацию передних большеберцовых мышц в невесомости либо отсутствовали, либо были очень малыми. Вибрация мышц шеи вызывала отклонение тела в противоположную сторону (назад) по отношению к реакциям в наземных условиях (вперед). Изменения позы при вибростимуляции в невесомости протекали примерно вдвое медленнее.

Сопоставление ЭМГ, зарегистрированных на земле и в полете, показало, что мышцы, которые на Земле увеличивают свою активность в ответ на вибрацию, в невесомости не активировались. Вместо этого ЭМГ-ответы возникали в их антагонистах. Таким образом, при сохранном типе двигательных ответов картина мышечной активности в невесомости была иной. Это подтвердило представление о том, что поздние реакции на вибрацию — это не просто рефлекторные ответы, а сложные реакции центрального происхождения.

Сенсорные эффекты вибрации (иллюзии движения) в невесомости также возникали. При фиксации в области таза на Земле иллюзии легче вызывались вибрацией передних большеберцовых мышц, в невесомости — вибрацией ахилловых сухожилий. В невесомости при наличии осевой нагрузки возникали иллюзии такого же типа, как на Земле. Без осевой нагрузки вибрация передних большеберцовых мышц в начале полета вызывала иллюзии наклона тела назад, однако позднее, примерно к 20-м суткам, появлялись иллюзии подъема всего тела по вертикали, которых на Земле не бывает. При создании осевой нагрузки восстанавливались иллюзии наклона тела, характерные для наземных условий. Вероятно, что появление новых иллюзий во время длительного полета связано с изменением модуса использования мышц в локомоторной и поздней активности и соответствующими перестройками в системе внутреннего представления пространства.

Итак, несмотря на изменения на уровне мышечных рецепторов, стимуляция проприоцептивной системы вибрацией, вызывает весь спектр известных на Земле реакций — локальные и отдаленные рефлекторные ответы, поздние реакции, иллюзии движения. Вибрационные иллюзии движения облегчаются и со временем приобретают новые качества (иллюзия подъема по вертикали).

В программе “Физали” изучали также движения глаз [35, 36]. Исследования реакции установки взгляда при скачкообразном перемещении мишени, прослеживания плавных движений, воспро-

изведения саккадических и плавных следящих движений по памяти, стабилизации взгляда при движении головы, показали, что основные виды глазодвигательной активности сохраняются и могут быть реализованы в условиях орбитального полета.

Интересные результаты были получены при исследовании оптокинетического нистагма [37, 38]. Известно, что на его статические и динамические характеристики оказывает влияние отолитовая часть вестибулярного аппарата. Влиянием отолитовых органов объясняют, в частности, асимметрию вертикального оптокинетического нистагма в зависимости от направления стимула вверх или вниз. В начальный период пребывания в невесомости наблюдаются изменения характеристик вертикального оптокинетического нистагма (инверсия асимметрии), которые в более поздние сроки, начиная с 3–5 сут, компенсируются. В этот период появляются и другие стойкие изменения характеристик нистагма, которые сохраняются и в течение первой недели после приземления. Наибольшие изменения претерпевал такой параметр, как положение центра фиксации, представляющий собой фактически смещение постоянной составляющей оптокинетического нистагма, т.е. являющийся его “статической” характеристикой. Полученные результаты показали, что динамические эффекты в течение длительного полета компенсируются, а статические эффекты сохраняются, проявляясь и в ранний послеполетный период.

Высокая адаптивность системы управления движениями глаз свидетельствует о том, что и ее деятельность, скорее всего, в значительной мере контролируется системой внутреннего представления пространства.

Два эксперимента в программе “Физали” были направлены на исследование схемы тела и системы тактильного восприятия, а также движений, воспроизводящих мысленный образ.

Связь процессов переработки тактильной информации с функционированием схемы тела исследовалась в эксперименте по распознаванию сложных тактильных стимулов, так называемого кожного чтения [13]. На земле восприятие положения звеньев тела зависит от проприоцептивных и интероцептивных входов, которые подвержены влиянию тяжести, в восприятие положения также вносит вклад информация, поступающая с отолитов. Таким образом, исследование кожного письма в невесомости могло дать сведения о эгоцентрической системе отсчета и механизмах восприятия положения тела.

Для экспериментов в космосе была специально разработана вибротактильная матрица, стержни которой активировались последовательно, так чтобы сформировать нужный стимул. Проба со-

стояла в предъявлении одного из трех символов “9”, “R” и “1” в одной из четырех ориентаций. После предъявления стимула обследуемый должен был распознать его и нажать кнопку с соответствующим символом в нужной ориентации на клавиатуре. Эксперименты проводились на ладони в двух положениях (к себе и от себя), и на бедре при разогнутой ноге (вертикальная поза), и при угле 90° в коленном и тазобедренном суставах. Исследование было выполнено на двух космонавтах до, во время и после советско-французского КП (миссия Арагац, ноябрь–декабрь 1988 г.).

До работ на станции “Мир” были проведены контрольные обследования на 9 здоровых испытуемых. Как на Земле, так и в полете, символы на ладони, повернутой к себе, воспринимались как “прямые”, а на ладони, повернутой от себя – как “зеркальные отражения”. В обоих условиях космонавты воспринимали символы на бедре как “прямые” как в разогнутом, так и в согнутом положении ноги. В условиях микрогравитации, как и на Земле, число ошибок при стимуляции бедра было значительно больше, чем при стимуляции ладони. Во время стимуляции бедра часто наблюдались ошибки (кроме случайных), связанные с инверсией верха и низа. Невесомость не вела к значимым изменениям в латентностях ответа. Показатели после полета не отличались от предполетных данных.

В трехмерном пространстве задача интерпретации плоских двумерных образов не имеет единственного решения и зависит от выбора системы отсчета. Поэтому можно сделать вывод, что система отсчета, используемая человеком для интерпретации тактильных стимулов в невесомости та же, что на земле. Потеря информации о гравитационной вертикали и изменения проприоцептивной чувствительности не нарушают способности к интерпретации тактильных сигналов. Это значит, что тактильные представления базируются не только на первичных афферентных источниках, но и на схеме тела и на внутреннем представлении ближнего экстраперсонального пространства, обеспечивающих формирование основных осей системы координат.

Потеря гравитационной системы отсчета в КП открывает уникальную возможность исследования системы пространственной ориентации человека и выделения вклада гравитационных факторов. Поэтому цель одного из экспериментов состояла в исследовании роли связанной с телом системы отсчета в восприятии ориентации тела и оценке того, как ЦНС использует эту систему отсчета в простой моторной задаче – управлении движениями руки [39]. В этом эксперименте обследуемых просили рисовать рукой в воздухе эллипсы с продольной осью, ориентированной либо параллельно, либо перпендикулярно продольной

оси тела. Величина длинной оси, как правило, составляла от 60 до 100 см, отношение длинной и короткой оси было около 2 к 1. Рисование одного эллипса занимало 2–3 с. Необходимо было с закрытыми глазами нарисовать без перерыва три эллипса с длинной осью, параллельной оси тела и три эллипса с длинной осью, перпендикулярной оси тела. В целом можно отметить, что реализация поставленной задачи в условиях невесомости не нарушалась, ориентация эллипса относительно продольной оси тела оставалась практически такой же как на Земле. Таким образом, можно полагать, что в невесомости остаются сохранными механизмы, ответственные за сохранение общей ориентации тела, в частности его продольной оси, и за реализацию пространственно ориентированных движений. Следовательно, отсутствие гравитационной вертикали не исключает возможности формирования достаточно точной системы координат для ближнего экстраперсонального пространства.

Этот вывод нашел подтверждение в эксперименте, где анализировалось влияние гравитации на движения руки между двумя мишенями, расположенными одна выше другой [40]. На Земле траектория кончика пальца была искривлена, причем эта кривизна была больше при движении вверх, чем при движении вниз. В невесомости это различие сохранялось, свидетельствуя, тем самым, что действие гравитации учитывается на стадии планирования пространственно ориентированных движений.

ЦНС может определять вертикальное направление различными путями. Отолиты внутреннего уха позволяют определять направление вектора силы тяжести в системе координат, связанной с головой, зрительные ориентиры окружающей среды могут использоваться для определения вертикали в ретинооптических координатах, сила тяжести, действующая на руку с грузом, позволяет определять вертикальное направление в системе координат, связанной с рукой. Наконец, важнейшим фактором является опорная информация от рецепторов стопы и информация о мышечных моментах, необходимых для поддержания вертикальной позы. В принципе, на Земле постоянное направление силы тяжести может быть использовано для согласования этих различных систем отсчета.

Эксперименты “Виминаль”, “Когнилаб” и “Ориентация”. Для изучения роли силы тяжести в формировании и согласовании различных систем отсчета при сенсомоторных преобразованиях и влияния невесомости на операторскую деятельность была разработана серия психофизиологических тестов, выполнявшихся на ОС “Мир” в программах “Виминаль”, “Когнилаб” и “Ориентация” в период с 1988 по 1999 гг.

В эксперименте “Виминаль” использовалась двухступенная подпружиненная рукоятка, отклонение которой было пропорционально прикладываемому усилию, а в эксперименте “Когнилаб” – трехступенная рукоятка с программируемыми управляемыми усилиями, позволяющая использовать три режима работы: изометрический, изотонический и смешанный. На Земле часть экспериментов проводилась в наклонном кресле, позволявшем создавать рассогласование между гравитационной и проприоцептивной вертикалью [41].

Изучали способность операторов воспроизводить по памяти различные положения рукоятки. В первые дни пребывания в невесомости было отмечено существенное снижение точности установки рукоятки в сторону завышения угла. В ходе полета эти ошибки достаточно быстро уменьшались, и к концу двухнедельного полета результаты соответствовали данным наземных обследований.

Для проверки предположения о том, что основным источником ошибок является неадекватная оценка усилий, тест был повторен в программе “Когнилаб” с рукояткой, имеющей три режима работы [41, 42]. Оказалось, что влияние невесомости было наименьшим при изотоническом режиме, а наибольшим – в изометрическом. Таким образом, невесомость действительно больше влияла на обратные связи по силе, а не по положению. Изменения в обратной связи по силе в невесомости успешно компенсировались введением зрительной обратной связи, что следует из результатов эксперимента по слежению за зрительной целью с помощью силовой рукоятки [43].

Уровень развиваемой силы может оцениваться с помощью двух различных механизмов. С одной стороны, ЦНС может измерять контактную силу непосредственно через кожные и сухожильные афференты, с другой стороны, она может использовать косвенную информацию о мышечном усилии, получаемую из уровня посылаемой к мышцам моторной команды. Для точной оценки внешней нагрузки за счет такого “чувства усилия” ЦНС должна различать два компонента: силу для компенсации гравитационных сил и силу, противодействующую внешнему усилию. В этом случае логично ожидать, что в отсутствие гравитации точность оценки внешнего усилия будет существенно снижена. Если же ЦНС опирается на прямые измерения усилия, точность восприятия будет страдать меньше. Эту гипотезу проверяли в задаче сравнения усилий, действующих на руку космонавта в противоположных направлениях: вверх и вниз [44]. Оказалось, что сила, приложенная к руке извне в направлении вниз, воспринимается в невесомости меньшей, чем в условиях земной гравитации. Следовательно, обследуемые основывали свою оценку не только на

основе прямого измерения силы. Это хорошо согласуется с гипотезой “чувства усилия”.

Другой эксперимент, проведенный на борту станции, показал, что ЦНС учитывает вес отдельных звеньев тела и при планировании целенаправленных движений руки. В этом эксперименте анализировались ошибки при указывании мест предъявления зрительных мишеней по памяти [45, 46]. В наземных условиях наблюдалась характерная картина ошибок: все обследуемые указывали на точки ниже мест предъявления мишеней. В невесомости наблюдался сдвиг точек вверх, так что абсолютная ошибка приближалась к нулю. В ходе полета происходило смещение среднего конечного положения руки вниз, т.е. распределение ошибок становилось ближе к предполетному. После полета наблюдалось постепенное возвращение к предполетной ситуации. Эти данные демонстрируют адаптацию центральной программы целевого движения руки к условиям невесомости и ее реадaptацию к условиям нормальной гравитации.

Проверяли также как изменяются временные характеристики движения в условиях КП [47]. Обследуемые нажимали кнопку синхронно с звуком метронома с интервалом 350–470 мс и должны были продолжать нажатия в том же ритме по памяти после выключения метронома. В невесомости мало менялась средняя величина интервалов, но заметно возрастала их вариативность, причем это увеличение было больше в начале полета. Невесомость более существенно влияла на вариативность внутреннего генератора ритма, чем на вариативность реализации двигательных ответов. Считается, что одной из структур ЦНС, ответственных за регуляцию быстрых ритмичных движений, может быть мозжечок, получающий обширные вестибулярные и проприоцептивные входы, состояние которых в полете изменяется. Изменение фоновой активности коры мозжечка может влиять на способность к поддержанию ритма в невесомости.

Известно, что ЦНС имеет четкое представление о зрительной вертикали и горизонтали. Человек определяет, симметрична фигура или нет, быстрее и с меньшим количеством ошибок, если ось симметрии расположена вертикально или горизонтально, а не наклонно. Этот феномен получил название “эффект наклона” (*oblique effect*). Однако неясно, каким образом ЦНС определяет эти доминантные ориентации и используется ли для этого направление гравитационного вектора.

В рамках программы “Виминаль” этот вопрос тоже изучали. В точке фиксации взора кратковременно предъявляли плоские многоугольники. Оказалось, что *oblique effect* в невесомости не исчезал, время и процент ошибок мало изменялись [48]. На Земле вертикальная ось симметрии име-

ла преимущество над горизонтальной осью. Однако за три недели преимущество вертикальной оси постепенно исчезало. Это может указывать на адаптацию к ситуации, в которой традиционная важность вертикали теряет свое значение.

В программе “Когнилаб” исследования восприятия симметрии были расширены [49]. К многоугольникам добавили фигуры в виде совокупностей точек. Кроме того, фигуры стали предъявлять не только в точке фиксации, но и в одной половине поля зрения, с тем, чтобы избирательно стимулировать полушария мозга. Интересно было проверить, используют ли правое и левое полушария мозга одну и ту же систему отсчета для восприятия симметрии, и сравнить их чувствительность к воздействию невесомости при выполнении этой задачи.

Результаты показали, что во всех условиях ориентация оси симметрии оказывала статистически достоверное влияние на распознавание. При предъявлении стимула в точке фиксации вертикальная ось, как правило, распознавалась быстрее и с меньшим числом ошибок, чем горизонтальная. При предъявлении стимула в одной половине поля зрения горизонтальная ось симметрии распознавалась легче вертикальной и наклонной. Это подтвердило известные данные о том, что доминирование вертикальной оси снижается при предъявлении стимула на угловом удалении от точки фиксации.

Интересно, что не обнаружилось полушарной асимметрии в распознавании симметрии, так как время ответа и частота ошибок были одинаковыми при предъявлении стимулов в правой или левой половине поля зрения. Тип фигуры не оказывал влияния на распознавание симметрии фигур, предъявляемых в одной половине поля зрения, за исключением общего повышения трудности распознавания фигур из точек. Кроме того, при нецентральной предъявлении распознавание симметрии не менялось под действием невесомости.

При центральном предъявлении результаты были совершенно иными. Для вертикальной ориентации оси симметрии время ответа снова было самым коротким. Доминирование вертикали оси для многоугольников имело тенденцию к уменьшению под действием невесомости. Это подтвердило прежние данные и показало, что преимущество вертикальной оси отражает предпочтение стимулов, совпадающих по направлению с гравитацией. Для фигур из точек превосходство вертикальной ориентации в невесомости усиливалось. Такие результаты говорят о том, что распознавание симметрии может осуществляться на разных уровнях ЦНС с различной степенью использования незрительной сенсорной информации.

Оказалось также, что невесомость не оказывает заметного влияния на выполнение мысленного

вращения трехмерных фигур сложной конфигурации и мысленное прослеживание движущихся объектов [50, 51].

Известно, что вертикальная линия той же длины, что и горизонтальная, обычно воспринимается более протяженной. Для проверки гипотезы о роли гравитации в этой зрительной иллюзии провели подобный тест в невесомости и в наземных условиях, используя наклонное кресло, создающее рассогласование между гравитационной вертикалью и осью тела. Асимметрия сохранялась как в полете, так и при наклоне человека на Земле. Таким образом, иллюзия не зависит от гравитации, а определяется свойствами системы координат, привязанной к сетчатке глаза и/или телу человека.

Исследовали также точность распознавания наклонов линий. Ставилась задача сравнения двух стимулов в виде линий, предъявляемых последовательно на экране в различной ориентации (7 положений референтного стимула от -22.5° до 112.5° , где 0° и 90° соответствовали горизонтальному и вертикальному направлению, соответственно) [52]. Обследуемые должны были после предъявления референтного стимула выставить тестовый стимул в ту же ориентацию. На Земле ошибки были малыми и, как правило, не превышали одного градуса. Абсолютная величина ошибки была практически одинаковой для вертикальной, горизонтальной и наклонной ориентации. Однако вертикально и горизонтально ориентированные линии выставлялись быстрее и с меньшей вариативностью. Аналогичные результаты были получены и в полете.

На основании этих данных можно было заключить, что зрительная система ориентации в незначительной степени использует гравитацию, а в основном привязана к телу человека и в тех случаях, когда это возможно, к окружающим предметам. Однако этому противоречили результаты, полученные на Земле в опытах с наклонным креслом. При наклоне кресла вправо или влево преимущество горизонтали и вертикали исчезало. Это не было вызвано противовращением глаз, не удалось и выявить доминантную ориентацию с другим углом, промежуточным между гравитационной и проприоцептивной вертикалью. Обычно система зрительного восприятия использует мультимодальную систему отсчета, объединяющую проприоцептивную, зрительную и вестибулярную информацию, но в отсутствии гравитации для нее достаточно проприоцептивной системы координат.

Активно исследуя контуры объекта с помощью руки без зрительного контроля, можно получить представление о положении объекта в пространстве и его форме. Этот процесс получил название гаптического восприятия. Отмечено,

что при гаптическом восприятии искажения в восприятии длины или расстояния сходны с искажениями, характерными для зрительной системы.

В экспериментах, аналогичных описанным выше для зрительного восприятия, исследовали доминантные направления для гаптически воспринимаемых ориентаций. Космонавтов просили манипулировать рукояткой с обратной связью по усилию, которая программировалась так, чтобы ее перемещения были возможны только в очень узком коридоре заданной ориентации. В каждой пробе он сначала воспринимал ориентацию референтного коридора, а затем выставлял тестовый коридор в ту же ориентацию [53].

Как и для зрительного восприятия, в наземных условиях точность установки рукоятки в заданное положение была очень высокой, средняя ошибка при всех ориентациях коридора была меньше 2° . Однако, в отличие от зрительного восприятия как на Земле, так и в невесомости, не было выявлено какой-либо выраженной зависимости величины ошибки, ее вариативности и времени ответа от угла. В связи с этим возник вопрос: что будет в задаче, которая требует согласования систем зрительного и гаптического восприятия. В такой задаче обследуемый должен был перемещать рукоятку вдоль узкого коридора, как в тесте по гаптическому восприятию, но потом выставлял линию на экране, так, чтобы она соответствовала воспринимаемой гаптической ориентации [54].

Точность выполнения этого задания была много хуже, чем при выполнении тестов по чисто зрительному или чисто гаптическому восприятию. Ошибка при некоторых референтных углах достигала, а иногда даже превышала 10° . Существенно возросло и стандартное отклонение, т.е. эта задача выполнялась со значительно меньшей точностью и стабильностью. Кроме того, снова появился выраженный *oblique effect*. Эффект был даже сильнее, чем для чисто зрительного теста, так что он не может быть полностью объяснен влиянием зрительной системы. Картина распределения ошибок выглядела так, будто зрительные ответы стремятся по направлениям к вертикали и горизонтали.

Аргументом в пользу того, что гравитация важна для преобразования информации от гаптической к зрительной форме, могут быть и результаты наземных экспериментов с наклонным креслом. Как и в чисто зрительной задаче *oblique effect* в вариативности ответов исчезал, когда обследуемого наклоняли вправо или влево.

В наземных условиях человек большей частью перемещается по плоскости — ему доступны направления “вперед—назад” и “вправо—влево”. В условиях невесомости возможно свободное плавание, и человек получает свободу перемеще-

ний по третьей координате: “вверх—вниз”. Чтобы проанализировать обработку трехмерной пространственной информации, были проведены эксперименты по исследованию способности людей — запоминать трехмерные структурированные среды. Обследуемые пассивно перемещались через визуальную виртуальную среду, которая состояла из серии соединенных туннелей, в одном из двух режимов прохождения [55]. При вертикальном прохождении собственное вращение при обходе углов в туннелях ограничивалось поворотами по оси рыскания. При горизонтальных перемещениях испытуемые смотрели вперед в направлении движения. Однако при перемещении вверх или вниз по вертикальным сегментам трехмерных туннелей обследуемые, обращенные лицом к стене туннеля, оставались в вертикальном положении, как при движении вверх и вниз в стеклянном лифте. В режиме свободного прохождения испытуемые при движении вертикально как бы поднимались или ныряли лицом вперед; таким образом, в этом режиме участник исследования мог испытывать визуальный поток, совместимый с вращением вокруг любой из 3 канонических осей. В наземном эксперименте испытуемых просили определить, соответствует ли конфигурация тестового туннеля туннелю, через который они только что прошли, или нет. Результаты выполнения этой задачи были лучше, когда обследуемые оставались “в вертикальном положении” по отношению к виртуальной среде. Наличие этого эффекта предполагает, что гравитация обеспечивает ключевую систему отсчета, используемую при переключении между эгоцентрическим и аллоцентрическим представлениями трехмерного виртуального мира. Чтобы проверить, действительно ли именно направленный эффект гравитации ведет к предпочтению режима вертикального перемещения, данная экспериментальная парадигма была адаптирована к полету на орбите и выполнена космонавтами на борту МКС. Исчезновение силы тяжести не сразу повлияло на разницу результатов между этими двумя режимами, так что информация от отолитовых рецепторов, видимо не несет прямой ответственности за этот дифференциальный эффект. Тенденции изменения ответов в течение 10-дневной миссии, однако, заставляют предположить, что способность к внутреннему представлению трехмерных перемещений в невесомости может меняться [56].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Работы В.С. Гурфинкеля и его учеников и последователей позволили сформулировать систему представлений о роли системы внутреннего представления в управлении позой и движениями. Мозг не мог бы справиться с управлением слож-

ными пространственно ориентированными движениями, затрагивающими большое число звеньев тела, если бы ЦНС не создавала внутреннее представление об управляемом объекте, его интегральный образ. При этом внутренняя модель тела является не блоком, оптимизирующим или адаптирующим управление, которое, пусть менее точно, но могло бы осуществляться и без нее. Эту модель следует считать существенным и незаменимым элементом в системе регуляции позы и движений. Анализ физиологических и клинических данных показал, что система внутреннего представления является комплексом сложных мозговых механизмов, лежащих в основе многих функций, связанных с собственным телом и ближним экстраперсональным пространством. Эти функции не только обеспечивают такие чувства, как чувство нахождения внутри собственного тела, чувство контроля за своими действиями, ощущение границ, разделяющих мир на “я” и “не я”, и принадлежности частей тела, но и позволяют осуществлять управление позой и движениями в сложных, постоянно изменяющихся условиях. Действия, которые у животных считаются классическими примерами рефлекторных позных автоматизмов, у человека в сильной степени определяются состоянием внутренней модели, т.е. тем, как описывается взаимное положение звеньев в системе внутреннего представления. Важной функцией системы внутреннего представления является формирование систем отчета для планирования и реализации двигательных актов. Выбор системы отчета во многом определяется априорными сведениями об объектах внешнего мира, с которыми человек поддерживает контакт (жесткость, несмещаемость и др.). При этом переход из одной системы координат в другую ведет к изменению интерпретации сенсорных сигналов и модификации двигательных реакций, возникающих в ответ на эти сигналы.

В.С. Гурфинкель показал, что адаптация сенсомоторных систем к невесомости, по-видимому, принципиально отличается от адаптации в других системах, в первую очередь, тем, что основные изменения происходят на уровне информационных процессов, т.е. системы внутреннего представления. Важное значение имеют “перепрограммирование” сенсомоторных систем, выработка новых навыков функционирования в изменившихся условиях. Благодаря многим полученным данным адаптацию можно рассматривать как процесс обучения.

Финансирование работы. Исследование поддержано грантом РФФИ 18-015-00222.

Конфликт интересов. Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Berntsejn H.A.* О построении движений. М.: Медгиз, 1947. 225 с.
2. *Head H., Holmes G.* Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain*, 1911/12. V. 34. P. 102.
3. *Critchley M.* Disorders of corporeal awareness / *The body percept* // Eds. Wapner S., Werner H. N.Y.: Random Hous, 1965. P. 68.
4. *de Vignemont F.* Body schema and body image—pros and cons // *Neuropsychologia*. 2010. V. 48. № 3. P. 669.
5. *Maravita A., Iriki A.* Tools for the body (schema) // *Trends Cogn. Sci.* 2004. V. 8. № 2. P. 79.
6. *Gross Y., Melzack R.* Body image: dissociation of real and perceived limbs by pressure-cuff ischemia // *Exp. Neurol.* 1978. V. 61. № 3. P. 680.
7. *Гурфинкель В.С., Дебрева Е.Е., Левик Ю.С.* Роль внутренней модели в восприятии положения и планировании движения // *Физиология человека*. 1986. Т. 12. № 5. С. 769.
Gurfinkel V.S., Debreva E.E., Levik Y.S. [Role of internal model in the position perception and planning of arm movement] // *Fiziologiya Cheloveka*. 1986. V. 12. № 5. P. 769.
8. *Gurfinkel V.S., Levik Yu.S., Popov K.E., Lestienne F.* Egocentric references and human spatial orientation in microgravity – I. Perception of complex tactile stimuli // *Exp. Brain Res.* 1993. V. 95. № 2. P. 339.
9. *Gurfinkel V.S., Levik Y.S., Lebedev M.A.* Immediate and remote postactivation effects in the human motor system // *Neurophysiology*. 1989. V. 21. № 3. P. 247.
10. *Kohnstamm O.* Demonstration einer katatonieratigen Erscheinung beim Gesunden (Katatonusversuch) // *Neurol. Zentr. Bl.* 1915. V. 34. P. 290.
11. *Гурфинкель В.С., Левик Ю.С., Лебедев М.А.* Концепция схемы тела и моторный контроль. Схема тела в управлении позыными автоматизмами / Интеллектуальные процессы и их моделирование. Пространственно-временная организация // Под ред. Чернавского А.В. М.: Наука, 1991. С. 24.
12. *Gurfinkel V.S., Levik Y.S.* Perceptual and automatic aspects of postural body scheme / *Brain and Space* // Ed. Paillard J. Oxford University Press, 1991. 147.
13. *Попов К.Е., Сметанин Б.Н., Гурфинкель В.С. и др.* Пространственное восприятие и вестибуломоторные реакции у человека // *Нейрофизиология*. 1986. Т. 18. № 6. С. 779.
Popov K.E., Smetanin B.N., Gurfinkel V.S. et al. Spatial perception and vestibulomotor responses in man // *Neurophysiology*. 1986. V. 18. № 6. P. 548.
14. *Сметанин Б.Н., Попов К.Е., Гурфинкель В.С., Шлыков В.Ю.* Влияние реальных и иллюзорных движений на вестибуломоторную реакцию человека // *Нейрофизиология*. 1988. Т. 20. № 2. С. 250.
Smetanin B.N., Popov K.E., Gurfinkel V.S., Shlykov V.Yu. Effect of movement and illusion of movement on human vestibulomotor response // *Neurophysiology*. 1988. V. 20. № 2. P. 192.
15. *Гурфинкель В.С., Попов К.Е., Сметанин Б.Н. и др.* Изменения направления вестибуломоторных ответов во время адаптации к длительному статическому повороту головы у человека // *Нейрофизиология*. 1989. Т. 21. № 2. С. 210.

- Gurfinkel V.S., Popov K.E., Shlykov V.Yu. et al.* Changes in the direction of vestibulomotor response in the course of adaptation to protracted static head turning in man // *Neurophysiology*. 1989. V. 21. № 2. P. 159.
16. *Gurfinkel V.S., Levik Y.S.* The suppression of cervico-ocular response by haptokinetic information about contact with a rigid immobile object // *Exp. Brain Res.* 1993. V. 95. № 2. P. 359.
 17. *Левик Ю.С., Шлыков В.Ю., Гурфинкель В.С., Иваненко Ю.П.* Движения глаз, вызываемые изменениями внутреннего представления о конфигурации тела // *Физиология человека*. 2005. Т. 31. № 5. С. 68.
Levik Yu.S., Shlykov V.Yu., Gurfinkel V.S., Ivanenko Yu.P. Eye Movements Induced by Changes in the Internal Representation of Body Posture // *Human Physiology*. 2005. V. 31. № 5. P. 554.
 18. *Holmes N.P., Spence C.* The body schema and the multisensory representation(s) of peripersonal space // *Cognitive Processing*. 2004. V. 5. № 2. P. 94.
 19. *Volcic R., Maarten W.A., Wijntjes Erik C. et al.* Cross-modal visuo-haptic mental rotation: comparing objects between senses // *Exp. Brain Res.* 2010. V. 203. № 3. P. 621.
 20. *Kuling I.A., Marieke van der Graaff C.W., Eli Brenner, Jeroen B.J. Smeets.* Matching locations is not just matching sensory representations // *Exp. Brain Res.* 2017. V. 235. № 2. P. 533.
 21. *Van Beers R.J., Wolpert D.M., Haggard P.* When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation // *Curr. Biol.* 2002. V. 12. № 10. P. 834.
 22. *Volcic R., Kappers A.M.L.* Allocentric and egocentric reference frames in the processing of three-dimensional haptic space // *Exp. Brain Res.* 2008. V. 188. № 2. P. 199.
 23. *Гурфинкель В.С., Левик Ю.С.* Сенсорные комплексы и сенсомоторная интеграция // *Физиология человека*. 1979. Т. 5. № 3. С. 399.
Gurfinkel V.S., Levik Yu.S. Sensory Complexes and Sensorimotor Integration // *Human Physiology*. 1979. V. 5. № 3. P. 269.
 24. *Киреева Т.Б., Левик Ю.С., Холмогорова Н.В.* Взаимодействие зрительной и проприоцептивной информации в восприятии положения руки // *Российский журнал биомеханики*. 2005. Т. 9. № 2. С. 74.
 25. *Холмогорова Н.В., Левик Ю.С.* Влияние измененных зрительных условий на восприятие своей и чужой руки // *Физиология человека*. 2018. Т. 44. № 3. С. 74.
Holmogorova N.V., Levik Yu.S. Effects of Modulations of the Visual Conditions on Subjects' Perception of Their Own and Another Person's Hand // *Human Physiology*. 2018. V. 44. № 3. P. 300.
 26. *Perera A., Newport R., Kenzie K.J.* Changing hands: persistent alterations to body image following brief exposure to multisensory distortions // *Exp. Brain Res.* 2017. V. 235. № 6. P. 1809.
 27. *Богданов В.А., Гурфинкель В.С., Панфилов В.Е.* Изменения позы человека при стоянии в условиях пониженного тяготения // *Биофизика*. 1970. Т. 15. № 1. С. 179.
 28. *Терехов А.В., Левик Ю.С., Солопова И.А.* Механизмы коррекции референтного положения в системе регуляции вертикальной позы // *Физиология человека*. 2007. Т. 33. № 3. С. 40.
Terekhov A.V., Levik Yu.S., Solopova I.A. Mechanisms of reference posture correction in the system of upright posture control // *Human Physiology*. 2007. V. 33. № 3. P. 289.
 29. *Гурфинкель В.С., Пальцев В.И., Фельдман А.Г., Эльнер А.М.* Изменения некоторых двигательных функций человека после длительной гипокинезии // *Проблемы косм. биол.* М.: Наука, 1969. Т. 13. С. 148.
 30. *Clement G., Gurfinkel V.S., Lestienne F. et al.* Adaptation of postural control to weightlessness // *Exp. Brain Res.* 1984. V. 57. № 1. P. 61.
 31. *Clément G., Gurfinkel V.S., Lestienne F. et al.* Changes of posture during transient perturbations in microgravity // *Aviat. Space Environ. Med.* 1985. V. 56. № 7. P. 666.
 32. *Massion J., Obadia A., Gurfinkel V. et al.* Axial synergies under microgravity conditions // *J. Vestib. Res.* 1993. V. 3. № 3. P. 275.
 33. *Roll J.P., Gilhodes J.C., Quoniam C. et al.* Sensorimotor and perceptual function of muscle proprioception in microgravity // *J. Vestib. Res.* 1993. V. 3. № 3. P. 259.
 34. *Roll R., Gilhodes J.C., Roll J.P. et al.* Proprioceptive information processing in weightlessness // *Exp. Brain Res.* 1998. V. 122. № 4. P. 393.
 35. *André-Deshays C., Israël I., Charade O. et al.* Gaze control in microgravity. 1. Saccades, pursuit, eye-head coordination // *J. Vestib. Res.* 1993. V. 3. № 3. P. 331.
 36. *Israël I., André-Deshays C., Charade O. et al.* Gaze control in microgravity. 2. Sequences of saccades toward memorized visual targets // *J. Vestib. Res.* 1993. V. 3. № 3. P. 345.
 37. *Clément G., Berthoz A., Popov K.E.* Effects of prolonged weightlessness on horizontal and vertical optokinetic nystagmus and optokinetic after-nystagmus in humans // *Exp. Brain Res.* 1993. V. 94. № 3. P. 456.
 38. *Clément G., Vieville T., Lestienne F., Berthoz A.* Modification of gain asymmetry and beating field of vertical optokinetic nystagmus in microgravity // *Neurosci. Lett.* 1986. V. 63. № 3. P. 271.
 39. *Gurfinkel V.S., Levik Yu.S., Popov K.E. et al.* Egocentric references and human spatial orientation in microgravity - II. Body-centred coordinates in the task of drawing ellipses with prescribed orientation // *Exp. Brain Res.* 1993. V. 95. № 2. P. 343.
 40. *Papaxanthis C., Pozzo T., Popov K.E., McIntyre J.* Hand trajectories of vertical arm movements in one-g and zero-g environments. Evidence for a central representation of gravitational force // *Exp. Brain Res.* 1998. V. 120. № 4. P. 496.
 41. *Липшиц М.И., Гурфинкель Е.В., Мацакис И., Лестен Ф.* Влияние невесомости на сенсомоторное взаимодействие при операторской деятельности: проприоцептивные обратные связи // *Авиакосмическая и экологическая медицина*. 1993. Т. 27. № 1. С. 26.
 42. *Липшиц М.И., Макинтайр Д., Поляков А.В.* Исследование влияния невесомости на воспроизведение заданного положения при различных режимах ра-

- боты рукоятки / Проблемы нейрокибернетики. Ростов-на-Дону, 1999. С. 96.
43. *Липшиц М.И., Гурфинкель Е.В., Мацакис И., Лестъен Ф.* Влияние невесомости на сенсомоторное взаимодействие при операторской деятельности: зрительная обратная связь, латентное время двигательного ответа // *Авиакосмическая и экологическая медицина*. 1993. Т. 27. № 1. С. 22.
 44. *Lipshits M., McIntyre J.* Haptic perception in weightlessness: a sense of force or effort? / 12th Man in Space Symposium. Abstract vol. June 8-13, 1997. Washington. USA. P. 36.
 45. *Попов К.Е., Роль П., Липшиц М.И. и др.* Ошибки целевых движений руки в условиях орбитального полета // *Авиакосмическая и экологическая медицина*. 1999. Т. 33. № 2. С. 3.
 46. *Roll R., Popov K., Roll J.-P.* Adaptation of goal-directed movements in microgravity / International symposium "International Scientific Cooperation onboard "MIR". Actes/Proceedings. Lyon, France. 9-21 March, 2001. P. 165.
 47. *Semjen A., Leone G., Lipshits M.* Motor timing under microgravity // *Acta Astronaut.* 1998. V. 42. № 1-8. P. 303.
 48. *Leone G., Berthoz A., Lipshits M., Gurfinkel V.* Influence of graviceptives cues at different level of visual information processing: the effect of prolonged weightlessness // *Acta Astronaut.* 1995. V. 36. № 8-12. P. 743.
 49. *Leone G., De Schonen S., Lipshits M.* Prolonged weightlessness, reference frames and visual symmetry detection // *Acta Astronaut.* 1998. V. 42. № 1-8. P. 281.
 50. *Leone G., Berthoz A., Lipshits M., Gurfinkel V.* Is there an effect of weightlessness on mental rotation of three-dimensional objects? // *Cogn. Brain Res.* 1995. V. 2. № 4. P. 255.
 51. *Липшиц М.И., Леон Ж., Гурфинкель В.С., Бертоз А.* Исследование влияния невесомости на инерцию мысленного прослеживания движущихся объектов // *Авиакосмическая и экологическая медицина*. 1995. Т. 29. № 5. С. 20.
 52. *Lipshits M., McIntyre J.* Gravity affects the preferred vertical and horizontal in visual perception of orientation // *Neuro Report.* 1999. V. 10. № 5. P. 1085.
 53. *Lipshits M., Gurfinkel E., McIntyre J. et al.* Influence of weightlessness on haptic perception / Proceedings 5th Eur. Symp. On "Life sciences research in space", Archachon. France. 26 Sept.-1 Oct. 1993. ESA SP-366, August 1994. P. 367.
 54. *McIntyre J., Lipshits M., Zaoui M. et al.* Internal reference frames for representation and storage of visual information: the role of gravity // *Acta Astronaut.* 2001. V. 49. № 3-10. P. 111.
 55. *Vidal M., McIntyre J., Berthoz A., Lipshits M.* Gravity and spatial orientation in virtual 3d-mazes // *J. Vestib. Res.* 2003. V. 13. № 4-6. P. 273.
 56. *De Saedeleer C., Bengoetxea A., Cebolla A.M. et al.* Weightlessness alters up/down asymmetries in the perception of self-motion // *Exp. Brain Res.* 2013. V. 226. № 1. P. 95.

Motor Control Based on an Internal Representation System on the Earth and in Space

Yu. S. Levik*

Kharkevich Institute for Information Transmission Problems of RAS, Moscow, Russia

*E-mail: yurilevik@yandex.ru

In 2020, Inesa Benediktovna Kozlovskaya and Viktor Semenovich Gurfinkel left us. Their scientific legacy is enormous and will be used by researchers in various fields of physiology again and again. Within the framework of this review, I would like to dwell on the works of V.S. Gurfinkel, relating to the study of the work of the sensorimotor system on the ground and in zero gravity. These studies forced to reconsider many previous ideas, allowed to develop new concepts, to look at the established positions from a new perspective. He formulated and experimentally substantiated the idea that the brain forms internal models of its own body and environment. This system of internal representation provides the interpretation of sensory signals and the modification of motor responses that arise in response to these signals. V.S. Gurfinkel and colleagues also showed that the adaptation of sensorimotor systems to weightlessness, apparently, fundamentally differs from adaptation in other systems, primarily in that the main changes occur at the level of information processes in the internal representation system.

Keywords: system of internal representation, posture maintenance, sensorimotor interaction, sensory conflict, stabilography, illusions, weightlessness, body scheme.