

УДК 612.821

КОГНИТИВНЫЕ ФУНКЦИИ МОЗГА: ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ В НЕВЕСОМОСТИ

© 2023 г. М. И. Липшиц¹, Ю. С. Левик¹, *

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

*E-mail: yurilevik@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.04.2022 г.

После доработки 16.10.2022 г.

Принята к публикации 18.11.2022 г.

Данный обзор посвящен роли гравитации в реализации когнитивных функций человека. Рассматривается влияние невесомости на различные аспекты когнитивной деятельности, такие как выбор вертикали, формирование системы отсчета, включая временную координату, распознавание симметрии сложных фигур, процессы запоминания и распознавания изображений, ориентация в трехмерных лабиринтах. Описано как в невесомости изменяется ЭЭГ-активность мозга в ответ на зрительные стимулы. Показано, что в невесомости существуют не только изменения в работе рефлекторных механизмов, но и перестройки на уровне когнитивной системы, в частности “перепрограммирование” сенсомоторных систем, и выработка новых навыков функционирования мозга в изменившихся условиях.

Ключевые слова: система отсчета, когнитивные функции, невесомость, виртуальная зрительная среда, сенсомоторный конфликт, двигательные функции, операторская деятельность.

DOI: 10.31857/S0131164622700205, EDN: MIDFWY

Более 40 лет назад, при проведении первого полноценного нейрофизиологического эксперимента на борту орбитальной станции “Салют-7” во время двух кратковременных (7 сут) и длительного (свыше 200 сут) полетов, стояли две основные задачи. Первая задача состояла в оценке возможности проведения реальных достоверных исследований, принимая во внимание все сложности подобных условий: небольшой объем станции, существенные ограничения по доступимой используемой аппаратуре (которую приходилось разрабатывать специально), отсутствие во время обследований опытного физиолога-экспериментатора, большое количество различных источников помех и т.д. Вторая задача вытекала из уникальной возможности исследования работы центральной нервной системы (ЦНС) в условиях длительно поддерживающегося сенсорного конфликта по сравнению с привычными земными условиями. В невесомости изменяется функционирование части вестибулярного аппарата, имеющей отношение к восприятию гравитационной вертикали (ориентации тела по отношению к гравитационному полю), меняются входные воздействия на проприоцептивную систему и происходят многие другие изменения. Поэтому, полагая, что это позволит исследовать как адаптационные возможности ЦНС, так и роль гравитации в орга-

низации работы ЦНС, в качестве первого шага были выбраны для исследований как относительно простой спинальный рефлекс на растяжение мышц ног стоящего человека, так и хорошо изученное на Земле достаточно сложное произвольное движение быстрого подъема руки стоящего человека, требующее учета гравитационных сил и сложной координированной активности мышц ног, туловища и руки.

Успешное проведение всех запланированных обследований на 5 космонавтах и высокое качество всех регистраций позволило получить очень интересные принципиально новые результаты как по постепенному адаптационному изменению рефлекса на растяжение [1], так и по постепенному созданию ЦНС новой программы произвольного движения с учетом изменившихся условий [2]. Период адаптации условно можно разделить на 2 фазы: первую – быструю, происходящую в начальные несколько суток, и вторую – медленную, происходящую на второй–третьей неделе.

Учитывая крайне удачные первые исследования, в последующие десятилетия, было проведено большое количество самых разнообразных нейрофизиологических экспериментов на борту орбитальных станций “Мир” и Международной

космической станции (МКС). В данном обзоре рассмотрены результаты исследований в невесомости системы внутреннего представления человека и восприятия окружающей среды, когнитивных функций мозга и некоторых аспектов операторской деятельности.

К тому времени, когда мы начинали исследование, традиционный путь изучения физиологических механизмов адаптации человека к условиям невесомости состоял в анализе изменений рефлекторных реакций, занимающих ведущее положение в регуляции тех или иных физиологических функций. Постепенно накапливались наблюдения о том, что в невесомости изменяются также функции, которые не связаны с состоянием каких-либо определенных рецепторов и локальных рефлекторных механизмов, а являются отражением работы систем более высокого порядка, интегрирующих влияния, поступающие от многих физиологических систем. Если рассматривать область сенсомоторики, то здесь совершенно отчетливо можно выделить две части: первую — связанную с рецепторами, рефлекторными дугами, нисходящими влияниями от разных супраспинальных структур [3, 4], и вторую, которая состоит из системы внутреннего представления тела и окружающего пространства [5]. Эта система является “синтетической моделью”. Ее формирование и функционирование не связано с информацией, поступающей от какого-то одного или нескольких видов рецепторов, а основано на целом ряде специфических свойств ЦНС, перцептивных и мнестических механизмах. Одновременные изменения в большинстве физиологических систем при переходе к невесомости могут приводить к изменениям этой внутренней модели [6, 7]. Поэтому, наряду с изучением различных рефлекторных реакций и их изменений в космическом полете (КП), также важно исследовать и состояние системы внутреннего представления человека, обеспечивающей его взаимодействие с внешним пространством.

Развитие космических исследований и создание долговременных орбитальных станций выявило определенную тенденцию в изменении деятельности членов экипажа. В их работе значительную часть времени составляет управление оборудованием, расположенным на поверхности космической станции, на мобильных космических объектах, дистанционное управление оборудованием и инструментами, предназначенными для различных технологических операций. Для создания таких систем управления необходимо понимание того, каким образом невесомость влияет на когнитивные функции мозга как с точки зрения восприятия сенсорных сигналов, их внутренней обработки и интеграции, так и в связи с реализацией двигательных действий человека. Можно полагать, что мозг не мог бы справиться с

решением сложных двигательных задач, если бы он не обладал внутренними моделями собственного тела и окружающего пространства. Что же нужно для формирования таких моделей? Необходимо точная привязка к пространству и времени, т.е. формирование системы отсчета, включая временную координату. Что касается пространственных координат, то если направления право—лево и вперед—назад заданы самой анатомией человека, то с определением вертикали дело обстоит сложнее.

Глазодвигательная активность

На начальном этапе работы в программе “Физали” было проведено несколько экспериментов по исследованию регуляции глазодвигательной активности в условиях невесомости. Нейрофизиологические механизмы регуляции движений глаз функционируют на основе текущей зрительной информации, внутреннего представления пространства и соматосенсорной информации, обеспечивающей возможность привязки внутренней системы отсчета к внешнему пространству. Разные виды глазодвигательной активности в различной степени зависят от этих механизмов. В условиях невесомости измененный соматосенсорный вход (прежде всего вестибулярный, наиболее тесно связанный с движениями глаз), а также изменения внутреннего представления пространства могут модифицировать состояние глазодвигательной системы. Целый ряд исследований был проведен по изучению влияния гравитации на вестибулоокулярный рефлекс и оптокинетический нистагм [8]. Однако к тому времени, когда мы проводили исследования, мало внимания уделялось системам прослеживания и саккад. В работе [9] описано увеличение максимальной скорости саккад при прослеживании у 6 астронавтов при 7-дневном полете.

Во время экспериментов мы регистрировали движения глаз и головы при слежении за зрительной мишенью. Программируемый стимулятор управлял последовательностью включения светодиодов на двух линейках (горизонтальной и вертикальной), расположенных в виде креста. Космонавт направлял взор в центр креста, с помощью обтюратора. На надетой на нем маске, мишень можно было перекрывать. Регистрировали горизонтальную и вертикальную электроокулографию (ЭОГ), а также две составляющие угловой скорости движения головы (повороты влево—вправо, вверх—вниз) с помощью датчиков угловой скорости.

Исследования реакции установки взора (с фиксированной и свободной головой) при скачкообразном перемещении зрительной мишени, прослеживанию плавных движений, воспроизведению саккадических и плавных следящих движений по

памяти, стабилизации взора при движении головы (вестибуло-окулярный рефлекс) показали, что основные характеристики различных видов глазодвигательной активности в условиях орбитального полета остаются такими же, как на Земле [10, 11]. Отдельные их характеристики (время реакции, скорость движения глаз, точность саккад) могут даже улучшаться.

Интересные результаты были получены при исследовании оптокинетического нистагма. Известно, что отолитовая часть вестибулярного аппарата оказывает влияние как на его статические, так и динамические характеристики. Влиянием отолитовых органов объясняют, в частности, асимметрию вертикального оптокинетического нистагма в зависимости от направления стимула вверх или вниз. Исследования показали [12], что в начальный период пребывания в невесомости наблюдаются изменения характеристик вертикального оптокинетического нистагма (инверсия асимметрии), которые в более поздние сроки, начиная с 3–5 сут полета, компенсируются. В то же время в этот период появляются другие изменения характеристик нистагма, носящие стойкий характер, они продолжают проявляться и в течение первой недели после возвращения на Землю. Наибольшие изменения претерпевал такой параметр, как положение центра фиксации взора. Он представляет собой фактически смещение постоянной составляющей оптокинетического нистагма и является его статической характеристикой. Полученные результаты показывают, что динамические эффекты, обусловленные разгрузкой отолитового входа в невесомости, в течение длительного полета компенсируются, а статические эффекты сохраняются, проявляясь и в ранний послеполюетный период.

Таким образом, нейрофизиологические механизмы глазодвигательной регуляции, несмотря на существенные изменения состояния сенсорных входов, сохраняют нормальное функционирование. Можно полагать, что столь высокая адаптивность системы управления движения глаз свидетельствует о том, что ее деятельность, скорее всего, в значительной мере базируется на внутреннем представлении пространства.

Важно подчеркнуть, что адаптация сенсорных систем, по-видимому, принципиально отличается от адаптации в других системах, в первую очередь тем, что основные изменения происходят не на биофизическом и биохимическом уровне, а на уровне информационных процессов. Имеет место “перепрограммирование” сенсорных систем, выработка нового навыка функционирования в изменившихся условиях, т.е. изменения происходят на уровне когнитивной системы. В пользу точки зрения на адаптацию, как на процесс обучения, свидетельствуют,

в частности, данные показывающие, что в течение 1–2 послеполюетных дней (особенно после длительных полетов) результаты сенсомоторных тестов ближе к полетным, чем к предполетным.

Схема тела и тактильное восприятие

Два других эксперимента 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 восприятии положения также вносит вклад информация, поступающая с отолитов. Исследование кожного письма в невесомости могло дать сведения об 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 состояла в предъявлении 1 из 3 символов – “9”, “R” и “1”, в каждой из четырех возможных ориентаций (прямая, перевернутая, зеркальная, зеркальная перевернутая). После предъявления стимула обследуемый должен был распознать его и нажать кнопку с соответствующим символом в нужной ориентации на клавиатуре. Эксперименты проводились на ладони в 2 положениях (к себе и от себя) и на бедре при разогнутой ноге (вертикальная поза) и при углах 90° в коленном и тазобедренном суставах. 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” в разогнутом и в согнутом положении ноги. Невесомость не вела к значимым изменениям в латентностях ответа и количестве ошибок. Показатели после полета не отличались от предполетных данных.

Это означает, что перцептивная система организована таким образом, что потеря информации о гравитационной вертикали и изменения проприоцептивной чувствительности не нарушают способности к интерпретации тактильных сигналов. То есть 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.

Цель другого эксперимента состояла в исследовании роли связанной с телом системы отсчета в восприятии ориентации тела и оценке того, как ЦНС использует эту систему отсчета в задаче управления движениями руки [14]. Обследуемых просили рисовать рукой в воздухе эллипсы с длинной осью, ориентированной либо параллельно, либо перпендикулярно продольной 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. Следовательно, можно полагать, что в невесомости остаются сохраненными механизмы, ответственные за сохранение общей ориентации тела, в частности его продольной оси, и за реализацию пространственно-ориентированных движений.

Этому выводу нашлось подтверждение в эксперименте, где анализировалось влияние гравитации на движения руки между 2 мишенями, расположенными одна выше другой по вертикали [15]. На Земле траектория движения 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.

В результате экспериментов в невесомости авторы настоящего обзора организовали ряд исследований, направленных на выяснение того, что создает “ситуацию вертикальности”, какую роль в ее формировании играет гравитация.

Формирование внутреннего представления о вертикали

ЦНС может определять вертикальное направление различными путями. Отолиты позволяют определять направление вектора силы тяжести в системе координат, связанной с головой. Зрительные ориентиры окружающей среды могут использоваться для определения вертикали в ретинотопических координатах. Сила тяжести позволяет определять вертикальное направление в системе координат, связанной с телом. В принципе на Земле постоянное направление силы тяжести может быть использовано для согласования этих различных систем отсчета. 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 борту орбитальных станций.

Уже в первых исследованиях операторской деятельности в условиях КП были выявлены суще-

ственные отличия от наземных условий. В невесомости увеличивается время выполнения операций, растет число ошибок, возникают трудности в оценке мышечных усилий. В связи с этим возникал вопрос, какие изменения происходят в проприоцептивных обратных связях при операторской деятельности в невесомости, и как будут протекать процессы адаптации к новым условиям?

В первых экспериментах в этом направлении использовалась двухстепенная подпружиненная рукоятка, отклонение которой было пропорционально прикладываемому усилию (комбинированный режим). На Земле часть экспериментов проводилась в наклонном кресле, позволявшем создавать рассогласование между гравитационной и проприоцептивной вертикалью. Изучали способность операторов воспроизводить по памяти различные положения рукоятки. В первые дни полета отмечали существенное снижение точности установки рукоятки в сторону завышения угла. В ходе полета эти ошибки уменьшались, и к концу двухнедельного полета результаты соответствовали наземным данным [16].

Чем же было вызвано снижение точности установки рукоятки в заданное положение? Поскольку задача заключалась в установке рукоятки по памяти, одной из возможных причин могло быть влияние невесомости на интерпретацию информации, хранящейся в памяти. Однако такое объяснение маловероятно, так как космонавты работали без обратной связи о результатах выполнения теста, и в этом случае очень трудно было бы понять, каким образом происходила быстрая адаптация к условиям невесомости. Более вероятная причина – изменения в проприоцептивных обратных связях. Однако использование только комбинированного режима работы рукоятки не позволяло выявить причину увеличения ошибок: вызваны ли были эти ошибки неадекватной оценкой усилия или положения рукоятки.

Для проверки предположения, что основным источником ошибок является неадекватная оценка усилий, тест был повторен в программе “Когнилаб” с рукояткой, имеющей 3 режима работы: изометрический, изотонический и комбинированный [17]. Оказалось, что влияние невесомости было наименьшим при изотоническом режиме, а наибольшим – в изометрическом, т.е. невесомость 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 [18].

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 2 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 [19]. Оказалось, что сила, приложенная к руке 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 нем анализировались ошибки при указывании по памяти мест предъявления зрительных мишеней [20]. В наземных условиях наблюдалась характерная картина ошибок: все обследуемые указывали положения ниже мест предъявления мишеней. В условиях невесомости величина ошибки снижалась, 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. В послеполетный период наблюдалось постепенное дальнейшее смещение указываемых точек вниз и возвращение ошибок к предполетному уровню. Следовательно, полученные данные демонстрируют адаптацию центральной программы целевого движения руки, учитывающую ожидаемое отклонение руки от нужной траектории под действием силы тяжести, к условиям невесомости и ее реадаптацию к нормальной гравитации.

Кроме того, исследовали, как изменяются временные характеристики движения в условиях КП [21, 22]. Обследуемые нажимали кнопку синхронно со звуком метронома с заданным стандартным интервалом 350–470 мс и должны были продолжать нажатия в том же ритме после его выключения. 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 генерацию ритма, может быть мозжечок, получающий обширные вестибулярные входы, состояние которых в полете

изменяется. Изменение фоновой активности коры мозжечка может влиять на способность к подержанию ритма.

Известно, что 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. Для проверки этого в точке фиксации взора кратковременно предъявляли плоские многоугольники [23]. Оказалось, что *oblique effect* в невесомости не исчезал, время и процент ошибок мало изменялись. На Земле вертикальная ось симметрии имела преимущество над горизонтальной осью. Однако за 3 нед. нахождения в невесомости преимущество вертикальной оси постепенно исчезало. Это может указывать на адаптацию к ситуации, в которой традиционная важность вертикали теряет свое значение.

В последующих экспериментах исследования восприятия симметрии были расширены [24]. 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. 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: время ответа и частота ошибок были одинаковы 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 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 свидетельствуют о том, что распознавание симметрии может осуществляться на различных уровнях ЦНС с различной степенью использования незрительной сенсорной информации.

Распознавание сложных объектов

Были также проведены исследования влияния невесомости на распознавание сложных объектов. Известно, что сложные объекты лучше распознаются в определенной ориентации. Это, в частности, относится к распознаванию лиц. При предъявлении в перевернутом изображении даже очень хорошо знакомое лицо опознается намного труднее, чем при обычном положении (эффект инверсии). Перевернутая фотография не влияет на способность распознать, что это лицо, но сильно затрудняет распознавание того, чье это лицо. Условия КП дают возможность установить, связан ли эффект инверсии с ориентацией изображения на сетчатке или же с ориентацией относительно гравитационной вертикали. В каждой сессии обследований для запоминания космонавтам показывали по две фотографии 16 лиц (в каждой сессии новых) по пять секунд каждая. Затем проверяли запоминание, показывая другие фотографии этих лиц на 100 мс вперемешку с фотографиями незнакомых лиц [25]. В полете на четвертый день проводили запоминание 16 новых лиц по схеме, использовавшейся на земле. На шестой, десятый и четырнадцатый день полета проверяли узнавание лиц, выученных на земле незадолго до полета, и лиц, выученных в полете. При этом в части проб лица предъявлялись в перевернутом положении. Эффект инверсии сохранился в условиях невесомости, поэтому можно сделать вывод о том, что направление, задаваемое гравитацией, не используется на земле для кодирования ориентации лиц и не требуется для их распознавания. Этот эффект инверсии должен быть связан исключительно с эгоцентрическими источниками информации, такими как сетчаточная ориентация, которая не изменяется в полете.

Другой интересный результат состоял в том, что обнаружили существенные различия в успешности опознания лиц, запомненных на земле и в невесомости. В наземных условиях распознава-

ние было достоверно выше случайного уровня, в невесомости распознавание также было достоверно выше случайного уровня для лиц, запомнившихся на земле, в то время как для лиц, запомнившихся в полете, распознавание было менее успешным и, как правило, не отличалось от случайного уровня. Возможны два объяснения этого эффекта. Не исключено, что стресс, связанный с полетом, вызывает общее ухудшение процессов обучения. О таком ухудшении в первые 2–4 нед. полета для задач с разделением времени говорят данные работы *J. Manzey* и *V. Polyakov* [26], хотя в ней исследовались совсем другие когнитивные задачи. Другая возможность состоит в том, что микрогравитация влияет на кодирование сложных объектов потому, что она модифицирует первые этапы обработки сигнала и ознакомления с объектом, несмотря на то, что она не влияет на эффект инверсии. Долговременное запоминание лиц может не зависеть от гравитации, но первые этапы запоминания могут ее использовать, несмотря на то, что пространственные координаты для выбора предпочтительной ориентации от направления силы тяжести не зависят.

Невесомость также не оказывала заметного влияния на выполнение мысленного вращения трехмерных фигур сложной конфигурации [27] и мысленное прослеживание движущихся объектов [28].

Зрительные иллюзии

Известно, что на Земле 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 [29].

В других экспериментах исследовали точность распознавания наклонов линий. Ставилась задача сравнения 2 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) [30, 31]. Космонавты должны были после предъявления референтного стимула выставить тестовый стимул в ту же ориентацию. На Земле ошибки были малыми и, как правило, не превышали 1° . Абсолютная величина ошибки была практически одинаковой для вертикальной, горизонтальной и наклонной ориентаций. Одна-

ко вертикально и горизонтально ориентированные линии выставлялись быстрее и с меньшей вариативностью. Аналогичные результаты были получены и в полете.

На основании этих данных можно было бы 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 выявить и доминантную ориентацию с каким-либо другим углом. Видимо, обычно система зрительного восприятия использует мультимодальную систему отсчета, объединяющую проприоцептивную, зрительную и вестибулярную информацию, но в отсутствие гравитации для нее достаточно проприоцептивной системы координат.

Гаптическое восприятие

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 “гаптическое восприятие”. Отмечено, что при гаптическом восприятии искажения в восприятии сходны с искажениями, характерными для зрения.

В экспериментах, аналогичных описанным выше для зрительного восприятия, исследовали доминантные направления для гаптически воспринимаемых ориентаций. Космонавта 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 [32]. В наземных условиях точность 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 испытуемый должен был перемещать рукоятку вдоль узкого коридора, как в тесте по гаптическому восприятию, но потом выставлял линию на экране по направлению этого коридора, руководствуясь зрением [33, 34]. Точ-

ность 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 испытуемого наклоняли вправо или влево.

Перемещение в трехмерном пространстве

В привычных земных условиях из-за вводимых силой гравитации ограничений человек в основном передвигается по двумерной поверхности. В условиях КП космонавты могут двигаться и поворачиваться в любом направлении, поскольку их перемещения больше не ограничены гравитацией. Известно, что перемещение в пространстве тесно связано со способностью человека создавать мысленное представление о своем окружении, т.е. строить так называемые когнитивные карты [35]. При построении таких карт возможны два типа стратегии: первая стратегия – интеграция траектории, основанная на объединении различных данных, таких как зрительная информация, вестибулярная информация о поворотах и ускорениях и проприоцептивная информация. Вторая стратегия основана на распознавании ориентиров, обеспечивающих определение положения относительно этих ориентиров. Одно из исследований по программе “Нейроког” было направлено на понимание того, как космонавты передвигаются в трехмерном пространстве, где возможны все типы перемещения. Когнитивные функции человека специализированы для перемещения в двумерном пространстве, следовательно, логично было бы ожидать, что они не сразу смогут адаптироваться к использованию в условиях невесомости.

При выполнении задачи обследуемый находился в виртуальном туннеле, зрительно представленном в трехмерном пространстве [36, 37]. После нажатия кнопки начала пробы коридор начинал двигаться на него, и человеку казалось, что он перемещается по туннелю с постоянной ско-

ростью. Повороты туннеля составляли 25°, 37.5°, 50°, 62.5°, 75° и 87.5° в одном из четырех ортогональных направлений (влево, вправо, вверх или вниз). По окончании движения обследуемый должен был на экране монитора реконструировать с помощью трекбола углы и направления поворотов пройденного коридора. При выполнении задачи регистрировались также ЭЭГ и ЭОГ. Анализировали правильность ответов по направлению, точность воспроизведения угла поворота и время задержки, необходимое для воспроизведения пройденного туннеля. Обследование проводилось до полета, в полете в положении сидя с фиксацией корпуса и в условиях свободного плавания, а также после полета.

У всех космонавтов время задержки ответов не зависело от условий проведения эксперимента и от направления поворота туннеля. Оно было стабильным и практически одинаковым при предполетных, полетных и послеполетных обследованиях. Также не зависела от условий проведения эксперимента вариативность ответов (среднее квадратичное отклонение оценки угла поворота от реального угла). Характер зависимости вариативности ответов от угла поворота коридора в горизонтальном направлении, как в наземных условиях, так и в невесомости в условиях фиксации и свободного плавания был практически одинаков. Интересно отметить, что, как и в эксперименте “зрительная ориентация, вариативность снижалась по направлению к каноническим значениям 0° и 90°. Наиболее интересные данные были получены при анализе величины ошибок воспроизведения углов поворота коридора. Оказалось, что для всех направлений обследуемые переоценивают величину угла поворота. Однако, если для поворотов в горизонтальной плоскости величина этой переоценки невелика (менее двух градусов) и не зависит от направления поворота, то для поворотов в вертикальной плоскости ошибка существенно больше (5–10 град) и при повороте вниз она значительно больше, чем при повороте вверх. Эти результаты хорошо согласуются с данными наземных исследований [38, 39]. При этом, если для поворотов в горизонтальной плоскости не было выявлено достоверной тенденции в результатах в зависимости от числа повторений сессии обследования, для поворотов в вертикальной плоскости наблюдался выраженный эффект обучения: снижение величины асимметрии. Асимметрия была очень высокой при первых обследованиях и постепенно снижалась в течение всего проекта, постепенно эта асимметрия перед полетом стабилизировалась. Данные, полученные в полете в условиях фиксации практически укладывались в общую линию тренда. Однако в условиях свободного плавания асимметрия восприятия угла поворота практически исчезала. При этом снижение асим-

метрии происходило, главным образом, за счет резкого снижения величины переоценки при повороте коридора вниз. Таким образом, невесомость существенно снижает асимметрию восприятия вертикальных поворотов, но только в условиях свободного плавания.

Как уже отмечалось при выполнении теста “виртуальные повороты” регистрировались ЭЭГ и ЭОГ. Кроме того, дополнительно эти регистрации выполнялись при двух стандартных пробах, таких как открывание и закрывание глаз и мигающая шахматная доска. ЭЭГ регистрировали по 14 каналам.

ЭЭГ-колебания с частотой 10 Гц (α - и μ -ритмы) являются наиболее заметными ритмами, наблюдаемыми у бодрствующих, расслабленных испытуемых при закрытых глазах. Эти колебания можно рассматривать как маркер сниженной активности коры или показатель активного торможения сенсорной информации. В колебания частотой 10 Гц могут вносить вклад разные корковые источники, которые, по-видимому, модулируются сенсорным контекстом и функциональными требованиями. Можно было ожидать, что в условиях микрогравитации заметное снижение интенсивности мультимодальных гравипептивных входов в нейронные сети, участвующие в построении репрезентации пространства, повлияет на 10-герцовую активность. Количественный анализ влияния микрогравитации на эти базовые колебания был проведен в работах [40, 41]. Производили анализ спектров ЭЭГ при выполнении стандартной задачи открывания и закрывания глаз по звуковому сигналу. Обследуемый держал глаза открытыми в течение 10 с, затем закрывал глаза на 10 с и т.д. в течение 70 с. Поскольку α -ритм играет функциональную роль в регуляции сетевых свойств зрительных зон, было высказано предположение, что отсутствие гравитации повлияет на силу и мощность 10-герцовой активности. Оказалось, что мощность спонтанных 10-герцовых колебаний, регистрируемых при закрытых глазах в теменно-затылочной (α -ритм) и сенсомоторной областях (μ -ритм), возрастала в отсутствие гравитации, и связанные с этим спектральные возмущения, вызванные переходом состояния открытия/закрытия глаза, также увеличились на орбите.

Сравнение вызванных потенциалов мозга перед началом выполнения двух тестов – прохождения виртуального коридора и мигающей шахматной доски дало несколько неожиданные результаты. Тест шахматная доска всегда выполнялся непосредственно перед задачей виртуальной навигации. Обследуемый инициировал навигацию, нажатием кнопки, при этом появлялся серый экран с центральным зеленым пятном, которое он фиксировал взором. Затем на одну секунду предъявлялось статичное изображение входа в

туннель или шахматной доски. Переход между серым экраном и статическим изображением вызывал ЭЭГ-реакцию. Начало движения по виртуальному туннелю происходило после 1-секундного статического периода, т.е. значительно позже периода, в течение которого анализировалась ЭЭГ.

Было обнаружено [42], что зрительно вызванные потенциалы, в ответ на изображение трехмерного туннеля непосредственно перед предстоящим движением в задаче виртуальной навигации, в невесомости были изменены, в то время как потенциалы, вызванные предъявлением классической двумерной шахматной доски, не изменились. В частности, анализ связанных с событием спектральных возмущений и фазовой когерентности этих сигналов ЭЭГ, зарегистрированных в лобной и затылочной областях, показал, что фазовая синхронизация θ - α -колебаний подавляется в невесомости, но только для трехмерного туннельного изображения, в то время как для шахматной доски остаются неизменными. После полета результаты ЭЭГ при предъявлении туннеля соответствовали предполетным данным. Можно сделать вывод, что сенсорные входы, связанные с гравитацией, модулируют первичные зрительные области в зависимости от особенностей визуальной сцены.

Мозг в условиях космического полета

В последние годы появились многочисленные публикации, указывающие на изменения в работе различных отделов мозга в условиях КП. Так, в работе [43] изучали динамику ЭЭГ во время выполнения зрительно-моторной задачи, имитировавшей стыковку. Астронавты проводили эксперимент в условиях микрогравитации в свободном плавании на борту МКС, а также до полета в космос и после него. Был выявлен сдвиг от активности от задней поясной коры на Земле к прецентральной коре в невесомости. Наблюдали также увеличение вклада вестибулярных структур и мозжечка (дольки V, VI). Авторы предположили, что из-за высоких требований к постоянной корректировке соответствующей позы тела в свободном плавании состояние зрительного внимания требовало большего участия моторной коры. Участие мозжечка и вестибулярных структур в невесомости может быть связано с обработкой корректирующих сигналов, необходимой для поструральной стабилизации, и повышенную потребность в интеграции необычной вестибулярной информации.

Интересно, что невесомость влияла также на ЭЭГ-реакции на информацию об успешном или неуспешном выполнении теста со стыковкой [44]. В этой работе было показано, что в невесомости данные о событиях положительной или отрица-

тельной эмоциональной значимости обрабатываются иначе, чем на Земле.

В работе [45] отмечается, что, хотя адаптация человека к КП изучается на протяжении десятилетий, мало что известно о долгосрочных последствиях этих полетов для мозга и поведения. Авторы изучали характеристики выполнения зрительно-пространственных задач и связанные с ними электрофизиологические реакции у астронавтов до, во время, и после приблизительно полугодовой миссии на МКС. Сообщается о том, что когнитивные способности во время КП могут заметно снижаться. Астронавты на орбите были медленнее и делали больше ошибок, чем на Земле, а анализ потенциалов мозга выявил уменьшение ресурсов внимания. Это исследование представило доказательства нарушения работоспособности как на начальном (~8 дней), так и на более поздних (~50 дней) этапах КП без каких-либо признаков адаптации.

Визуальное восприятие трехмерного пространства у человека подвержено влияниям невидимых факторов, такие как гравитационные вестибулярные сигналы. В работе [46] проверяли различные гипотезы относительно стадии сенсорной обработки, на которой действует гравитация: 1) прямое воздействие на зрительную систему, 2) формирование внутреннего представления о пространстве, которое используется для интерпретации сенсорных сигналов, или 3) участие в построении множественных, специфичных для определенных модальностей, внутренних представлений воспринимаемого объекта. Чтобы проверить эти гипотезы, провели эксперименты по сравнению визуального и тактильного трехмерного восприятия, а также изучили влияние микрогравитации на эти два чувства. Результаты показали, что визуальная и тактильная анизотропия восприятия связана с положением тела, а не вектором силы тяжести, что предполагает эгоцентрическое кодирование информации для обеих сенсорных модальностей. Перцептивные искажения двух сенсорных модальностей имеют противоположные направления: глубина визуально недооценивается, но тактильно переоценивается. Интересно, что микрогравитация усиливает “земные” искажения обоих чувств. Посредством компьютерного моделирования показали, что эти результаты предсказываются только гипотезой (3). Эта гипотеза способна объяснить не только то, как гравитация может формировать эгоцентрическое восприятие, но и неожиданный противоположный эффект гравитации на визуальное и тактильное трехмерное восприятие. В целом, эти результаты показывают, что мозг использует гравитацию в качестве стабильного эталонного сигнала для реконструкции параллельных, специфичных для модальности внутренних представлений трехмерных объектов, даже когда они

воспринимаются только через один сенсорный канал.

Обнаружено также, что пребывание в невесомости влияет на электрическую активность мозга во время сна [47].

Продолжительные КП оказывают влияние на структуру мозга [48]. В частности, в этой работе обнаружили значительные различия в функциональных связях в состоянии покоя между моторной корой и мозжечком. Кроме того, у космонавта были выявлены изменения дополнительных двигательных зон при выполнении воображаемой двигательной задачи. Изменения проявляются и на уровне морфологии. В работе [49] применили магнитно-резонансную томографию для исследования изменений состава белого вещества, серого вещества и цереброспинальной жидкости до, вскоре после и через 7 мес. после длительного КП. Обнаружили увеличение объема белого вещества в мозжечке после КП, причем это увеличение сохранялось через 7 мес. после возвращения на Землю. Наблюдали также перераспределение цереброспинальной жидкости с сопутствующими изменениями в сером веществе. Показано, что эти изменения являются результатом морфологических изменений, а не чистой потери ткани. Таким образом, это исследование предоставляет доказательства нейропластичности, вызванной КП. Морфологические изменения мозга после КП описаны и в ряде других публикаций [50, 51].

В обзорной работе [52] указывается, что симптомы эмоциональной дисрегуляции и когнитивной дисфункции, нарушение ритмов сна и бодрствования наряду с морфологическими изменениями головного мозга, являются одними из наиболее часто встречающихся явлений во время КП. Таким образом, эта проблематика требует дальнейшего внимания со стороны научного сообщества.

В работе [53] документировали наличие и частоту симптомов, связанных с поведенческим здоровьем и работоспособностью экипажей МКС. Было отмечено, что среди явлений, важных с точки зрения поведенческого здоровья и работоспособности (*behavioral health and performance*, ВНР), 94% составляют симптомы, относящиеся к когнитивным системам.

Попытка осмысления причин когнитивных изменений предпринята в статье [54]. Авторы указывают, что гравитация — это физическое ограничение, к которому все земные виды приспособились в процессе эволюции. Действительно, гравитационные эффекты учитываются во многих формах взаимодействия с окружающей средой, от, казалось бы, простой задачи сохранения равновесия до сложных двигательных навыков, выполняемых спортсменами и танцорами.

Гравипепторы, в основном расположенные в вестибулярных отолитовых органах, передают в ЦНС информацию, связанную с вектором гравитационного ускорения. Эта информация интегрируется с сигналами от полукружных каналов, зрения и проприоцепции в ансамбле взаимосвязанных областей мозга, включая вестибулярные ядра, мозжечок, таламус, островок, ретроинсулу, теменную покрывку и стык височной и теменной коры. Классические взгляды рассматривают эту стадию мультисенсорной интеграции как инструмент для селекции противоречивой и/или неоднозначной информации из поступающих сенсорных сигналов. Однако есть убедительные доказательства того, что на этой стадии также формируется внутреннее представление гравитационных эффектов на основе предыдущего опыта взаимодействия с окружающей средой. Это априорное знание может использовать различные типы информации, включая такие сенсорные сигналы, как визуальные, которые не имеют прямого соответствия с физической гравитацией. В статье обсуждаются экспериментальные данные, подтверждающие идею о том, что внутренняя модель, описывающая влияние гравитации на визуальные объекты, строится путем преобразования вестибулярных сигналов о физической гравитации в стволе мозга и мозжечке во внутренние оценки гравитации, хранящиеся в вестибулярной коре. Интеграция внутренней модели гравитации с визуальными и невизуальными сигналами происходит на нескольких уровнях коры и может задействовать связи между зрительными областями, участвующими в анализе пространственно-временных характеристик визуальных стимулов, и высшими зрительными областями.

Попытки построить модель влияния невесомости на уровне взаимодействия между нейронами предприняты в [55].

Вероятно, именно участием системы внутреннего представления в организации восприятия пространства объясняются отмеченные в исследовании [56] факты, свидетельствующие о том, что изменение сенсорных входов из-за условий микрогравитации во время КП влияло на сенсомоторную деятельность, в то время как когнитивные функции сохранялись. Авторы проверили, влияет ли КП на выполнение различных сенсомоторных и когнитивных задач во время и после шестимесячного пребывания на МКС. Они наблюдали ухудшение функции равновесия после полета; эта функция восстановилась до исходного уровня в течение 30 дней после полета. Выявили также ухудшение бимануальной координации и ее восстановление до исходного уровня в течение 30 дней после полета. В то же время когнитивные задачи, например, мысленное вращение куба, выполнялись так же успешно как на Земле, или даже лучше. Также наблюдалась тенденция к

улучшению характеристик вращения куба в полете на МКС, когда обследуемые выполняли задачу в условиях фиксации ног к полу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные на земле и в условиях КП данные, показывают, что невесомость влияет на различные аспекты когнитивной деятельности, такие как: формирование системы отсчета, включая выбор вертикали и восприятие времени, распознавание симметрии сложных фигур, процессы запоминания и распознавания изображений, ориентация в трехмерных лабиринтах. В невесомости изменяется ЭЭГ-активность мозга и вызванные потенциалы в ответ на зрительные стимулы, причем эти изменения зависят от того, является ли предъявляемое изображение сигналом к началу виртуального движения или просто плоской картиной. Можно заключить, что в невесомости бывают не только изменения в работе рефлекторных механизмов, но и перестройки на уровне когнитивной системы, в частности “перепрограммирование” сенсомоторных систем, и выработка новых навыков функционирования мозга в изменившихся условиях.

Финансирование работы. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (тема № 0061-2019-0012).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Clement G., Gurfinkel V.S., Lestienne F. et al.* Adaptation of Postural Control to Weightlessness // *Exp. Brain Res.* 1984. V. 57. № 1. P. 61.
2. *Clement G., Gurfinkel V.S., Lestienne F. et al.* Changes in Posture during Transient Perturbations in Microgravity // *Aviat. Space Environ. Med.* 1985. V. 56. № 7. P. 666.
3. *Liddell E., Sherrington C.* Reflexes in Response to Stretch (Myotatic Reflexes) // *Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci.* 1924. V. 96. № 675. P. 212.
4. *Магнус Р.* Установка тела. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1962. 624 с.
5. *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.
6. *Левик Ю.С.* Управление движениями на основе системы внутреннего представления на Земле и в космосе // *Физиология человека.* 2021. Т. 47. № 3. С. 105.
Levik Yu.S. Motor Control Based on the Internal Representation System on the Earth and in Space // *Human Physiology.* 2021. V. 47. № 3. P. 335.
7. *Левик Ю.С.* Исследования в космосе и новые концепции в физиологии движений // *Авиакосм. и эколог. мед.* 2020. Т. 54. № 6. С. 80.
8. *Clement G., Vieville T., Lestienne F., Berthoz A.* Modification of gain asymmetry and beating field of vertical optokinetic after-nystagmus in microgravity // *Neurosci. Lett.* 1986. V. 63. № 3. P. 271.
9. *Thornton W.E., Uri J.J., Moore T., Pool S.* Studies of the horizontal vestibulo-ocular reflex in spaceflight // *Arch. Otolaryngol. Head Neck Surg.* 1989. V. 115. № 8. P. 943.
10. *Andre-Deshays C., Israel I., Charade O. et al.* Gaze control in microgravity. I. Saccades, pursuit, eye-head coordination // *J. Vestib. Res.* 1993. V. 3. № 3. P. 331.
11. *Israel I., Andre-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.
12. *Clement G., Popov K.E., Berthoz A.* Effect of prolonged weightlessness on horizontal and vertical optokinetic nystagmus in microgravity // *Exp. Brain Res.* 1993. V. 94. № 3. P. 456.
13. *Gurfinkel V.S., Lestienne F., Levik Yu.S., Popov K.E.* Egocentric references and human spatial orientation in microgravity. I. Perception of complex tactile stimuli // *Exp. Brain Res.* 1993. V. 95. № 2. P. 339.
14. *Gurfinkel V.S., Lestienne F., Levik Yu.S., Popov K.E.* Egocentric references and human spatial orientation in microgravity. II. Body-centered coordinates in the task of drawing ellipses with prescribed orientation // *Exp. Brain Res.* 1993. V. 95. № 2. P. 343.
15. *Papaxanthis C., Pozzo T., Popov K.E., McIntyre J.* Hand trajectories of vertical arm movement in one-G environments // *Exp. Brain Res.* 1998. V. 120. № 4. P. 496.
16. *Липшиц М.И., Гурфинкель Е.В., Мацакис Й., Лестьен Ф.* Влияние невесомости на сенсомоторное взаимодействие при операторской деятельности: проприоцептивные обратные связи // *Авиакосм. и эколог. мед.* 1993. Т. 27. № 1. С. 26.
17. *Липшиц М.И., Макинтайер Д., Поляков А.В.* Исследования влияния невесомости на воспроизведение заданного положения при различных режимах работы рукоятки / *Проблемы нейрокибернетики.* Ростов-на-Дону, 1999. С. 96.
18. *Липшиц М.И., Гурфинкель Е.В., Мацакис Й., Лестьен Ф.* Влияние невесомости на сенсомоторное взаимодействие при операторской деятельности: зрительная обратная связь, латентное время двигательного ответа // *Авиакосм. и эколог. мед.* 1993. Т. 27. № 2. С. 22.
19. *Lipshits M., McIntyre J.* Haptic perception in weightlessness: a sense of force or effort? / *12th Man in Space Symposium, June 8–13, 1997. Abstract vol.* Washington, USA, 1997. P. 36.
20. *Понов К.Е., Ролль Р., Липшиц М.И. и др.* Ошибки целевых движений руки в условиях орбитального полета // *Авиакосм. и эколог. мед.* 1999. Т. 33. № 2. С. 3.
21. *Semjen A., Leone G., Lipshits M.* Motor timing under microgravity // *Acta Astronaut.* 1998. V. 42. № 1–8. P. 303.

22. *Semjen A., Leone G., Lipshits M.* Temporal control and motor control: two functional modules which may be influenced differentially during microgravity // *Hum. Mov. Sci.* 1998. V. 17. № 1. P. 77.
23. *Leone G., Lipshits M., McIntyre J., Gurfinkel V.* Independence of bilateral symmetry detection from a gravitational reference frame // *Spat. Vis.* 1995. V. 9. № 1. P. 127.
24. *Leone G., De Schonen S., Lipshits M.* Prolonged weightlessness, reference frame and visual symmetry detection // *Acta Astronaut.* 1998. V. 42. № 1–8. P. 281.
25. *De Schonen S., Leone G., Lipshits M.* The face inversion effect in microgravity: Is gravity used as a spatial reference for complex object? // *Acta Astronaut.* 1998. V. 42. № 1–8. P. 287.
26. *Manzey J., Lorenz B., Polyakov V.* Human performance during a 14 months space mission / 12th Man in Space Symposium. June 8–13, 1997. Abstract vol. Washington, 1997. P. 130.
27. *Leone G., Lipshits M., Gurfinkel V., Berthoz A.* Is there an effect of weightlessness on mental rotation of three-dimensional objects? // *Cogn. Brain Res.* 1995. V. 2. № 4. P. 255.
28. *Липшиц М.И., Леон Ж., Гурфинкель В.С., Бертоз А.* Исследование влияния невесомости на инерцию мысленного прослеживания движущихся объектов // *Авиакосм. и эколог. мед.* 1995. Т. 29. № 5. С. 20.
29. *Lipshits M., McIntyre J., Zaoui M. et al.* Does gravity play an essential role in the asymmetrical visual perception of vertical and horizontal line length? // *Acta Astronaut.* 2001. V. 49. № 3–10. P. 123.
30. *Lipshits M., McIntyre J.* Gravity affects the preferred vertical and horizontal in visual perception of orientation // *NeuroReport.* 1999. V. 10. № 5. P. 1085.
31. *Lipshits M., Bengoetxea A., Cheron G., McIntyre J.* Two reference frames for visual perception in two gravity conditions // *Perception.* 2005. V. 34. № 5. P. 545.
32. *Липшиц М.И., Макинтайер Д.* Роль гравитации в выполнении гаптической задачи сравнения // *Физиология человека.* 2007. Т. 33. № 1. С. 135.
Lipshits M.I., McIntyre J. Role of gravitation in solving a haptic comparison problem // *Human Physiology.* 2007. V. 33. № 1. P. 120.
33. *McIntyre J., Lipshits M., Gurfinkel V., Berthoz A.* Internal reference frame for visual-haptic coordination // *Eur. J. Neurosci.* 2000. V. 12. Suppl. 11. P. 151.
34. *McIntyre J., Lipshits M.* Central processes amplify and transform anisotropies of the visual system in a test of visual-haptic coordination // *J. Neurosci.* 2008. V. 28. № 5. P. 1246.
35. *Tolman E.C.* Cognitive maps in rat and man // *Psychol. Rev.* 1948. V. 55. № 4. P. 189.
36. *Vidal M., Lipshits M., McIntyre J., Berthoz A.* Gravity and Spatial Orientation in Virtual 3D-Mazes // *J. Vestib. Res.* 2003. V. 13. № 4–6. P. 273.
37. *De Saedeleer C., Vidal M., Lipshits M. et al.* Weightlessness alters up/down asymmetries in the perception of self-motion // *Exp. Brain Res.* 2013. V. 226. № 1. P. 95.
38. *Cohen M.M., Larsen C.A.* Human spatial orientation in the pitch dimension // *Рецеп. Psychophys.* 1974. V. 16. № 3. P. 508.
39. *Young L.R., Oman C.M., Dichgans J.M.* Influence of head orientation on visually induced pitch and roll sensation // *Aviat. Space Environ. Med.* 1975. V. 46. № 3. P. 264.
40. *Cheron G., Leroy A., De Saedeleer C. et al.* Effect of gravity on human spontaneous 10-Hz electroencephalographic oscillations during the arrest reaction // *Brain Res.* 2006. V. 1121. № 1. P. 104.
41. *Cheron G., Leroy A., Bengoetxea A. et al.* Les neurosciences spatiales: l'électroencéphalographie dans la navigation virtuelle // *Science Connection.* 2006. № 10. P. 25.
42. *Cheron G., Leroy A., Palmero-Soler E. et al.* Gravity Influences Top-Down Signals in Visual Processing // *PLoS One.* 2014. V. 9. № 1. P. e82371.
43. *Cebolla A.M., Petieau M., Palmero-Soler E., Cheron G.* Brain potential responses involved in decision-making in weightlessness // *Sci. Rep.* 2022. V. 12. № 1. P. 12992.
44. *Cebolla A.M., Petieau M., Dan B. et al.* Cerebellar contribution to visuo-attentional alpha rhythm: insights from weightlessness // *Sci. Rep.* 2016. V. 6. P. 37824.
45. *Takács E., Barkaszi I., Czigler I. et al.* Persistent deterioration of visuospatial performance in spaceflight // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. № 1. P. 9590.
46. *Morfoisse T., Herrera A.G., Angelini L. et al.* Does gravity shape internal representations of space for human 3D perception? // *bioRxiv.* 2020.
<https://doi.org/10.1101/2020.03.23.003061>
47. *Koller D.P., Kasanin V., Flynn–Evans E.E. et al.* Altered sleep spindles and slow waves during space shuttle missions // *NPJ Microgravity.* 2021. V. 7. № 1. P. 48.
48. *Demertzi A., Van Ombergen A., Tomilovskaya E. et al.* Cortical reorganization in an astronaut's brain after long-duration spaceflight // *Brain Struct. Funct.* 2016. V. 221. № 5. P. 2873.
49. *Jillings S., Van Ombergen A., Tomilovskaya E. et al.* Macro- and microstructural changes in cosmonauts' brains after long-duration spaceflight // *Sci. Adv.* 2020. V. 6. № 36. P. 9488.
50. *Hupfeld K.E., McGregor H.R., Lee J.K. et al.* Alzheimer's Disease Neuroimaging Initiative. The Impact of 6 and 12 Months in Space on Human Brain Structure and Intracranial Fluid Shifts // *Cereb. Cortex Commun.* 2020. V. 1. № 1. P. tgaa023.
51. *Van Ombergen A., Demertzi A., Tomilovskaya E. et al.* The effect of spaceflight and microgravity on the human brain // *J. Neurol.* 2017. V. 264. Suppl 1. P. 18.
52. *Arone A., Ivaldi T., Loganovsky K. et al.* The Burden of Space Exploration on the Mental Health of Astronauts: A Narrative Review // *Clin. Neuropsychiatry.* 2021. V. 18. № 5. P. 237.
53. *Roma P.G., Schneiderman J.S., Schorn J.M. et al.* Assessment of Spaceflight Medical Conditions' and Treatments' Potential Impacts on Behavioral Health and Performance // *Life Sci. Space Res (Amst).* 2021. V. 30. P. 72.

54. *Delle Monache S., Indovina I., Zago M. et al.* Watching the Effects of Gravity. Vestibular Cortex and the Neural Representation of “Visual” Gravity // *Front. Integr. Neurosci.* 2021. V. 15. P. 793634.
55. *Kohn F.P.M., Ritzmann R.* Gravity and neuronal adaptation, in vitro and in vivo—from neuronal cells up to neuromuscular responses: a first model // *Eur. Biophys. J.* 2018. V. 47. № 2. P. 97.
56. *Tays G.D., Hupfeld K.E., McGregor H.R. et al.* The Effects of Long Duration Spaceflight on Sensorimotor Control and Cognition // *Front. Neural Circuits.* 2021. V. 15. P. 723504.

Cognitive Functions of the Brain: a Review of Research in Weightlessness

M. I. Lipshits^a, Yu. S. Levik^a, *

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

**E-mail: yurilevik@yandex.ru*

The review is devoted to the role of gravity in the implementation of human cognitive functions. The influence of weightlessness on various aspects of cognitive activity is considered, such as the choice of a vertical, the formation of a reference system, including the time coordinate, the recognition of the symmetry of complex shapes, the processes of memorizing and recognizing images, and orientation in three-dimensional labyrinths. It is described how the EEG activity of the brain in response to visual stimuli changes in weightlessness. It is shown that in weightlessness there are not only changes in the work of reflex mechanisms, but also restructuring at the level of the cognitive system, in particular, “reprogramming” of sensorimotor systems, and the development of new skills for the functioning of the brain in changed conditions.

Keywords: frame of reference, cognitive functions, weightlessness, virtual visual environment, sensorimotor conflict, motor functions, operator activity.