

ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПОЗЫ ЧЕЛОВЕКА ПРИ ПРОСЛУШИВАНИИ ПРИБЛИЖАЮЩИХСЯ СПЕРЕДИ И СЗАДИ ШАГОВ

© 2021 г. О. П. Тимофеева¹, И. Г. Андреева¹*, А. П. Гвоздева¹

¹Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН,
Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: ig-andreeva@mail.ru

Поступила в редакцию 17.09.2021 г.

После доработки 08.10.2021 г.

Принята к публикации 08.10.2021 г.

В исследовании проверено предположение о том, что постуральные реакции на конспецифическую звуковую информацию о движении могут существенно отличаться от реакций, которые были описаны в случае движущихся в том же направлении непрерывных звуковых образов. Зарегистрированы постуральные показатели для группы из 14-ти испытуемых с нормальным слухом при пассивном прослушивании с закрытыми глазами звуков шагов человека, подаваемых в условиях свободного поля с громкоговорителей, расположенных спереди и сзади. Выполнена оценка динамики этих показателей с периодом 8 с в течение 40 с до прослушивания, 24 с во время звучания и 32 с после него. При ожидании звуков приближающихся шагов было показано снижение скорости перемещения центра давления (ЦД) и разброса в сагиттальной плоскости до 10% от первого к пятому периоду. Причем интегральные показатели положения ЦД изменялись в направлении повышения устойчивости в большей степени при шагах сзади, чем спереди. Реакции вертикальной позы в ответ на звуки приближающихся сзади и спереди шагов проявлялись в сходном – на 8–10% увеличении показателей, характеризующих положение ЦД в сагиттальной плоскости (длина траектории, скорость и разброс), по сравнению с последним периодом ожидания. Достоверное различие в ответах на приближение сзади и спереди наблюдали только по показателю смещение: направление изменений было противоположным: при шагах спереди испытуемые отклонялись назад, при шагах сзади – вперед. После окончания звуковой стимуляции среднее положение ЦД (смещение) возвращалось к исходному перед стимуляцией. Постуральные реакции в ответ на приближающиеся шаги несущественно отличались как по направлению, так и по величине изменений показателей, характеризующих положение ЦД, от реакций на приближающийся непрерывный звуковой образ.

Ключевые слова: постуральный контроль, конспецифические сигналы, ориентация в пространстве, преднастройка, движение источника звука

DOI: 10.31857/S0869813921120098

В ответ на звуки, источник которых меняет свое местоположение в вертикальной плоскости, наблюдали постуральные реакции, состоящие в увеличении амплитуды раскачивания тела в плоскости движения этого источника [1]. Данные реакции характеризовались нестабильной амплитудой изменения положения центра давления (ЦД) тела и значительно варьирующей латентностью, что затрудняло ста-

тистический анализ и интерпретацию результатов. Переход от одиночной стимуляции к повторяющемуся звуковому образу с одинаковой траекторией и другими характеристиками движения позволил выявить ряд важных особенностей вертикальной позы при прослушивании движущихся источников звука. Мы наблюдали выраженные изменения постурального контроля в ответ на приближающиеся и удаляющиеся непрерывные звуковые образы по сравнению с неподвижным сигналом при стимуляции в течение 40 с [2]. Разделение периода ответа на две – начальную и конечную части по 20 с, показало различие их постуральных характеристик. Таким образом, продолжительная стимуляция формировала динамически развивающийся и относительно стабильный ответ системы регуляции позы. Выраженность постуральных реакций на движение зависела от его направления: наиболее выраженные изменения стабилеографических показателей были отмечены в случае биологически значимого приближающегося сигнала [2, 3].

Известно, что биологическое и эмоциональное значение звуковой и зрительной стимуляции проявляется в постуральных реакциях, возникающих в ответ на нее. Наиболее детально постуральные реакции изучены в ответ на аффективные зрительные стимулы [4–7]. В частности, при изучении контроля позы во время просмотра видеоклипов было обнаружено, что счастливые и несчастные лица вызывают большее колебание ЦД тела по сравнению с нейтральными лицами [8]. В отличие от зрительных, роль эмоционально значимых слуховых стимулов в контроле равновесия изучена недостаточно [9].

Для выживания человека, как и других социальных видов, восприятие конспецифичных сигналов со стороны представителей своего вида и реагирование на них подразумевает развитую способность к слуховому анализу их движения. В качестве конспецифических сигналов для человека большое биологическое значение имеют звуки приближающихся шагов, побуждающих к последующему взаимодействию. Итак, приближающиеся шаги как сигнал о возможном контакте с представителем своего вида неизбежно имеет эмоциональную окраску. Поэтому можно предположить, что постуральные реакции на конспецифические движущиеся звуковые стимулы могут существенно отличаться от реакций, которые были описаны в случае шумовых звуковых образов, применявшихся в наших работах [2]. Методом функциональной магнитно-резонансной томографии при прослушивании шагов вправо, влево, в направлениях приближения и удаления была показана объемная активация коры больших полушарий, в том числе вне первичных слуховых областей [10]. В ответ на пассивное прослушивание приближающихся, удаляющихся и неподвижных шагов на месте была зарегистрирована устойчивая и объемная активация надкраевой и угловой извилинах [11]. В случае наиболее биологически значимых приближающихся шагов активность была обнаружена также в области предклинья, а у части испытуемых и в области МТ/V5 [12]. Активация мультисенсорных областей, которые специализированы на ориентации в пространстве, предполагает формирование произвольной постуральной реакции, которая необходима для подготовки к последующим активным действиям. И наиболее четко такая реакция будет сформирована в случае приближающихся шагов.

Отметим, что изменения постуральных показателей наблюдались нами не только во время звукового воздействия, но и при ожидании, а также в течение некоторого времени после его окончания. Продолжительные изменения постурального контроля в процессе ожидания известной звуковой стимуляции для разных типов звуковых моделей (приближение, удаление и неподвижный сигнал) выражались в смещении ЦД назад, в уменьшении длины траектории и скорости ЦД в сагиттальной плоскости при анализе последовательных временных интервалов. В большей степени изменения были выражены для движущихся звуковых образов по сравнению с неподвижными, и особенно в случае биологически значимого приближаю-

щегося сигнала [2]. Феномен постурального последействия для движущихся зрительных и слуховых образов был описан в ряде работ [2, 13]. Показан “негативный” эффект последействия, который состоит в смещении ЦД тела в противоположном направлении в течение 20 с после окончания звучания приближающегося звукового образа [2]. Таким образом, представляет интерес проанализировать постуральные показатели не только во время звуковой стимуляции конспецифическими сигналами (приближающиеся шаги), но также до и после нее.

Хорошо известно, что слуховая информация может быть получена из любой точки пространства, тогда как зрительная — существенно ограничена в переднем полупространстве. Поэтому звуковая информация о локализации объектов, приходящая из полупространства позади человека, не имеет конкуренции с другими модальностями. Это обуславливает ее актуальность для формирования последующего поведения. Следовательно, постуральные реакции в ответ на звуки шагов, приближающихся сзади и спереди, могут отличаться не только направлением смещения ЦД, но и величиной других постуральных показателей, в том числе интегральных, таких как площадь и сжатие эллипса, качество равновесия.

Целью настоящей работы было проверить гипотезу о различии постуральных реакций в ответ на звуки конспецифических сигналов приближающихся с разных направлений, проанализировав изменения показателей позы в сагиттальной плоскости и интегральные показатели положения ЦД тела в периоды ожидания, во время и после прослушивания звуков шагов, приближающихся сзади и спереди.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследовании приняли участие 14 испытуемых с нормальным слухом, без диагностированных нарушений вестибулярной системы и опорно-двигательного аппарата в возрасте от 18 до 53 лет (в среднем 27 лет) — 7 женщин, 7 мужчин. Состояние слуха испытуемых оценивали с помощью тональной аудиометрии, которую проводили на клиническом аудиометре АА-02 (Биомедилен). В дополнение к тональной аудиометрии оценка временного разрешения слуха проводилась с применением теста обнаружения паузы [14]. Все испытуемые, участвовавшие в экспериментах, успешно прошли аудиометрические тесты и тесты на обнаружение паузы. Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием людей, соответствуют этическим стандартам национального комитета по исследовательской этике и Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующим изменениям или сопоставимым нормам этики. От каждого из включенных в исследование участников было получено информированное добровольное согласие (Протокол заседания этического комитета Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН по биоэтике № 1-07 от 16 июля 2019 г.).

В качестве звуковых раздражителей применялись стереозаписи приближающихся шагов, выполненные в длинном коридоре с реверберацией. Акустические характеристики коридора оценивали путем определения уровня звукового давления в месте расположения записывающих микрофонов во время и после импульсов белого шума. Снижение уровня сигнала после резкого прерывания шумового импульса составило 35 дБ в течение 400 мс. Оценку задержек эхо-сигналов (звуковых сигналов отраженных от стен, пола и потолка) по сравнению с прямым сигналом выполняли посредством записи в коридоре короткого щелчка высокой амплитуды, который воспроизводили при помощи громкоговорителя, расположенного на расстоянии 1 м от микрофона. Первый, различимый на записи эхо-сигнал был зарегистрирован через 15 мс, а второй — через 38 мс после прямого сигнала. Для формирования ритмических шагов и оценки скорости человека запись производили под

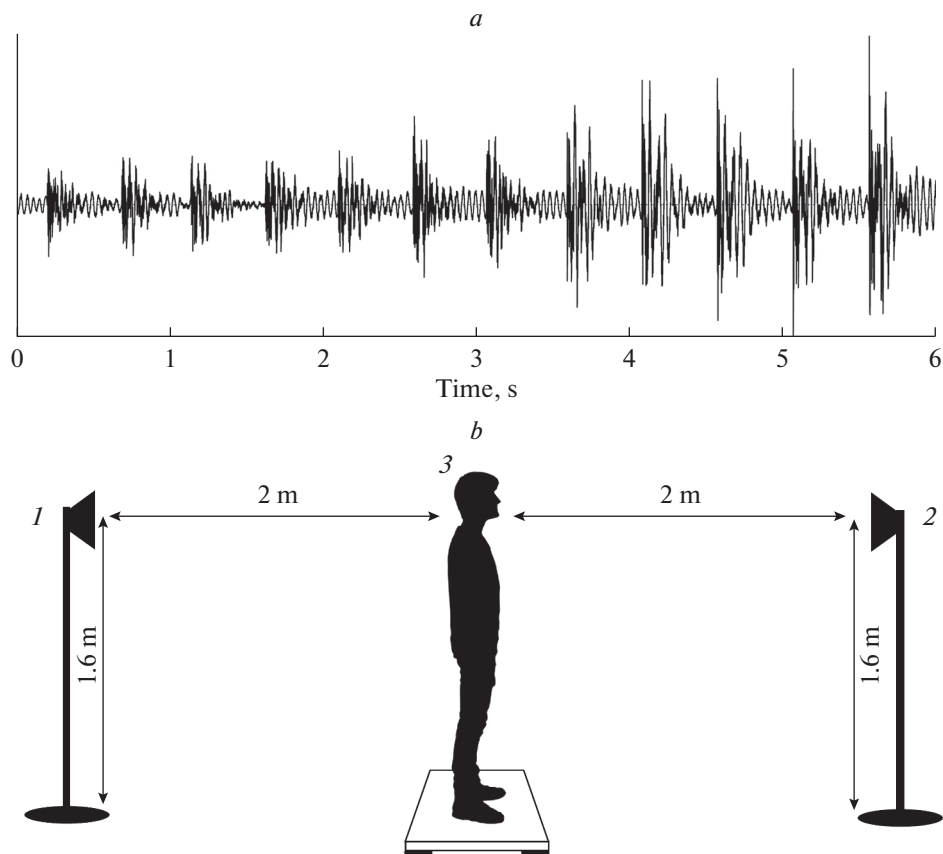


Рис. 1. (а) – осциллограмма записи приближающихся шагов, которая была использована в качестве конспецифического биологически значимого звукового сигнала. (б) – схема взаимного расположения громкоговорителей (1, 2) и испытуемого (3) во время проведения экспериментов.

звуки метронома, передаваемые человеку через наушники. Ритм шагов составлял 133 в мин, скорость приближения – около 1.6 м/с (рис. 1а).

Стереозапись шагов производили с помощью калиброванной пары конденсаторных микрофонов Oktava МК 012, которые располагали на расстоянии 15 см от пола, параллельно друг другу, так что расстояние между микрофонами составляло 15.5 см. Микрофоны были ориентированы в направлении движущегося человека. Для записи звука использовали ноутбук с внешним USB-аудиоинтерфейсом AKAI E1E, который поддерживает одновременную запись четырех каналов с частотой дискретизации 44 100 отсчетов в секунду. Человек, чьи шаги были записаны, двигался по прямой линии, последний шаг при приближении записывали на расстоянии 0.75 м от микрофонов. Генерацию звука производили ПК через USB-аудиоинтерфейс Creative E-MU 0202.

Регистрацию поструральных показателей проводили при звуковой стимуляции, которую выполняли с двух громкоговорителей, расположенных на расстоянии 2.0 м от испытуемого, стоящего на платформе, на высоте 1.6 м (рис. 1б). Один из них размещали прямо перед испытуемым (0° по азимуту, 0° – по элевации), а второй –

позади испытуемого (180° по азимуту, 0° – по элевации). Уровень сигнала на громкоговорителе регулировался с помощью усилителя мощности NevaAudio SA-3004. Измерения уровня сигнала в месте головы испытуемого производились с помощью микрофона 41-45, предусилителя 26-39 и усилителя 26-06 от Brüel and Kjær. Максимальный уровень всех звуковых раздражителей в месте прослушивания составил 52 дБ уровня звукового давления.

В звукоизолированной камере объемом 62.2 м^3 , имеющей специальное покрытие потолка, стен и пола, обеспечивающее условия для свободного поля, выполняли регистрацию постуральных показателей при трех видах стимуляции: приближающиеся шаги спереди, сзади и контрольные сигналы, не содержащие информацию о движении. Последние создавали многократным повторением звуковой записи одного шага, подаваемой на громкоговоритель, расположенный позади испытуемого. Уровень ослабления внешнего шума в камере был не менее 40 дБ в диапазоне частот от 0.5 до 16 кГц. Испытуемые стояли на стабилметрической платформе “Стабилан 01” в позе “пятки вместе, носки врозь”, руки свободно опущены вдоль тела, глаза закрыты. Платформа располагалась на массивной опоре в центре камеры. Изменения положения ЦД регистрировались программой StabMed 2.05. Частота дискретизации сигнала ЦД – составляла 50 Гц. Один цикл записи измененный положения ЦД общей длительностью 96 с состоял из трех последовательных периодов: 40 с тишины перед стимуляцией, 20.5 с звуковой стимуляции и 35.5 с тишины после стимуляции. Звуковая стимуляция включала три последовательных одинаковых фрагмента записи шагов по 6.5 с и интервалом 0.5 с между ними. Для каждого из испытуемых регистрацию стабилграммы проводили в течение одного дня, при одном типе стимуляции выполняли 10 циклов регистрации. После каждой 2-х регистраций испытуемому предоставляли 2–20-минутный период отдыха. Общая продолжительность регистрации составляла не более 2-х ч.

Для анализа полученные записи стабилграммы были разделены на 12 периодов по 8 с: 5 периодов до стимуляции, 3 периода во время стимуляции (включая 3.5 с после ее окончания, т.к. по нашим данным и данным Агаевой с соавт. [1, 2] постуральный ответ на звук завершается в течение примерно 3 с по окончании стимуляции), 4 периода после стимуляции. Для каждого из 12-ти фрагментов определяли следующие показатели колебаний ЦД тела: смещение, длину траектории, скорость и разброс положения ЦД вдоль сагиттальной оси. Помимо характеристик колебания ЦД вдоль сагиттальной оси оценивали интегральные показатели вертикальной позы: площадь эллипса, характеризующую часть площади опоры, в которой перемещается во фронтальной и сагиттальной плоскости ЦД при стоянии и его сжатие, а также качество функции равновесия. Последний показатель рассчитывается в виде процентного отношения площади, ограниченной функцией распределения длин векторов скоростей, и некоторой константы, равной площади прямоугольника, ограниченного осями координат, горизонтальной асимптотой функции кривой распределения длин скоростей и вертикальной границей (StabMed2). Статистические расчеты проводили в пакете программ Statistica v.5.5A. Достоверность различий величин стабилграфических показателей в группе испытуемых осуществляли для разных временных периодов с применением парного непараметрического метода Вилкоксона. Достоверность различий показателей при разных видах стимуляции осуществляли с применением непараметрического критерия Манна–Уитни для независимых выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При анализе динамики стабилметрических показателей вертикальной позы человека до, во время и после прослушивания конспецифических звуковых сигналов

(шаги человека) были выявлены изменения показателей длина траектории ЦД, линейная скорость и разброс по сагиттальной оси (рис. 2).

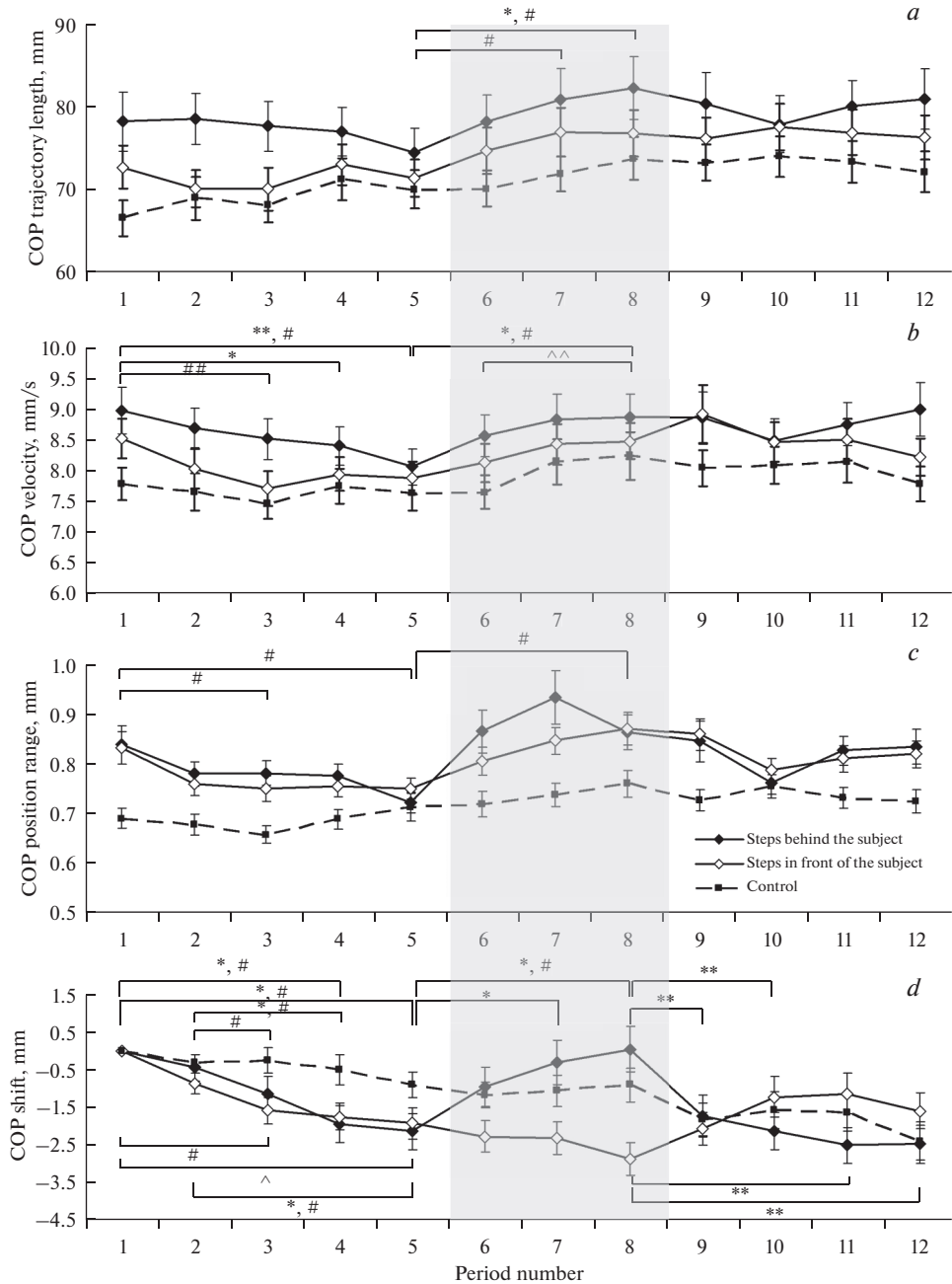
Длина траектории во время ожидания звуковых сигналов всех трех видов достоверно не изменялась (рис. 2а). Прослушивание приближающихся шагов приводило к увеличению данного показателя, в среднем до 10% при шагах сзади, и 8% — спереди. Достоверные отличия пятого периода наблюдали по сравнению с восьмым для сигнала, приближающегося сзади ($p < 0.02$), и по отношению к седьмому и восьмому периодам для сигнала спереди ($p < 0.02$ и $p < 0.04$ соответственно). В случае неподвижного сигнала (повторяющийся шаг, не содержащий признаков движения) увеличение составило в среднем 5% и происходило от пятого к восьмому периоду в виде тенденции ($p < 0.07$). Прекращение звуковой стимуляции не вызывало значимых изменений данного показателя при всех видах воздействия. Более выраженная динамика наблюдалась для показателя скорость перемещения ЦД (скорость ЦД).

Скорость ЦД снижалась во время ожидания звуковой стимуляции всех видов: для шагов спереди в среднем на 9%, достоверно от первого периода к третьему и пятому ($p < 0.001$ и $p < 0.03$ соответственно), для шагов сзади — на 10% к четвертому и пятому ($p < 0.04$ и $p < 0.001$ соответственно) (рис. 2б). В случае неподвижного сигнала также были отмечены небольшие изменения в среднем на 4% от первого периода к третьему в виде тенденции ($p < 0.06$). Во время прослушивания приближающихся шагов с обоих направлений скорость ЦД достоверно возрастала от последнего периода ожидания, предшествующего звуковой стимуляции, к концу воздействия в среднем на 10% для шагов сзади и 7.5% для шагов спереди ($p < 0.03$ и $p < 0.01$ соответственно). В случае неподвижного сигнала сзади испытуемого скорость ЦД возрастала от первого периода стимуляции к ее окончанию на 8% ($p < 0.01$). При сравнении периодов прослушивания с периодами после него не было выявлено значимых изменений данного показателя для всех видов сигналов.

Стабилометрический показатель разброс демонстрировал изменения, сходные с изменениями описанных выше показателей (рис. 2с). Выявлено достоверное снижение в среднем на 10% во время ожидания звуков приближающихся спереди шагов от первого периода к третьему и пятому ($p < 0.02$ и $p < 0.05$ соответственно), а при ожидании звуков шагов сзади — от первого к пятому на 15% в виде тенденции ($p < 0.07$). Сравнение последнего периода ожидания с периодами прослушивания выявило тенденцию к увеличению разброса при всех видах звуковой стимуляции. При этом значимый рост показателя на 17% во время стимуляции при сравнении пятого и восьмого периодов выявлен только в случае шагов, приближающихся спереди ($p < 0.01$). По окончании прослушивания приближающихся спереди или сзади шагов разброс снижался незначительно ($p < 0.17$). Динамика разброса в случае неподвижного сигнала не выявлена в течение всего времени регистрации.

При рассмотрении изменений показателя смещение, который характеризует среднее положение ЦД за интервал времени, его величина в последовательные 8-

Рис. 2. Динамика стабилеографических показателей, характеризующих положение и движение ЦД вдоль сагиттальной оси во временные интервалы до, во время и после звуковой стимуляции. (а) — длина траектории ЦД. (б) — скорость ЦД. (с) — разброс положений ЦД. (д) — смещение ЦД. По оси абсциссы указаны временные периоды продолжительностью по 8 с каждый: 1–5 — до стимуляции; 6–8 — во время стимуляции; 9–12 — после стимуляции. Вертикальной линией показана стандартная ошибка среднего. Разные маркеры соответствуют разным условиям звуковой стимуляции: приближающиеся шаги сзади, приближающиеся шаги спереди и повторение одного звука шага с постоянной амплитудой — контрольное условие (см. легенду), $n = 140$. Для приближающихся шагов сзади: * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$; для приближающихся шагов спереди: # — $p < 0.05$, ## — $p < 0.01$; для контрольного условия: ^ — $p < 0.05$, ^^ — $p < 0.01$, непараметрический парный тест Вилкоксона.



секундные периоды регистрации была нормирована относительно первого периода (значение смещения для него принимали за нулевое). В период ожидания звукового сигнала происходили однонаправленные изменения данного показателя по сагиттальной оси вне зависимости от вида звукового сигнала (рис. 2*d*). Они проявлялись в виде смещения ЦД назад в последовательные временные периоды. Большие изменения наблюдали для движущихся шагов по сравнению с неподвижным сигналом: в среднем 1.9 и 2.2 мм для шагов спереди и сзади соответственно против 0.9 мм для неподвижного. В случае приближающихся спереди шагов выявлена достоверная разница между первым и вторым периодами со всеми последующими периодами ожидания, для приближающихся сзади шагов — с четвертым и пятым, а также между первым и пятым в контроле ($p < 0.05$).

В ответ на звуки приближающихся спереди и сзади шагов ЦД испытуемых смещался в противоположных направлениях. Испытуемые отклонялись от источника звука в противоположную от него сторону. При шагах спереди испытуемые увеличивали отклонение назад на 1 мм, а при шагах сзади — смещались в среднем на 2.2 мм вперед от положения, которое они занимали в конце периода ожидания. Достоверные изменения выявлены в первом случае между пятым периодом и восьмым ($p < 0.04$), во втором случае — пятого с седьмым и восьмым периодами ($p < 0.05$ и $p < 0.03$ соответственно). Сравнение показателя смещение при прослушивании шагов с противоположных направлений выявило достоверные различия только в восьмом периоде ($p < 0.05$, критерий Манна—Уитни для независимых выборок). При прослушивании неподвижного звукового сигнала достоверных изменений по показателю смещение не было выявлено.

По окончании звуковой стимуляции испытуемые смещались к положению, занимаемому перед воздействием. После шагов сзади смещение назад достигало 2.5 мм и было достоверно между восьмым периодом и всеми последующими ($p < 0.01$). После сигнала спереди смещение вперед на 1.7 мм к десятому периоду наблюдалось в виде тенденции ($p < 0.08$). После окончания неподвижного звукового сигнала достоверных изменений по показателю смещение не было выявлено так же, как и при прослушивании.

Наряду с изменениями стабилметрических показателей вдоль сагиттальной оси выявили динамику интегральных показателей вертикальной позы — площади эллипса, его сжатия и качества равновесия. Для показателя площадь эллипса наибольшие изменения были получены в случае звуков шагов, приближающихся сзади (рис. 3*a*). Уменьшение показателя в периоды ожидания достигало 32%, достоверные отличия показателя для первого периода с четвертым и пятым ($p < 0.04$ и $p < 0.01$ соответственно). Во время прослушивания сигнала наблюдали рост показателя максимально в среднем по группе на 87% в седьмом периоде (достоверные отличия показателя для пятого периода с шестым, седьмым и восьмым ($p < 0.04$, $p < 0.05$ и $p < 0.01$ соответственно)). После прослушивания шагов, приближающихся сзади, происходило достоверное уменьшение на 30% площади эллипса к десятому периоду по сравнению с шестым ($p < 0.02$) и в виде тенденции по сравнению с седьмым ($p < 0.06$). При ожидании шагов спереди наблюдалась тенденция к уменьшению площади эллипса на 20% в четвертом периоде по сравнению с первым ($p < 0.08$). Во время прослушивания сигнала увеличение параметра составило 14% и было достоверно в седьмом и восьмом периодах по сравнению с четвертым периодом ожидания ($p < 0.03$ и $p < 0.02$ соответственно). Различий в площади эллипса при прослушивании приближающихся шагов спереди и сзади не было выявлено. По окончании прослушивания тенденция к увеличению площади эллипса сохранялась еще на протяжении 8 с, после чего происходило постепенное уменьшение данного показателя в среднем на 17% в последнем периоде по сравнению с девятым. Однако это изменение оказалось недостоверным. При ожидании, прослушивании и после-

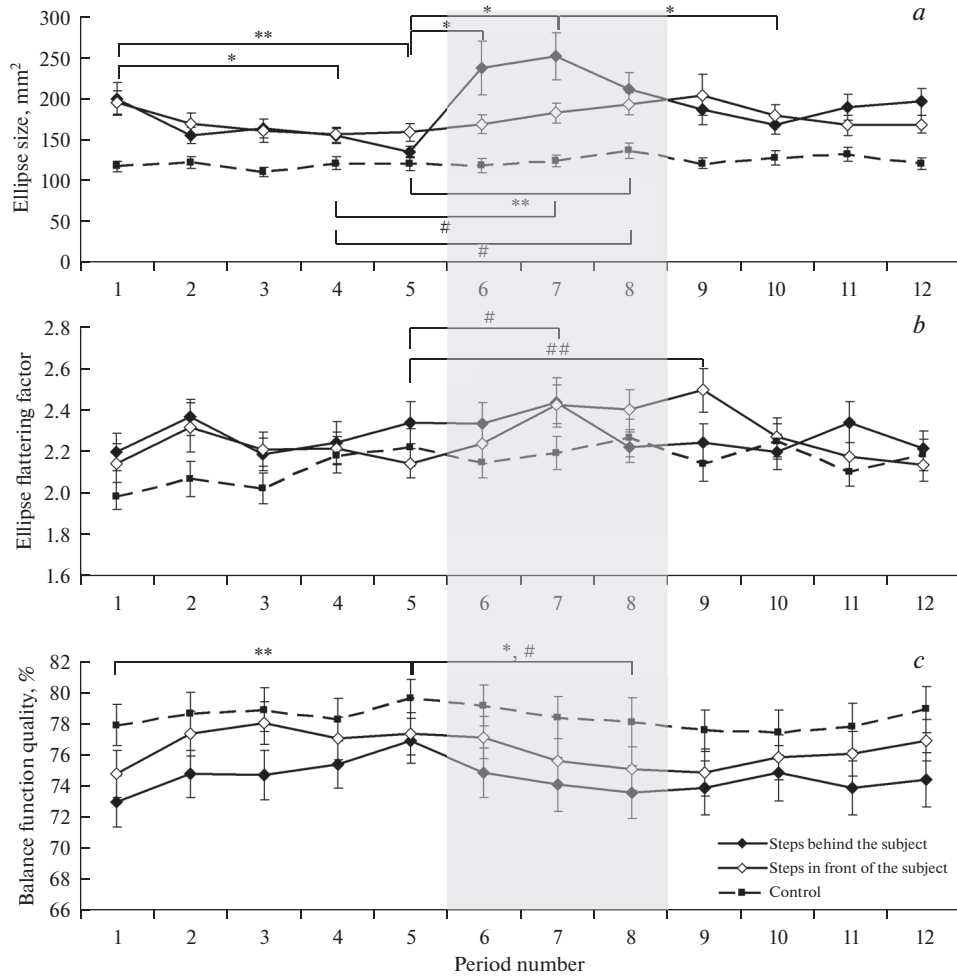


Рис. 3. Динамика стабилографических показателей, отражающих разброс положений ЦД по двум осям и устойчивость испытуемых во временные интервалы до, во время и после звуковой стимуляции. (а) – площадь эллипса, (b) – сжатие эллипса, (с) – качество функции равновесия. По оси абсцисс указаны временные периоды продолжительностью по 8 с каждый: 1–5 – до стимуляции; 6–8 – во время стимуляции; 9–12 – после стимуляции. Разные маркеры соответствуют разным условиям звуковой стимуляции: приближающиеся шаги сзади, приближающиеся шаги спереди и повторение одного звука шага с постоянной амплитудой – контрольное условие (см. легенду). $n = 140$. Для приближающихся шагов сзади: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$; для приближающихся шагов спереди: # – $p < 0.05$, ## – $p < 0.01$; непараметрический парный тест Вилкоксона.

действию неподвижного звукового сигнала изменения площади эллипса для разных периодов регистрации не превышали 13%, и достоверных различий выявлено не было.

Другая характеристика эллипса – его сжатие, изменялась незначительно при всех видах звуковой стимуляции (рис. 3b). Достоверных изменений не было выявлено кроме случая прослушивания шагов спереди, при котором обнаружено достоверное увеличение сжатия эллипса в среднем на 14 и 17% в седьмом и девятом пе-

риодах по сравнению с пятым предшествовавшим звуковой стимуляции ($p < 0.05$ и $p < 0.01$ соответственно).

Показатель “качество функции равновесия” демонстрировал изменения при ожидании стимуляции только в случае шагов сзади (увеличение в пятом периоде на 5% по сравнению с первым ($p < 0.01$) и в ответ на звуки шагов при приближении как сзади, так и спереди (рис. 3с). Прослушивание сигнала сзади вызывало достоверное снижение данного показателя в среднем на 4%, а сигнала спереди – на 3% в восьмом периоде по сравнению с пятым ($p < 0.03$ и $p < 0.04$ соответственно). При регистрации ответа на неподвижный стимул в течение всего времени наблюдения не было выявлено изменений показателя “качество функции равновесия”.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В соответствии с нашим предположением об изменениях поструральных показателей до, во время и после прослушивания конспецифических сигналов в эксперименте были получены различия в эти интервалы времени регистрации по целому ряду показателей. В период ожидания звука приближающихся шагов, независимо от их направления, и даже в случае неподвижного сигнала отмечали смещение ЦД назад. Причем величина смещения была вдвое выше при ожидании приближающегося звукового образа по сравнению с неподвижным. Направление смещения ЦД совпадало с направлением, характерным для преднастройки позы при подготовке к шаганию, и проявлялось в смещении тела назад [15]. Вместе с тем, интегральные показатели вертикальной позы в наших экспериментах свидетельствовали об уменьшении колебаний тела, что можно рассматривать как повышение устойчивости, тогда как преднастройка для последующего движения, напротив, характеризуется дестабилизацией позы, как показано в упомянутой выше работе. По временным характеристикам процесса мы также не обнаруживаем соответствия наблюдаемых нами поструральных изменений эффекту преднастройки, поскольку наиболее выраженные изменения выявлены в интервалах 8–16 с перед началом стимуляции, что несопоставимо с описанным ранее процессом позной преднастройки для последующего движения тела, который не превышает 1.5 с [15]. Это противоречие можно объяснить разными физиологическими задачами, которые стояли перед испытуемыми – ответным движением в работе [15] и пассивным прослушиванием с поддержанием позы в нашем исследовании. В соответствии с инструкцией испытуемому в наших экспериментах не предполагалась ответная двигательная реакция на звук. Таким образом, выявленная нами динамика поструральных показателей не соответствует описанной в цитируемой выше работе преднастройке позы для формирования движения по физиологическим проявлениям, т.к. перед звуками шагов мы получили повышение устойчивости вместо дестабилизации.

При ожидании звуков приближающихся шагов наблюдалось снижение скорости перемещения ЦД и разброс в сагиттальной плоскости до 10% от первого к пятому периоду. Данные изменения, выявленные непосредственно перед прослушиванием приближающихся шагов, были сходны как по направлению, так и по величине с наблюдаемыми нами ранее изменениями показателей разброса и длины траектории в случае приближающихся непрерывных звуковых образов [16]. Ожидание звука вызывало практически одинаковые сдвиги поструральных показателей вне зависимости от характера звукового сигнала. Сходство результатов было обусловлено тем, что в обоих экспериментах реализовывалась произвольная подготовка к возможному контакту с биологически значимым приближающимся сигналом.

Реакции вертикальной позы в ответ на пассивное прослушивание звуков приближающихся сзади и спереди шагов проявлялись в сходном – на 8–10% увеличе-

нии показателей, характеризующих положение ЦД в сагитальной плоскости, таких как длина траектории, скорость и разброс. По направлению и величине изменения, наблюдаемые нами в ответ на звуки приближающихся шагов, были близки к полученным ранее результатам для смещения ЦД при прослушивании приближающихся звуковых образов [2, 16]. Заметим, что в отличие от звуковых образов, которые формируют непрерывное движение источника, особенностью звуков шагов как акустического сигнала является их прерывистый характер — ритм шагов составлял около 2 шагов в секунду. Такой ритм формирует прерывистое движение и создает трудности у испытуемого в интерпретации направления движения. Вторая особенность конспецифического сигнала состоит в нерегулярном изменении амплитуды звука шагов, причем идентичные звуки шагов не интерпретируются как шаг, а только как стук [17]. Обе особенности конспецифического сигнала создают неопределенность при оценке стимула в течение продолжительного времени его звучания, что неизбежно должно отражаться в динамике постуральных показателей. Во время звучания шагов изменения показателей, характеризующих положение ЦД, происходили на протяжении 2–3 периодов наблюдения, т.е. в течение 16–24 с. При исследовании реакций позы на непрерывный приближающийся звуковой образ ранее нами также были получены медленные линейные тренды положения ЦД в 20-секундные интервалы [2], что свидетельствовало о длительном периоде развития постуральной реакции в ответ на звуковую информацию о движении объекта. Таким образом, ожидаемых нами принципиальных особенностей временной динамики постуральных реакций в ответ на действие конспецифического сигнала не было выявлено.

Влияние звуковой стимуляции на позу демонстрирует участие слуховой системы в пространственной ориентации. В частности, у пациентов с нарушением слуха наблюдаются характерные изменения позы [18, 19]. Результаты исследований влияния звуковой стимуляции на позу показали, что звуковые стимулы могут улучшать или ухудшать постуральную устойчивость [9]. В работах этого направления применяли разные методические приемы, в том числе способы подачи звука и звук разного перцептивного качества, что нередко приводило к противоречивым результатам. Подробный анализ влияния на позу пространственной составляющей слуховой информации дан в работе [9]. Как оказалось, существенное влияние имеет наличие движения источника звука и его направление, что было продемонстрировано результатами наших исследований [2, 3]. Если в работах [20, 21] неподвижные и регулярно вращающиеся источники звука оказывают стабилизирующее воздействие, то при перемещении источника звука в передне-заднем направлении, как и в нашем исследовании, обнаруживается увеличение постуральных качаний [1, 2].

По данным литературы интерпретация звуков шагов влияет не только на постуральные показатели, как было показано в наших экспериментах, но и на показатели собственного движения по принципу обратной связи. В случае ходьбы с обратной акустической связью, при которой имитировали звуки шагов по разным поверхностям (по бетону, по снегу, по беговой дорожке), был выявлен разный угол сгибания коленей в зависимости от типа поверхности [22]. В исследовании пациентов с кохлеарными имплантами также было показано влияние обратной связи по слуху на параметры ходьбы [23]. Таким образом, три перечисленных аспекта — контроль позы в ожидании звуковой информации о движении, поддержание позы при прослушивании движущихся источников звука, показанные в наших работах, включая настоящую, и формирование обратной связи с участием звуковой информации о собственном движении свидетельствуют об интеграции слуховой афферентации в мультисенсорную модель постурального контроля [24, 25].

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа поддержана средствами государственного бюджета по госзаданию (тема № АААА-А18-118013090245-6).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

ВКЛАД АВТОРОВ

Идея работы и планирование эксперимента (И.Г.А., О.П.Т., А.П.Г.), сбор данных (О.П.Т.), обработка данных (О.П.Т.), написание и редактирование манускрипта (И.Г.А., О.П.Т., А.П.Г.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи выражают благодарность Лаборатории физиологии движения Института физиологии им. И.П. Павлова РАН за предоставленную возможность выполнить работу на стабилографе “Стабилан 01”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Agaveva MY, Al'tman YA, Kirillova IY* (2006) Effects of a sound source moving in a vertical plane on postural responses in humans. *Neurosci Behav Physiol* 36: 773–780.
<https://doi.org/10.1007/s11055-006-0087-8>
2. *Andreeva IG, Bobrova EV, Antifeev IE, Gvozdeva AP* (2018) Aftereffects of approaching and receding sound sources on postural responses in humans. *Neurosci Behav Physiol* 48: 45–53.
<https://doi.org/10.1007/s11055-017-0528-6>
3. *Тимофеева ОП, Гвоздева АП, Боброва ЕВ, Андреева ИГ* (2020) Постуральные колебания у людей с разным когнитивным стилем при ожидании слуховой информации о движении. *Журн высш нервн деят им ИП Павлова* 70: 752–762. [*Timofeeva OP, Gvozdeva AP, Bobrova EV, Andreeva IG* (2020) Postural sway in humans with different cognitive styles at waiting auditory motion. *Zhurn vyssh nervn deyat* 70: 752–762. (In Russ)].
<https://doi.org/10.31857/S0044467720060106>
4. *Fawver B, Beatty GF, Naugle KM, Hass CJ, Janelle CM* (2015) Emotional state impacts center of pressure displacement before forward gait initiation. *J Appl Biomech* 31: 35–40.
<https://doi.org/10.1123/JAB.2013-0306>
5. *Hillman CH, Rosengren KS, Smith DP* (2004) Emotion and motivated behavior: postural adjustments to affective picture viewing. *Biol Psychol* 66: 51–62.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2003.07.005>
6. *Lelard T, Krystkowiak P, Montalan B, Longin E, Bucchioni G, Ahmaidi S, Godefroy O, Mouras H* (2014) Influence of postural threat on postural responses to aversive visual stimuli. *Behav Brain Res* 266: 137–145.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.02.051>
7. *Stins JF, Beek PJ* (2007) Effects of affective picture viewing on postural control. *BMC Neurosci* 8: 83.
<https://doi.org/10.1186/1471-2202-8-83>
8. *Gea J, Munoz MA, Costa I, Ciria LF, Miranda JGV, Montoya P* (2014) Viewing pain and happy faces elicited similar changes in postural body sway. *Plos One* 9: e104381.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104381>
9. *Chen X, Qu X* (2017) Influence of affective auditory stimuli on balance control during static stance. *Ergonomics* 60: 404–409.
<https://doi.org/10.1080/00140139.2016.1182649>
10. *Bidet-Caulet A, Voisin J, Bertrand O, Fonlupt P* (2005) Listening to a walking human activates the temporal biological motion area. *Neuroimage* 28: 132–139.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.06.018>
11. *Orlov V, Gvozdeva A, Zavyalova V, Ushakov V, Andreeva I* (2016) Neural substrates of the auditory motion aftereffect: a functional MRI study. *Proc Comp Sci* 88: 282–287.
<https://doi.org/10.1016/j.procs.2016.07.436>

12. *Andreeva IG, Orlov VA, Ushakov VL* (2018) Activation of multimodal areas in the human cerebral cortex in response to biological motion sounds. *J Evol Biochem Phys* 54: 363–373.
<https://doi.org/10.1134/S0022093018050046>
13. *Holten V, Smagt MJ, Donker SF, Verstraten FAJ* (2014) Illusory motion of the motion aftereffect induces postural sway. *Psychol Sci* 25: 1831–1834.
<https://doi.org/10.1177/0956797614540177>
14. *Keith RW* (2000) Development and standardization of SCAN-C test for auditory processing disorders in children. *J Am Acad Audiol* 11: 438–445. PMID: 11012239
15. *Watanabe T, Saito K, Ishida K, Tanabe S, Nojima I* (2017) Auditory stimulus has a larger effect on anticipatory postural adjustments in older than young adults during choice step reaction. *Eur J Appl Physiol* 117: 2409–2423.
<https://doi.org/10.1007/s00421-017-3727-5>
16. *Timofeeva OP, Gvozdeva AP, Bobrova EV, Andreeva IG* (2019) Anticipatory postural adjustments for auditory motion information. *J Evol Biochem Phys* 55: 502–505.
<https://doi.org/10.1134/S0022093019060097>
17. *Kozhevnikova EV* (1989) Perception of sounds of approaching and receding steps, conditions for the emergence of a perceptive effect of movement. *Sens Syst* 3: 93–100.
18. *Lin FR, Ferrucci L* (2012) Hearing loss and falls among older adults in the united states. *Arch Int Med* 172: 369–371.
<https://doi.org/10.1001/archinternmed.2011.728>
19. *Rumalla K, Karim AM, Hullar TE, Thomas E, Martinez F, Bianco A, Messina G, Giustino V, Zangla D, Iovane A, Palma A* (2018) Decreased postural control in people with moderate hearing loss. *Medicine (Baltimore)* 97: e0244.
<https://doi.org/10.1097/MD.00000000000010244>
20. *Gandemer L, Parseihian G, Bourdin C, Kronland-Martinet R* (2016) Sound and posture: an overview of recent findings. *CMMR* hal-01311011.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-67738-5_5
21. *Zhong X, Yost WA* (2013) Relationship between postural stability and spatial hearing. *J Am Acad Audiol* 24: 782–788.
<https://doi.org/10.3766/jaaa.24.9.3>
22. *Turchet L, Camponogara I, Cesari P* (2015) Interactive footstep sounds modulate the perceptual motor aftereffect of treadmill walking. *Exp Brain Res* 233: 205–214.
<https://doi.org/10.1007/s00221-014-4104-9>
23. *Camponogara I, Turchet L, Carner M, Marchioni D, Cesari P* (2016) To hear or not to hear: sound availability modulates sensory-motor integration. *Front Neurosci* 10: 22.
<https://doi.org/10.3389/fnins.2016.00022>
24. *Maurer C, Mergner T, Peterka R* (2006) Multisensory control of human upright stance. *Exp Brain Res* 171: 231–250.
<https://doi.org/10.1007/s00221-005-0256-y>
25. *Assländer L, Hettich G, Mergner T* (2015) Visual contribution to human standing balance during support surface tilts. *Hum Mov Sci* 41: 147–164.
<https://doi.org/10.1016/j.humov.2015.02.010>

Dynamics of Postural Indicators When Listening to Steps Approaching from the Front and from Behind

O. P. Timofeeva^a, I. G. Andreeva^{a, *}, and A. P. Gvozdeva^a

^a *Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

**e-mail: ig-andreeva@mail.ru*

In the study the hypothesis was tested on substantial difference between postural reactions to conspecific auditory motion information and previously shown postural reactions to continuous sound images moving in the same direction. Postural indices were obtained for 14 subjects with normal hearing in case of passive listening with their eyes closed to human steps sounds played back in free field via loudspeakers placed in front of and behind the subject. The indices were assessed in 8-s periods for 40 s before, 24 s during and 32 s after listening to steps sounds. When waiting for the sounds of approaching steps up to 10% decrease in the center of pressure (CoP) velocity and its spread in the sagittal plane were shown in fifth period compared to first period of CoP recording. Moreover, integral indices of CoP position showed increasing postural stability, which

was more prominent for steps presented behind the subject than in front. Postural reactions on steps approaching from behind and in front of the subject were the same with regard to 8–10% increase of indices, characterizing CoP position in the sagittal plane (CoP trajectory length, velocity and spread) compared to the last period of waiting. Statistically significant difference in postural responses to steps approaching from behind and from the front was found only for CoP shift: directions of the shift were opposite – when the steps were approaching from the front, subjects leaned back, while during listening to steps sounds approaching from behind they leaned forward. When the stimulation was finished, CoP position returned to its initial value before the stimulation. Postural responses on approaching steps sounds were not substantially different from the corresponding responses on the continuous approaching sound image by both direction and magnitude of changes of postural indices characterizing CoP position.

Keywords: postural control, sound source motion, conspecific signal, spatial orientation, anticipation, sound source movement