

На правах рукописи

Шаманцева Наталия Дмитриевна

СЕНСОМОТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПОЗЫ ЧЕЛОВЕКА ПРИ
НЕИНВАЗИВНОЙ СТИМУЛЯЦИИ СПИННОГО МОЗГА

1.5.5 – Физиология человека и животных

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2025

Работа выполнена в лаборатории физиологии движений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской Академии Наук.

Научный руководитель: **Мошонкина Татьяна Ромульевна,**
доктор биологических наук

Официальные оппоненты: **Лебедев Михаил Альбертович**, доктор биологических наук, профессор ФГБОУ ВО МГУ, заведующий лабораторией нейротехнологий ФГБУН Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

Томиловская Елена Сергеевна, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией гравитационной физиологии сенсомоторной системы, ФГБУН Институт медико-биологических проблем РАН

Ведущая организация: Петрозаводский государственный университет

Защита диссертации состоится «19» марта 2026 года в _____ на заседании Диссертационного совета 24.1.137.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН (199034, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д.6)

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН (Санкт-Петербург, наб. Макарова, д.6) и на сайте <http://www.infran.ru>

Автореферат разослан «___» _____ 2026 года.

Ученый секретарь Диссертационного совета
кандидат биологических наук

Иванова Галина Тажимовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Постуральная устойчивость и локомоция представляют собой взаимосвязанные, но функционально различные задачи: без устойчивой вертикальной позы невозможна эффективная локомоция (Bernshteyn, 1967). Постуральный контроль у человека является сложным многоуровневым процессом, в который вовлечены как супраспинальные, так и спинальные структуры (Deliagina et al., 2008, 2014; Dijkstra et al., 2020).

Подавляющее большинство знаний о спинальных механизмах постурального контроля было получено на животных моделях (Sherrington, 1910; Shik et al., 1969; Mori, 1987). Данные о спинальной регуляции постурального контроля у человека ограничены – во многом из-за невозможности прямого доступа к спинному мозгу (Dimitrijevic et al., 1998). На животных моделях было показано, что сегментарные и межсегментарные сети спинного мозга вносят вклад в формирование схемы тела. Эти нейронные ансамбли интегрируют супраспинальные команды, афферентную информацию и формируют моторные команды, координируя работу сгибателей и разгибателей туловища и нижних конечностей (Fukson et al., 1980; Windhorst, 1996; Poppele, Bosco, 2003). Для изучения спинальных механизмов регуляции позы здорового человека может быть использован неинвазивный метод чрескожной стимуляции спинного мозга (ЧССМ), позволяющий селективно модулировать активность спинальных сетей на уровне поясничного утолщения спинного мозга с интенсивностью стимуляции, не вызывающей дискомфортных ощущений (Solopova et al., 2017; Lobov et al., 2020; Gorodnichev et al., 2021; Novikov et al., 2023).

Традиционно постуральный контроль исследуют в условиях внешних возмущений (например, толчки в области туловища, неустойчивая опора). В этих случаях афферентные сигналы о дестабилизации позы от mechanoreцепторов, рецепторов растяжения и т.п. поступают непосредственно в структуры спинного мозга. Для изучения спинальных механизмов постурального контроля целесообразно анатомически дифференцировать афферентные входы от дестабилизирующих факторов и регулирующие их структуры. В данном исследовании спинальных механизмов постурального контроля для дестабилизации вертикальной позы использованы аффективные звуковые стимулы. В отличие от зрительной системы, которая ограничена конусообразной областью перед глазами (приблизительно 170-180° по горизонтали), слуховая система обеспечивает восприятие пространственных сигналов во всех направлениях в полном диапазоне 360° (Wilson, 2023). Это позволяет использовать сторожевую функцию слуха (ориентировочный рефлекс) (Павлов, 1927; Buzsáki, 1982; Yost, 2021) для активации супраспинальных центров постурального контроля (Reynolds, Khalili, 2023). Аудиостимулы, особенно при изменении локализации источника звука в пространстве, оказывают выраженное дестабилизирующее влияние на постуральный контроль, что связывают с особенностями аудиомоторного

контроля позы и вовлечением супраспинальных структур. Таким образом, применение метода ЧССМ на фоне дестабилизации позы, обусловленной воздействием звуковых стимулов, активирующих преимущественно супраспинальные центры без прямого вовлечения спинального уровня, позволит выявить роль спинальных сетей в регуляции позы.

В исследовании спинальных механизмов постурального контроля важно учитывать дополнительные факторы: вклад дыхательных движений, на регуляцию которых может влиять ЧССМ, и роль индивидуальной стратегии стабилизации позы, которая связана со степенью зависимости от внешней сенсорной информации.

Дыхательные движения неизбежно вносят механические возмущения в вертикальную стойку, что требует их компенсации постуральной системой (Гурфинкель и др., 1966). Важно определить, как модуляция спинальных сетей методом ЧССМ отражается на постурально-респираторной синхронизации. Это позволит уточнить, ограничивается ли воздействие ЧССМ активацией постуральных спинальных сетей или вовлекает также дыхательные сети, функционально связанные с постуральным контролем.

Выбор стратегий стабилизации позы зависит от индивидуальных особенностей восприятия и анализа сенсорной информации (Kozhevnikov et al., 2007). Сенсорно-когнитивный стиль определяет, в какой мере человек опирается на внешние и внутренние сигналы для ориентации в пространстве и поддержания равновесия (Witkin, Asch, 1948; Witkin, 1977). Людей делят на две группы по их зависимости от внешних сенсорных стимулов при ориентации в пространстве. У полезависимых лиц, характеризующихся высокой зависимостью от зрительных и слуховых ориентиров при определении вертикали, в условиях ограничения внешней сенсорной информации наблюдается снижение постуральной устойчивости. Напротив, у поленезависимых, для которых внешняя сенсорная информация менее значима при оценке вертикали, сохраняется более устойчивая и адаптивная стратегия стабилизации позы (Isableu et al., 2003, 2010). В связи с этим в задачах постурального контроля важно учитывать наличие или отсутствие внешней сенсорной информации и индивидуальную зависимость от внешней сенсорной информации при ориентации в пространстве у участников исследования.

Цель и задачи исследования

Целью настоящей работы явилось исследование спинальных механизмов регуляции постурального контроля у человека в норме с использованием метода ЧССМ.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Сравнить эффекты модуляции активности спинальных сетей на нижнегрудном (позвонки T11–T12) и поясничном (позвонки L1–L2) уровнях на показатели постуральной устойчивости у здоровых испытуемых с разным сенсорно-когнитивным стилем.

2. Оценить участие спинальных сетей в стабилизации позы при дестабилизирующем аффективном звуковом воздействии.

3. Разработать и аprobировать бесконтактный метод регистрации дыхательных движений для оценки активности инспираторной и экспираторной мускулатуры в условиях модуляции спинальных сетей.

4. Проанализировать изменения дыхательных параметров при модуляции исследуемых спинальных сетей методом ЧССМ.

5. Исследовать постурально-респираторную синхронизацию и её возможные изменения в условиях ограничения сенсорной информации и модуляции спинальных сетей.

Научная новизна

Впервые экспериментально показана сегментарная специфика вклада спинальных сетей в регуляцию позы у здорового человека.

Установлено, что модуляция активности спинальных сетей методом ЧССМ влияет на вертикальную устойчивость здоровых людей, а характер постуральной реакции коррелирует с индивидуальной зависимостью от внешней сенсорной информации при ориентации в пространстве.

У полезависимых испытуемых модуляция активности спинальных сетей на уровне T11-T12 позвонков сопровождается воспроизведимым стабилизирующим эффектом как при спокойной стойке, так и в условиях дестабилизирующих аффективных звуковых стимулов. Модуляция активности спинальных сетей на уровне L1-L2 позвонков вызывает увеличение постуральных колебаний и не влияет на устойчивость позы при звуковой дестабилизации.

У поленезависимых испытуемых ЧССМ значимо не влияет на вертикальную устойчивость при спокойной стойке и при дестабилизирующем звуковом воздействии. Результат отражает различия в используемых постуральных стратегиях и степени вовлечённости супраспинального контроля у людей с разной зависимостью от внешних сигналов при пространственной ориентации.

Комплексный методический подход, включавший варьирование локуса стимуляции, ограничение сенсорной информации, учёт сенсорно-когнитивных особенностей, а также интеграцию стабилометрии, электромиографии, кинематики сегментов тела, анализа межсегментарной координации и постурально-респираторного взаимодействия, позволил выявить, что модуляция активности спинальных сетей на уровне T11-T12 позвонков играет ведущую роль в интеграции нисходящих влияний и сенсомоторных возмущений, обеспечивая стабилизацию вертикальной позы. Спинальные сети, локализованные на уровне L1-L2 позвонков, также связаны с перераспределением мышечной активности и влияют на кинематику сегментов тела, но не оказывают выраженного влияния на вертикальную устойчивость при дестабилизирующих супраспинальных воздействиях.

Показано также, что модуляция спинальных сетей на уровнях позвонков T11-T12 и L1-L2 не влияет на дыхательные движения и на постурально-

респираторную синхронизацию, что подтверждает селективное вовлечение постуральной компоненты спинальных сетей без модуляции активности дыхательных центров и дыхательной мускулатуры.

Положения, выносимые на защиту:

1. Метод неинвазивной электрической стимуляции спинного мозга может быть использован для изучения спинальных механизмов регуляции позы у здоровых людей. Стимуляция с интенсивностью, не вызывающей мышечных ответов, модулирует активность сетей спинного мозга в условиях спокойной вертикальной стойки и при дестабилизирующих супраспинальных воздействиях.

2. Спинальные сети, локализованные на уровнях позвонков T11-T12 и L1-L2, выполняют различную функциональную роль в обеспечении вертикальной устойчивости у человека. Сети на уровне T11-T12 позвонков вероятно играют ведущую роль в стабилизации позы за счёт интеграции исходящих супраспинальных влияний, тогда как сети спинного мозга, расположенные на уровне L1-L2 позвонков, менее вовлечены в интеграцию супраспинальных команд при дестабилизации позы.

3. Опосредованная модуляция активности сетей спинного мозга на уровне позвонков T11-T12 и L1-L2 изменяет параметры постурального контроля без влияния на дыхательные движения.

4. Характер постуральной модуляции зависит от степени индивидуальной зависимости от внешней сенсорной информации при ориентации в пространстве. У лиц с доминирующей зависимостью от зрительной и слуховой информации вертикальная устойчивость достигается за счёт ограничения сегментарной подвижности, тогда как у лиц с низкой зависимостью от внешней сенсорной информации – за счёт перераспределения степеней свободы между сегментами тела.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные расширяют фундаментальные представления о многоуровневой организации постурального контроля и разграничивают вклад сегментарных спинальных сетей в поддержание вертикальной устойчивости. Разработанная методика одновременной регистрации стабилометрии, электромиографии, кинематики и постурально-респираторного взаимодействия позволяет объективно оценивать реакцию различных звеньев постурального контроля на ограничения сенсорной информации и модуляцию активности спинальных сетей. Показано, что индивидуальные различия в сенсорно-когнитивном стиле определяют характер постуральных адаптаций, что важно для персонализированного подхода в исследованиях и реабилитации. Клиническая значимость результатов заключается в том, что модуляция спинальных сетей на уровне позвонков T11-T12 и L1-L2 методом ЧССМ не влияет на постурально-респираторную синхронизацию, что демонстрирует возможность его использования как безопасного инструмента нейромодуляции при восстановлении постурального контроля у пациентов с неврологическими нарушениями.

Апробация работы. Основные положения и результаты диссертации были представлены на 11 российских конференциях с международным участием: IX Российской конференция с международным участием по управлению движением, Казань, 2022; III Объединённый научный форум физиологов, биохимиков и молекулярных биологов, Сочи, 2022; VIII Международная конференция «Обработка видео и аудио сигналов в контексте нейротехнологий», Санкт-Петербург, 2023; Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», Санкт-Петербург, 2023; Конференция «Адаптивная йога», Санкт-Петербург, 2023; XXIV Съезд Физиологического общества им. И. П. Павлова, Санкт-Петербург, 2023; VI Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», посвящённая 175-летию со дня рождения академика И. П. Павлова, Санкт-Петербург, 2024; Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Учение академика И. П. Павлова в современной системе нейронаук», Санкт-Петербург, 2024; Всероссийская научная конференция «Императив академика А. А. Ухтомского – мозг и его самопознание», Санкт-Петербург, 2025; X Российская конференция с международным участием по управлению движением, Сочи, 2025; VII Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», посвящённая 100-летию Института физиологии им. И. П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, 2025.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 24 научные работы, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 7 статей в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и Web of Science и 14 тезисов.

Личный вклад диссертанта. Материалы, вошедшие в данную работу, обсуждались и публиковались автором совместно с научным руководителем. Все результаты, представленные на защиту, получены лично диссертантом или при его непосредственном участии. Автор выполнял постановку целей и задач исследований, разработку протоколов, проведение исследований, обработку и интерпретацию результатов.

Структура диссертации. Диссертация состоит из Введения, Обзора литературы, двух глав собственных экспериментальных исследований их обсуждения, Заключения, Выводов и Списка литературы из 177 наименований. Диссертация изложена на 128 страницах, содержит 25 рисунков и 21 таблицу.

1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения спинальных механизмов регуляции постурального баланса было проведено семь исследований. В первом исследовании определяли моторные пороги и комфортную интенсивность стимуляции. Во втором и третьем исследованиях применяли ЧССМ на уровнях L1-L2 и T11-T12 позвонков, соответственно. В четвертом исследовании определяли супраспинальное дестабилизирующее позу воздействие. В пятом исследовании изучали сочетанный эффект ЧССМ и звуковой стимуляции. В шестом

исследовании разрабатывали и апробировали бесконтактный метод регистрации дыхательных движений. В седьмом исследовании применили комплексный подход (синхронную регистрацию стабилометрии, электромиографии, кинематики сегментов тела и дыхательных движений) для анализа взаимодействия постуральных и дыхательных функций.

1.1 Моторный порог

Для верификации спинальных центров, выбранных объектами исследования, были зарегистрированы двигательные ответы при стимуляции одиночными импульсами. Целью исследования было определение моторного порога для трёх локусов ЧССМ на уровне L1–L2. Испытуемые находились в положении лёжа на спине. Результаты сравнительных исследований показали, что положение лёжа на спине является оптимальным (в сравнении с положением стоя и сидя) для регистрации двигательных ответов, демонстрируя минимальный моторный порог и преимущественную активацию афферентных волокон (Danner et al., 2016; Gorman et al., 2024). Для определения моторного порога применяли одиночный незаполненный импульс (1 мс), при этом сила тока постепенно увеличивалась до появления двигательных ответов в мышцах нижних конечностей (m. rectus femoris, m. biceps femoris, m. tibialis anterior, m. gastrocnemius). За моторный порог принимали минимальную интенсивность стимуляции, вызывающую двигательный ответ в дистальных мышцах ног (gastrocnemius, tibialis) с амплитудой ЭМГ выше 20 мкВ (Manson et al., 2022). Затем испытуемые переходили в положение стоя на стабилоплатформе, где мы подбирали индивидуальную интенсивность непрерывной стимуляции (монополярными, заполненными 5 кГц импульсами), доводя её до максимально возможного уровня, не вызывавшего боли или выраженного дискомфорта. Полученное значение выражали в % от моторного порога.

1.2 ЧССМ на уровне позвонков L1-L2

Во втором исследовании ЧССМ применяли на уровне поясничных позвонков L1–L2: по средней линии между остистыми отростками, а также в проекциях левых и правых дорсальных корешков СМ.

1.3 ЧССМ на уровне позвонков T11-T12

В третьем исследовании аналогичную методику стимуляции использовали на уровне грудных позвонков T11–T12.

1.4 Аффективная звуковая стимуляция

Для подбора аффективных дестабилизирующих звуковых сигналов и наиболее эффективного направления их подачи было поставлено отдельное, четвёртое, исследование, в котором испытуемые не получали ЧССМ. Испытуемые стояли с закрытыми глазами на стабилоплатформе в стандартной позе в окружении четырёх источников звука, находящихся на расстоянии полутора метров от центра межушной оси. Были использованы четыре динамика Klipsch R-3800-C. Генерацию звука производили с компьютера через USB-аудиоинтерфейс Creative E-MU 0202. Уровень сигнала на громкоговорителе регулировали при помощи усилителя мощности NevaAudio

SA-3004. Измерения уровня сигнала в месте головы испытуемого производили с применением микрофона 41-45, предусилителя 26-39 и усилителя 26-06. Интенсивность всех звуковых стимулов в месте прослушивания составляла 79 дБ уровня звукового давления, интенсивность 90 дБ и выше вызывает измеряемые вестибулярные ответы у здоровых людей (Todd, Cody, 2000). Для каждого испытуемого было проведено 14 регистраций стабилограмм. Две контрольные регистрации выполнялись в тишине, а остальные 12 регистраций – со звуковой стимуляцией трех типов при разном положении излучателя звука. Звуковые стимулы отличались длительностью и наличием пауз при предъявлении, всего применяли три типа стимуляции: 1) длительные стимулы с паузами 2-4 с, 2) длительные стимулы без пауз, 3) короткие стимулы с паузами 2-4 с.

1.5 Сочетанная звуковая стимуляция и ЧССМ

В пятом исследовании для оценки изменений в системе постурального контроля ЧССМ применяли на фоне прослушивания дестабилизирующих звуковых сигналов, подаваемых во фронтальной плоскости (слева и справа на расстоянии полутора метров от центра межушной оси испытуемых). ЧССМ применяли последовательно на двух уровнях – T11-T12 и L1-L2 – по средней линии; половина испытуемых начинала с воздействия на T11-T12, другая – с L1-L2. В качестве аффективной стимуляции использовали три типа звуковых сигналов продолжительностью около 8 секунд: (1) сирена скорой помощи, (2) ускорение и торможение автомобиля (звуки движущегося объекта с негативной эмоциональной окраской), (3) звон механического телефонного аппарата (сигнал с высокой информационной неопределенностью, регулирующий повседневное поведение).

Протокол исследований. Во всех пяти исследованиях испытуемые находились в звукоизолированной анаэхойдной камере с закрытыми глазами на стабилоплатформе в стандартной позе Ромберга (пятки вместе, носки врозь, руки вдоль тела), каждая запись длилась 70 с. Для определения влияния ЧССМ на позу мы анализировали интервал между 30 и 60 с. Стимуляция также продолжалась 70 с. Мы исключили предшествующие 30 с и последующие 10 с, чтобы избежать влияния эффекта включения и эффекта ожидания окончания записи. Между записями допускались перерывы в 2–3 мин для отдыха. Участникам разрешалось сходить с платформы или отдыхать на ней между записями.

1.6 Оптоэлектронная плеизмография

В шестом методическом исследовании параметры дыхания, посчитанные методом ОЭП, сравнивали с клинической спирометрией. Для спирометрии использовали комплекс PowerLab с модулем Octal Bio Amp и Spirometry Pod (ADInstruments, Австралия). Перед началом проводили калибровку с помощью шприца объёмом 1 л. Для ОЭП применяли систему оптического захвата движения Qualisys (10 камер Qqus 500+, частота 100 Гц). Синхронизация со спирометрией обеспечивалась внешним триггером. Для регистрации дыхательных движений 14 маркеров (Qualisys, Ø 12 мм) помещали на

туловище. Проводили одновременную регистрацию спирометрии и ОЭП в положениях сидя и стоя. Каждое положение сохранялось 100 секунд, дыхание оставалось спонтанным и естественным.

1.7 Комплексное биомеханическое исследование

В седьмом исследовании одновременно регистрировали колебания центра давления (ЦД), мышечную активность, движения сегментов тела и дыхательные движения во время ЧССМ в положении стоя. Для того чтобы определить влияние ЧССМ на дыхательные движения, независимо от постуральной модуляции, также была проведена регистрация дыхательной динамики в положении сидя. Целью исследования являлась проверка ранее выдвинутых гипотез о различном влиянии ЧССМ на звенья постурального контроля у лиц с разным сенсорно-когнитивным стилем, а также о стабилизирующем и дестабилизирующем эффекте стимуляции на уровнях позвонков T11–T12 и L1–L2, соответственно.

Движения сегментов тела регистрировали системой видеозахвата движения Qualisys (10 камер Oqus 5+, 100 Гц) с использованием 55 отражающих маркеров по модели Istituto Ortopedico Rizzoli (Leardini et al., 2007). Диапазон движений сегментов (головы, туловища, тазового пояса, тазобедренных, коленных и голеностопных суставов) рассчитывали в сагиттальной и фронтальной плоскостях, усреднённо для правой и левой конечностей.

Координацию между сегментами оценивали методом кросс-корреляции (MATLAB R2023a). Анализировали временные сдвиги движений головы, туловища, тазобедренных и голеностопных суставов в сагиттальной и фронтальной плоскостях. В соответствии с постуральной моделью (Winter et al., 1996), в сагиттальной плоскости баланс определяется работой голеностопных суставов (голеностопная стратегия), а во фронтальной плоскости – движениями тазобедренных суставов (бедренная стратегия). Поэтому также проанализировали кросс-корреляцию между колебаниями ЦД и движениями голеностопных суставов в сагиттальной плоскости и между колебаниями ЦД и движениями тазобедренных суставов во фронтальной плоскости.

Из 55 маркеров системы захвата движения 14 использовали для оценки дыхательных параметров ранее разработанным методом ОЭП. На его основе рассчитывали длительности вдоха (Твдох) и выдоха (Твыдох), частоту дыхания (ЧД). ЧД определяли как $60 / (Твдох + Твыдох)$.

Поверхностную ЭМГ регистрировали системой Delsys Trigno (2148 Гц), синхронизированной с Qualisys. Записывали активность следующих мышц на обеих ногах: m. tibialis anterior (TA), m. soleus (SOL), m. gastrocnemius (GM), m. rectus femoris (RF), m. biceps femoris (BF), m. vastus lateralis (VL). Сигналы фильтровали, выпрямляли и усредняли для левой и правой ноги. Для условий со стимуляцией участки с артефактами исключали. Индекс коактивации рассчитывали для пар GM-TA, SOL-TA и BF-RF по модифицированной формуле Рудольфа (Rudolph, 2000).

Для оценки связи между дыханием и позой выполняли кросс-корреляционный анализ между дыхательной кривой и колебаниями ЦД в сагиттальной плоскости (сигналы нормировали и фильтровали, окно ± 100 отсчётов).

Критерии включения и исключения. Критериями отбора испытуемых были: возраст в пределах 18–35 лет, индекс массы тела (ИМТ) в диапазоне 18.5–24.9 кг/м². В шестом и седьмом исследовании дополнительным критерием включения был индекс Тиффно, используемый для мониторинга проходимости дыхательных путей, $> 80\%$ (Bhatt et al., 2019). Критериями исключения были заболевания дыхательной и опорно-двигательной систем, проведение медицинской или хирургической процедуры либо наличие травмы в течение четырёх недель до начала исследования; грыжи; вестибулярные нарушения; беременность; а также наличие эпилепсии в анамнезе. В день проведения эксперимента все участники оценивали своё состояние как удовлетворительное. Для всех испытуемых была проведена тональная аудиометрия с помощью клинического аудиометра АА-02 (ООО «Биомедилен», Санкт-Петербург, Россия) и тест обнаружения паузы. Такая скрининговая проверка позволила исключить существенные нарушения как периферического, так и центрального отделов слухового анализатора (Keith, 2022). Все участники имели нормальный тональный и временной слух.

Параметры ЧССМ. В исследованиях с ЧССМ использовали стимулятор Neostym-5 (ООО Косима, Москва, Россия). Стимуляция осуществлялась с частотой 20 Гц монополярными, заполненными 5 кГц импульсами, длительностью 1 мс. Катоды (диаметр 2,5 см) располагали на спине, над позвоночником. Два анода (5×10 см²) размещали симметрично спереди, над гребнями подвздошных костей. Кожу предварительно протирали спиртом. Интенсивность стимуляции в положении стоя подбирали с шагом 1 мА, сопротивление было строго ниже 1 кОма.

Определение сенсорно-когнитивного стиля. Во всех исследованиях сенсорно-когнитивный стиль испытуемых определяли тестом «Включённых фигур» в модификации Готтшальдта (Gottschaldt, University of California, 2012). Этот тест, выполняемый с помощью карандаша и бумаги, является наиболее часто используемым методом оценки полезависимости/независимости (Hayes, Allinson, 1994). Участники были разделены на группы поленезависимых (ПН) и полезависимых (ПЗ) в зависимости от значения коэффициента Готтшальдта (больше и меньше 2.5, соответственно).

Определение ведущей ноги. Всем испытуемым проводили оценку ведущей (доминирующей) ноги, с помощью теста удара по мячу (Paillard, Noé, 2020), вторая нога определялась как опорная.

Инструкция испытуемым. Испытуемых просили стоять спокойно с закрытыми глазами во время регистрации. В тех экспериментальных сериях, в которых использована звуковая стимуляция, испытуемые знали, что звуковая стимуляция будет, но не знали, откуда. Чтобы исключить возможность произвольных усилий во всех экспериментальных условиях, участникам было

дано задание на когнитивное отвлечение, включающее вычитание в уме двузначного числа из четырехзначного (Woollacott, Shumway-Cook, 2002; Щербакова и др., 2019).

Стабилометрия. Анализировали следующие параметры центра давления (ЦД): длина траектории ЦД вдоль фронтальной и сагиттальной оси, разброс положения ЦД вдоль фронтальной и сагиттальной оси, а также площадь доверительного эллипса статокинезиограммы (площадь эллипса). Во всех экспериментальных протоколах рассчитывались и сопоставлялись все указанные показатели. В разделе результатов представлены только те параметры, которые достоверно отличались от контрольных значений.

Анализ данных. Статистический анализ выполняли в Analyse-it для Microsoft Excel (v.6.15.4, 2024). Нормальность проверяли критерием Шапиро-Уилка. Для нормально распределённых данных использовали среднее \pm стандартное отклонение и парный t-тест; для ненормально распределённых – медиана [первый quartиль; третий quartиль] и критерий Вилкоксона. Для оценки влияния факторов сенсорно-когнитивного стиля и интенсивности стимуляции применяли двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Сравнение погрешности между методами оптоэлектронной плетизмографии (ОЭП) и спирометрией проводили методом Бланда-Альтмана (Bland, Altman, 1986). Для установления наилучшей модели соответствия между данными ОЭП и спирометрии применяли регрессионный анализ. Рассчитывали коэффициент детерминации, а также p-значение для методов, показавших статистически значимое соответствие (т.е. сопоставимость со спирометрией). Уровень значимости $p < 0.05$, различия при $p < 0.1$ рассматривали как тенденцию.

2. ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

2.1 Моторный порог

Число испытуемых (из них мужчин): 12 (7). ПЗ\ПН: 6\ 6, Возраст: 27 \pm 5 лет, Индекс массы тела: $20.8 \pm 2.8 \text{ кг}/\text{м}^2$. Левая опорная нога.

Результаты дисперсионного анализа показали, что ни моторный порог, ни подобранная интенсивность стимуляции в положении стоя не зависят от когнитивного стиля ($p > 0.05$). При этом подобранная в положении стоя интенсивность стимуляции для всех локусов была достоверно ниже моторного порога в положении лёжа ($p < 0.01$). Таким образом, комфортный для проведения стабилометрического исследования диапазон интенсивности составил 50–60% от моторного порога. Во всех проведённых исследованиях с ЧССМ итоговая интенсивность в положении стоя подбиралась индивидуально до максимально возможного уровня, не вызывавшего дискомфорта.

2.2 Модуляция активности спинальных сетей на уровне L1-L2 позвонков

Число испытуемых (из них мужчин): 16 (7). ПЗ\ПН: 8\ 8, Возраст: 25 \pm 5 лет, Индекс массы тела: $21.2 \pm 2.5 \text{ кг}/\text{м}^2$. Левая опорная нога.

Группа ПЗ демонстрировала достоверно больше колебаний центра давления (ЦД) по сравнению с ПН в контрольных условиях в отсутствии

зрительной и слуховой информации. Стимуляция на уровне L1-L2 позвонков у ПЗ испытуемых приводила к увеличению амплитуды колебаний ЦД (Рис.1).

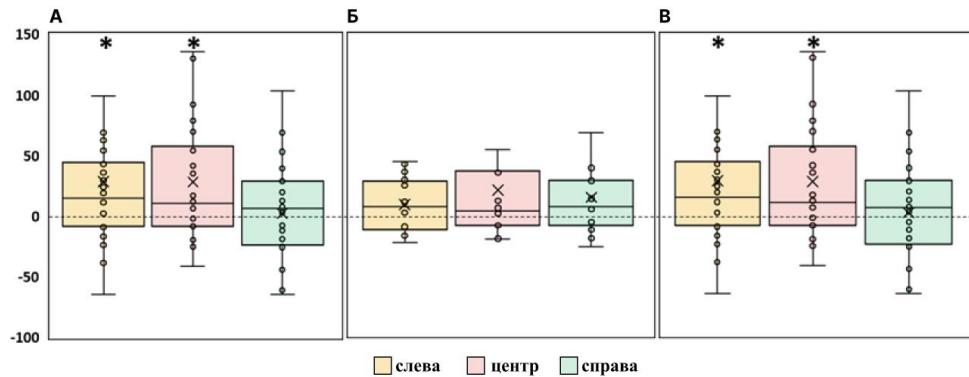


Рисунок 1. Различия в площади эллипса между экспериментальными и контрольными условиями, в мм^2 . **А** – ПЗ участники; **Б** – ПН участники; **В** – все участники; Слева – ЧССМ на уровне левого дорсального корешка, Центр – ЧССМ между остистыми отростками, Справа – ЧССМ на уровне правого дорсального корешка; * $p < 0.05$ по сравнению с контролем.

2.3 Модуляция активности спинальных сетей на уровне T11-T12 позвонков.

Число испытуемых (мужчин): 18 (11). ПЗ\ПН: 9\ 9, Возраст: 27 ± 4 лет, ИМТ: $22.8 \pm 2.6 \text{ кг}/\text{м}^2$. Левая опорная нога - 16, правая - 2.

Группа ПЗ демонстрировала достоверно больше колебаний ЦД по сравнению с ПН в контрольных условиях. Стимуляция на уровне T11-T12 позвонков у ПЗ испытуемых вызывала достоверное уменьшение амплитуды колебаний ЦД что свидетельствует о стабилизирующем влиянии на вертикальную позу (Рис.2).

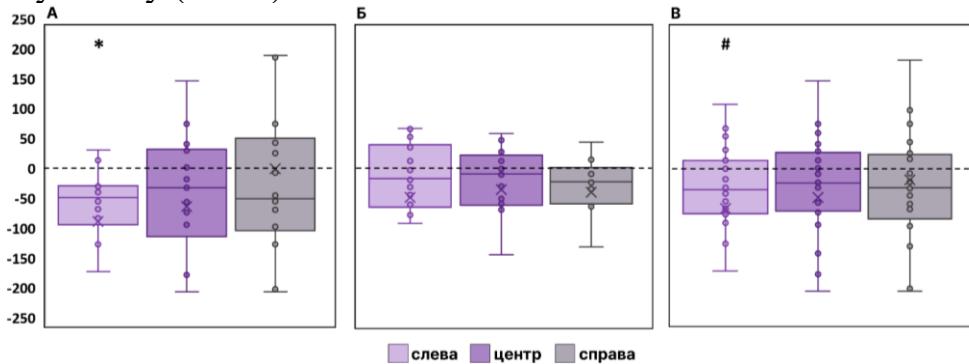


Рисунок 2. Различия в площади эллипса между экспериментальными и контрольными условиями, в мм^2 . **(А)** ПЗ участники; **(Б)** ПН участники; **(В)** все участники; Слева – ЧССМ на уровне левого дорсального корешка, Центр – ЧССМ между остистыми отростками, Справа – ЧССМ на уровне правого дорсального корешка; * $p < 0.05$ по сравнению с контролем; # $p = 0.06$ по сравнению с контролем.

2.4 Выбор аффективных дестабилизирующих звуковых сигналов

Число испытуемых (мужчин): 33 (3). ПЗ\ПН: 23\ 10, Возраст: 19 ± 2 лет, ИМТ: $21.1 \pm 2.1 \text{ кг}/\text{м}^2$. Левая опорная нога.

Длительные звуковые сигналы, подаваемые во фронтальной плоскости, имели наиболее значимый дестабилизирующий эффект.

Для дальнейшего исследования сочетанного воздействия ЧССМ и звуковых сигналов были выбраны длительные звуковые сигналы без пауз, длительностью 8 секунд. Выбор длительных звуковых стимулов был обусловлен тем, что значительные постуральные возмущения, требующие корректировки положения всего тела, могут компенсироваться лишь спустя несколько секунд, особенно при участии нескольких сенсорных систем (Duarte, Watanabe, 2023).

2.5 Модуляция активности спинальных сетей при дестабилизации позы звуковыми сигналами

Число испытуемых (из них мужчин): 27(9). ПЗ\ПН: 27\0, Возраст: 26.7 ± 4.5 лет, ИМТ: 21.5 ± 2.2 кг/м². Левая опорная нога.

По сравнению с контролем звуковая стимуляция с левой стороны вызвала достоверное увеличение длины траектории ЦД вдоль фронтальной оси на 13% ($p < 0.001$) и вдоль сагиттальной оси на 10% ($p = 0.03$). Таким образом, звуковая стимуляция с левой стороны значительно дестабилизировала вертикальную позу.

Сравнение записей с ЧССМ на уровне позвонков T11–T12 с контролем выявило достоверное снижение длины траектории ЦД и скорости по фронтальной оси на 9% ($p = 0.03$ и $p = 0.02$, соответственно). Таким образом, стимуляция на уровне T11–T12 способствовала стабилизации вертикальной позы во фронтальной плоскости. Стимуляция на уровне позвонков L1–L2 не выявила достоверных отличий от контрольных условий.

С целью оценки роли спинальной модуляции, инициируемой ЧССМ, в условиях постурального возмущения мы сравнили эффект сочетанного воздействия (ЧССМ + звуковая стимуляция) с изменениями, возникающими только при звуковой стимуляции. Было выявлено, что ЧССМ на уровне T11–T12 снижает фронтальные колебания, вызванные аффективными звуками, в то время как стимуляция на уровне L1–L2 не оказывала значимого влияния на вертикальную позу (Рис. 3). На основании полученных результатов можно предположить, что ЧССМ модулирует постуральные реакции за счёт опосредованной активации спинальных путей и способствует интеграции сенсорной информации на супраспинальном уровне.

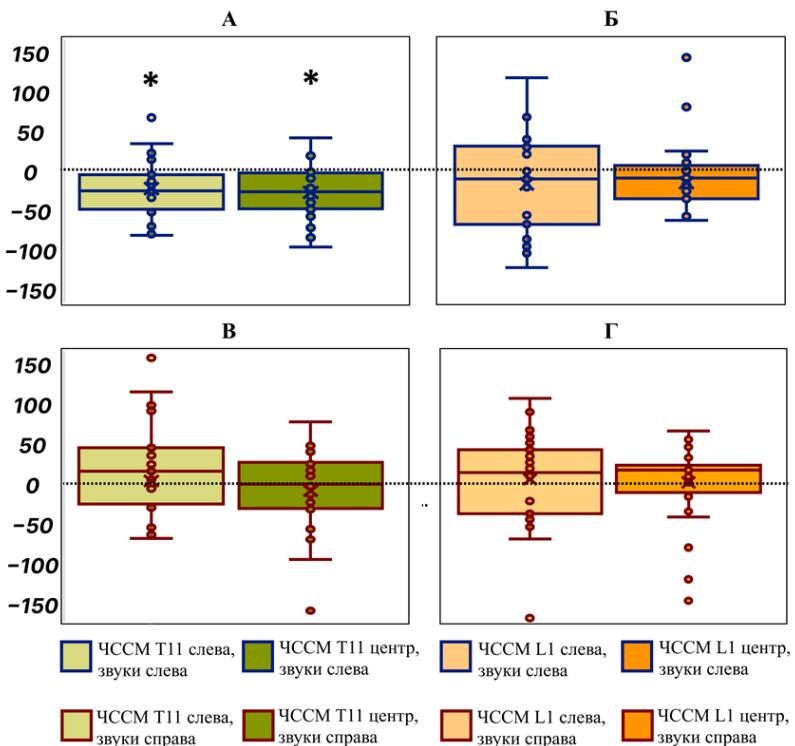


Рисунок 3. Различия в длине траектории ЦД по фронтальной оси между записями с сочетанной стимуляцией (ЧССМ + звуки) и записями только со звуковой стимуляцией (в мм):

А – ЧССМ на уровне T11–T12 позвонков + звуковая стимуляция слева относительно звуков слева;

Б – ЧССМ на уровне L1–L2 позвонков + звуковая стимуляция слева относительно звуков слева;

В – ЧССМ на уровне T11–T12 позвонков + звуковая стимуляция справа относительно звуков справа;

Г – ЧССМ на уровне L1–L2 позвонков + звуковая стимуляция справа относительно звуков справа; * $p < 0.05$.

Ограничения исследования. Выводы о роли спинальных сетей в постуральной регуляции и о взаимодействии между спинальным и супраспинальным уровнями основаны на результатах, полученных в исследовании специфической группы участников. В исследовании участвовали полезависимые испытуемые, то есть те, кто предпочитает зрительную и слуховую информацию для пространственной ориентации. Мы ожидаем, что другой исследовательский протокол и/или другие методы регистрации движения и позы в исследовании с полнезависимыми участниками подтвердят эти выводы. Мы видим потенциал в одновременной регистрации параметров ЦД и оптической системы захвата движения для детального анализа постуральной стратегии на основе координации суставов.

Промежуточные выводы. На основании полученных результатов можно предположить, что ЧССМ модулирует постуральные реакции за счёт изменения

активности спинальных сетей. Таким образом, результаты нашего исследования позволяют предположить, что стимуляция на уровне T11–T12 стабилизирует вертикальную позу при дестабилизирующем супраспинальном воздействии за счёт интеграции супраспинальных команд, тогда как нейронные сети на уровне L1–L2, вероятно, менее вовлечены в данную интеграцию.

2.6 Оптоэлектронная плецизмография: метод неинвазивной оценки параметров дыхания

Число испытуемых (из них мужчин): 26 (11), Возраст: 26.7 ± 4.5 лет, ИМТ: 21.5 ± 2.2 кг/м². Индекс Тиффно: $93 \pm 7\%$.

Реализованы два алгоритма построения дыхательных кривых: метод суммации – вычисление суммы координат и расстояний маркеров, сгруппированных по грудной и абдоминальной областям; метод треугольников – расчёт площади треугольников, образованных выбранными маркерами в грудной и абдоминальной зонах (с использованием формулы Герона).

Все методы ОЭП показали хорошее согласие со спирометрией в положении стоя. Наилучшее соответствие со спирометрией продемонстрировали методы абдоминальных треугольников, грудных треугольников и суммации абдоминальных маркеров. Погрешность между этими методами и спирометрией составила около 0.1%, коэффициент детерминации $R^2 \geq 0.98$, $p < 0.001$. Все методы ОЭП показали хорошее согласие со спирометрией в положении сидя; однако методы абдоминальных треугольников и суммации абдоминальных маркеров продемонстрировали наилучшее соответствие. Погрешность между этими методами и спирометрией составила менее 0.1%, коэффициент детерминации $R^2 \geq 0.97$, $p < 0.001$.

2.7 Параметры постурального контроля при модуляции спинальных сетей методом ЧССМ

Число испытуемых (из них мужчин): 20 (11). ПЗ\ПН: 11\ 9, Возраст: 24 ± 4 года, ИМТ: 21.9 ± 1.9 кг/м². Индекс Тиффно: $91 \pm 6\%$. Левая опорная нога.

В контрольных условиях, при отсутствии зрительной и звуковой информации, ПЗ испытуемые демонстрировали меньшую постуральную устойчивость по сравнению с ПН, что выражалось в больших колебаниях ЦД во фронтальной плоскости (Рис.4). Этот результат воспроизвёлся во всех трёх исследованиях, где проводилось сравнение стабилометрических показателей между двумя подгруппами.

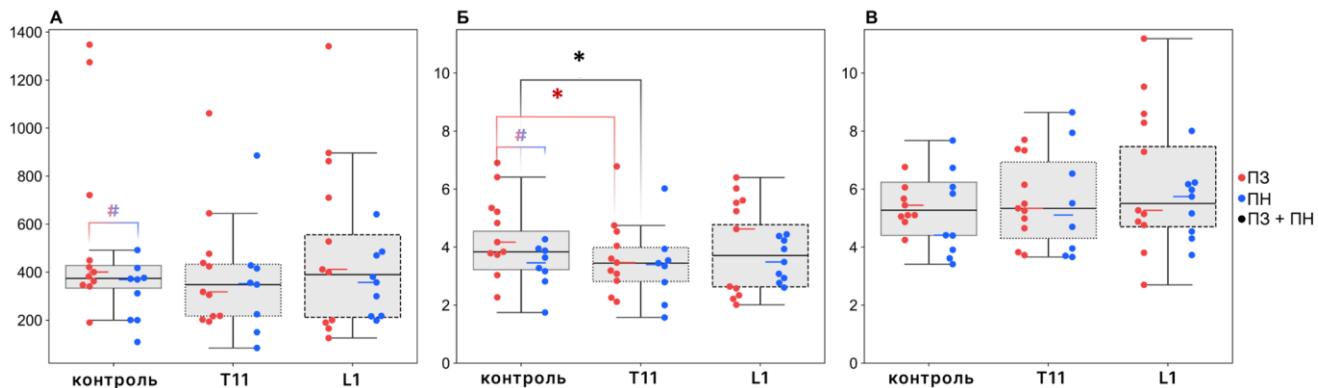


Рисунок 4. Результаты стабилометрии. **А** – Площадь эллипса в мм^2 , **Б** – Разброс вдоль фронтальной оси в мм , **В** – Разброс вдоль сагиттальной оси в мм в контроле и при ЧССМ на уровнях T11–T12 и L1–L2 позвонков для всех участников (серые ящики), в группе ПЗ (красные кружки) и в группе ПН (синие кружки). $\#p \leq 0.08$ – сравнение между группами ПЗ и ПН; $*p < 0.05$ – сравнение между ЧССМ и контролем.

L1 ЧССМ не повлияла на параметры постуральной устойчивости ни в общей группе, ни в подгруппах ПЗ и ПН. Этот результат также согласуется с результатом последовательного применения L1 и T11 ЧССМ, при котором L1 ЧССМ не оказала дестабилизирующего эффекта на позу ни в условиях ожидания звуковых стимулов, ни при их подаче. Однако изолированная стимуляция на уровне L1-L2 приводила к увеличению стабилометрических показателей у ПЗ испытуемых.

T11 ЧССМ повысила постуральную устойчивость за счёт снижения колебаний ЦД во фронтальной плоскости, только у ПЗ испытуемых (Рис. 4). Этот результат также воспроизвёлся в двух наших исследованиях с изолированным воздействием T11 ЧССМ и при последовательным применении T11 и L1 ЧССМ, в обоих случаях T11 ЧССМ оказывала стабилизирующий эффект на постуральный контроль.

2.7.1 ЭМГ активность

Активность всех зарегистрированных мышц в положении стоя была выше, чем в положении сидя, что соответствует данным предыдущих исследований, где активность GM в тесте активного стояния была почти вдвое выше по сравнению с активным сидением (Zellers et al., 2020). Индексы коактивации были достоверно ниже в положении стоя, чем сидя, что указывает на более равномерное распределение активности агонистов и антагонистов в положении сидя (Rudolph et al., 2000). В положении стоя активность SOL и GM превышала активность BF и RF, что согласуется с представлением о дистально-проксимальном паттерне ЭМГ активации при медленных переходах и корректирующих ответах, начинающихся с задней группы мышц нижних конечностей (Horak et al., 1990; Runge et al., 1999).

При L1 ЧССМ в группе ПЗ наблюдалось снижение активности SOL, а также уменьшение индексов коактивации SOL-TA и GM-TA (Рис.5). У участников группы ПН отмечалось снижение активности SOL, увеличение

активности RF и снижение индекса BF-RF. В настоящем исследовании спокойного стояния значения коэффициента коактивации были в 3-4 раза выше, чем при фазе опоры в ходьбе (Moshonkina et al., 2021), и при этом достоверно снижались при L1 ЧССМ. Результат противоположен ранее описанному эффекту, полученному в процессе ходьбы (Moshonkina et al., 2021). Снижение коактивации GM-TA на ~5%, выявленное в данном исследовании, не повлияло на постуральную устойчивость. Противоположный характер реакции на аналогичную стимуляцию подчёркивает важность афферентной информации в функционировании спинальных двигательных центров.

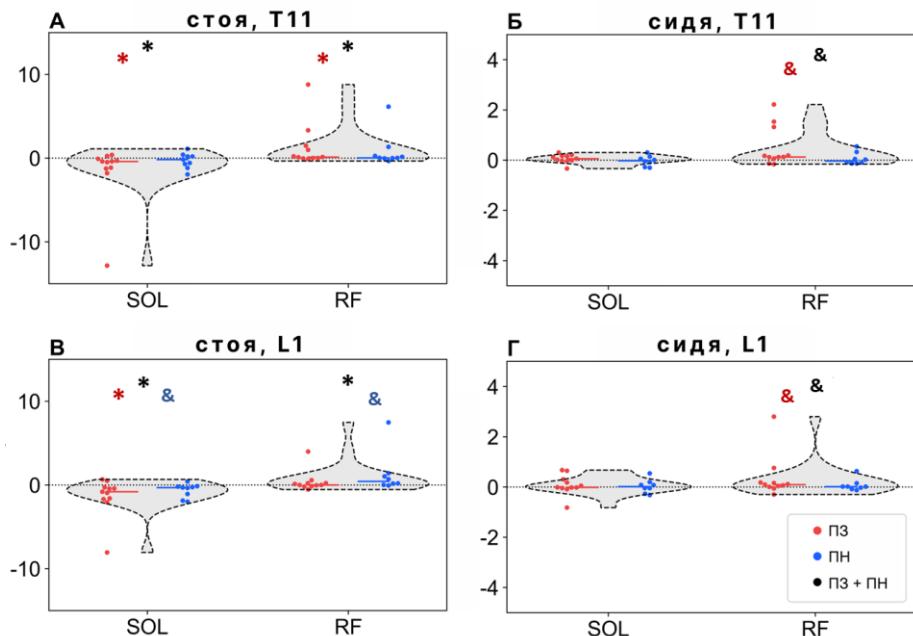


Рисунок 5. Различие в средней активности SOL и RF (в мкВ) между контролем и условиями с ЧССМ в положении стоя (А, В) и сидя (Б, Г). * $p<0,05$, & $p \leq 0,07$, сравнение между контролем и ЧССМ.

В группе ПЗ во время Т11 ЧССМ снизилась активность SOL и повысилась активность RF в положении стоя. В группе ПН Т11 ЧССМ не повлияла на распределение мышечной активности, но снизила коактивацию BF-RF.

2.7.2 Кинематика сегментов тела

L1 ЧССМ не влияла на устойчивость позы, но спровоцировала различные изменения в мышечной активности и сегментарной кинематике в группах ПЗ и ПН. У ПЗ испытуемых снижение активности SOL сочеталось с уменьшением диапазона движений голеностопного сустава во фронтальной плоскости. У ПН испытуемых наблюдалось уменьшение коактивации BF-RF с увеличением диапазона движений тазобедренного и голеностопного сустава в сагиттальной плоскости. Т11 ЧССМ вызывала выраженный стабилизирующий эффект в группе ПЗ, что сопровождалось снижением диапазона движений тазового пояса во фронтальной плоскости, а также коленных и голеностопных суставов в сагиттальной плоскости. В противоположность этому, у ПН испытуемых параметры ЦД при стимуляции Т11 ЧССМ не изменялись, при этом отмечалось увеличение диапазона движений туловища во фронтальной плоскости и тазобедренных суставов в сагиттальной плоскости.

Таким образом, стабилизация позы у ПЗ испытуемых достигается за счет ограничения сегментарной подвижности, тогда как у ПН испытуемых наблюдается перераспределение степеней свободы между сегментами без изменения постуральной устойчивости.

2.7.3 Межсегментарная координация

Значимых различий в сагиттальной межсегментарной координации между ПЗ и ПН группами не было выявлено. В предыдущих работах (Isableu et al., 2003, 2010) показано, что ПЗ участники в условиях сложных зрительных и постуральных задач демонстрируют стратегию «en bloc» (согласованные движения головы, плеч и тазового пояса), тогда как у ПН участников характеризуются более независимой межсегментарной координацией. В нашем исследовании при нормальной стойке (пяточки вместе, носки врозь) наблюдалась лишь умеренная координация головы и туловища и слабая координация туловища и тазобедренных суставов как во фронтальной, так и в сагиттальной плоскостях, что, вероятно, связано с менее сложными условиями эксперимента. Несмотря на более выраженную фронтальную координацию между тазобедренным и голеностопным суставами в группе ПЗ по сравнению с группой ПН, ЧССМ не повлияла на данный паттерн координации.

2.7.4 Координация между центром давления и сегментами тела

С точки зрения постуральных стратегий обе группы демонстрировали выраженную противофазную координацию между движениями голеностопа и смещением ЦД в сагиттальной плоскости в условиях контроля. Однако у ПЗ участников наблюдалась более выраженная корреляция между движениями в тазобедренном суставе и фронтальными колебаниями ЦД по сравнению с ПН участниками, что указывает на переход от голеностопной стратегии в сторону бедренной или гибридной стратегии. Следовательно, на индивидуальные различия в межсегментарной координации и постуральной стратегии влияет не только наличие, но и отсутствие внешней сенсорной информации.

2.7.5 Дыхательные параметры

Модуляция спинальных сетей на уровнях T11-T12 и L1-L2 не вызывала значимых изменений частоты дыхания, длительности вдоха и выдоха ни в положении стоя, ни в положении сидя ($p > 0.05$) (Рис.6).

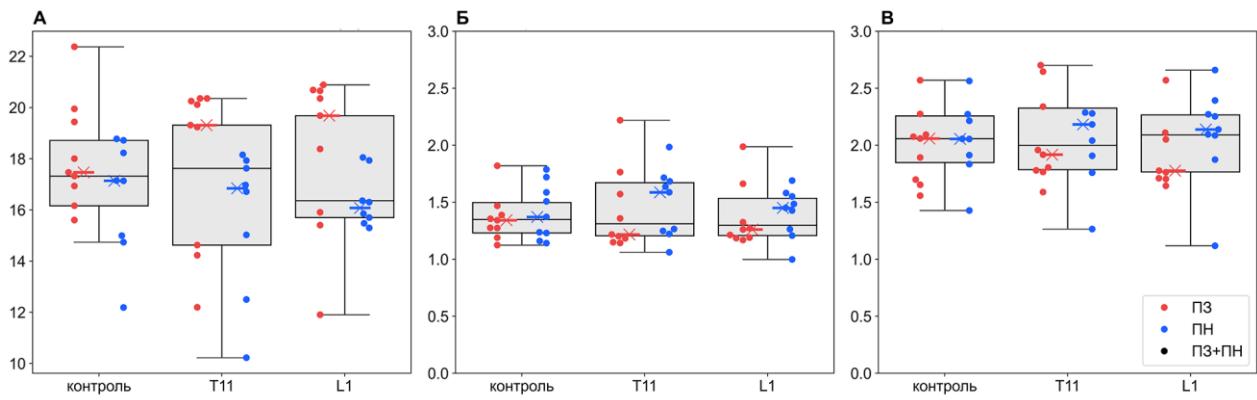


Рисунок 6. А – Частота дыхания, циклы в минуту; Б – продолжительность вдоха, с; В – продолжительность выдоха, с.

Постурально-респираторная синхронизация не наблюдалась ни в общей группе в контроле в положении стоя, ни в подгруппах ПЗ и ПН, коэффициент кросс-корреляции составлял $\leq \pm 0.1$ в сагиттальной плоскости. Стимуляция L1 и T11 ЧССМ не повлияла на постурально-респираторную синергию.

Отсутствие постурально-респираторной синхронизации у испытуемых в контрольных условиях соответствует представлению о подавлении дыхательных колебаний у здоровых молодых людей (Гурфинкель и др., 1966; Manor et al., 2012). Различий между ПЗ и ПН участниками также не было выявлено, что указывает на отсутствие влияния сенсорно-когнитивного стиля на данный компенсаторный постуральный механизм. Модуляция активности спинальных сетей методом ЧССМ не приводила к усилению постурально-респираторной синхронизации, что свидетельствует о сохранении физиологического характера постуральных реакций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях спокойной вертикальной стойки при отсутствии зрительной и слуховой информации показатели колебаний центра давления, паттерны мышечной активности, кинематика сегментов тела и коэффициент постурально-респираторной синхронизации оставались в пределах нормальных диапазонов, что согласуется с ранее опубликованными данными для молодых здоровых индивидов (Horak et al., 1990; Gatev et al., 1999; Manor et al., 2012). В работе В.С. Гурфинкеля было показано отсутствие зависимости между колебаниями центра давления и дыхательными движениями у здоровых испытуемых (Гурфинкель и др., 1966), что согласуется с нашими результатами и низкими значениями коэффициента постурально-респираторной синхронизации (не более 0.1) (Manor et al., 2012). Отсутствие выраженной синхронизации в покое не означает отсутствие взаимодействия между системами, а отражает эффективную компенсацию постуральных возмущений, вызываемых дыханием. В работах P.W. Hodges и S.C. Gandevia показано существование механизмов упреждающей активации диафрагмы для стабилизации туловища при активных движениях верхних конечностей. Диафрагма демонстрировала как фазическую, так и тоническую активность,

сочетая дыхательные и постуральные импульсы для одновременного обеспечения вентиляции и постуральной устойчивости (Hodges, Gandevia, 2000; Gandevia et al., 2002, Hodges et al., 2005). При этом постурально-респираторное сопряжение значительно усиливается при форсированном дыхании, что приводит к значительному увеличению параметров центра давления и нарушению постуральной стабильности (Kuczyński, Wieloch, 2008).

Модулирующее влияние ЧССМ на постуральный контроль также проявлялось в пределах физиологического диапазона, что позволяет рассматривать полученные результаты как отражение спинальных механизмов регуляции позы при нормальных условиях. Подобранный диапазон интенсивностей стимуляции в положении стоя был оптимальным: он исключал возникновение боли и связанное с болью изменение вертикальной позы (Viseux et al., 2022), но при этом обеспечивал активацию спинальных и супраспинальных сетей, регулирующих постуральный контроль. Исследование с функциональной магнитно-резонансной томографией показало, что при стимуляции на уровне L1–L2 с интенсивностью около 50% от порога происходит мультиуровневая нейромодуляция: низкпороговые афферентные волокна большого диаметра активируют спинальные интернейроны и одновременно проводят восходящую информацию через дорсальные столбы и таламус в сенсомоторную кору, базальные ганглии и мозжечок, вызывая значительное усиление активации подкорковых сенсомоторных структур и кортикальных областей (Manson et al., 2022). При стимуляции на уровне T11–T12 с аналогичной интенсивностью наблюдается повышение кортикоспинальной возбудимости (Massey et al., 2023). Таким образом, подобранный нами диапазон интенсивности соответствовал параметрам, использовавшимся в функциональных исследованиях у здоровых участников, а также у взрослых и детей с неврологическими нарушениями; во всех случаях стимуляция проводилась на уровне ниже моторного порога (Solopova et al., 2017; Lobov et al., 2020; Gorodnichev et al., 2021; Moshonkina et al., 2022, 2024; Novikov et al., 2023; Shrivastav et al., 2024; Yang et al., 2025).

Критериями модуляции активности двигательных центров спинного мозга служили значимые изменения: параметров центра давления (характеризующих постуральную устойчивость), движений сегментов тела (в том числе выше уровня стимуляции), межсегментарной координации (голова-туловище) и мышечной активности. Характерным проявлением такой активации являлось повышение активности проксимальных мышц нижних конечностей (m. rectus femoris) при одновременном снижении активности дистальных мышц (m. soleus) и уменьшении коэффициентов коактивации мышц. Подобные эффекты, наблюдавшиеся при ЧССМ как на уровне T11-T12, так и на уровне L1-L2, указывают на изменение активности спинальных сетей, а не на прямую активацию мышц.

Экспериментальные данные на животных моделях свидетельствуют о ключевой роли сегментов T12–L2 спинного мозга в регуляции позы за счёт передачи нисходящих управляющих сигналов от супраспинальных центров

к поясничным сетям (Deliagina et al., 2008; Zelenin et al., 2019). Согласно классическим работам Шика и Mori, стимуляция мезенцефального локомоторного региона у децеребрированных животных сначала генерирует постуральные коррекции, и только затем инициирует локомоцию (Шик, 1976, Mori, 1987). Это демонстрирует, что постуральная настройка предшествует локомоции. Дальнейшие работы показали, что стимуляция L2 сегмента спинного мозга (соответствует грудным позвонкам T11–T12), наиболее эффективна для индукции ритмических шагательных движений у человека, а центральный генератор локомоторного паттерна локализован в спинальных сегментах L1-L2 (Dimitrijevic et al., 1998, Gerasimenko et al. 2007). В исследованиях с использованием топографического картирования двигательных ответов методом ЧССМ у здоровых испытуемых было показано, что сегменты L1-L2 спинного мозга (соответствующие грудным позвонкам T11–T12) играют ведущую роль в активации двигательных паттернов, необходимых для вертикальной устойчивости и постурального контроля, поскольку вовлекают мотонейронные пулы, управляющие проксимальной мускулатурой ног и туловища (Sayenko, 2015).

Наши стабилометрические и биомеханические исследования показали, что сети, локализованные на уровнях позвонков T11–T12 и L1–L2, выполняют различную функциональную роль в обеспечении вертикальной устойчивости. Модуляция активности спинальных сетей с интенсивностью стимуляции, не вызывающей мышечных ответов, на уровне позвонков T11–T12 сопровождалась стабилизирующим эффектом, который воспроизводился как при изолированной стимуляции, так и в парадигме последовательного воздействия (T11→L1 / L1→T11). В то же время изолированная стимуляция на уровне L1–L2 позвонков вызывала умеренную дестабилизацию, тогда как в последовательных сериях значимых изменений вертикальной устойчивости не наблюдалось. В настоящем исследовании были получены результаты, противоположные данным, где стимуляция на уровне L1–L2 у пациентов с травмой спинного мозга приводила к восстановлению независимого стояния и улучшению постуральной стабильности (Sayenko et al., 2019). Эти различия могут быть объяснены несколькими ключевыми факторами: участвовали 15 пациентов с хронической травмой спинного мозга (отсутствие супраспинального контроля позы), которые не могли стоять без внешней поддержки; использовались интенсивности до 150 мА, при этом интенсивность устанавливалась для индукции независимого разгибания по крайней мере в одном колене; пациенты активно пытались разогнуть колени и бедра. В настоящем исследовании приняли участие здоровые испытуемые с интактным спинным мозгом и функционирующей супраспинальной регуляцией позы; применялись интенсивности, которые не вызывали мышечных ответов; испытуемые поддерживали спокойную вертикальную стойку без активной двигательной задачи. Таким образом, у пациентов L1-L2 ЧССМ восстанавливает утраченную функцию, тогда как у здоровых лиц она

может временно нарушать оптимально функционирующую систему постурального контроля.

Постуральный контроль решает две задачи одновременно: одна – стабилизация сегментов тела для противодействия гравитации (задача «позы»), а другая – компенсация возмущений сегментов тела (задача «равновесия») (Ivanenko, Gurfinkel, 2018). Задача «позы» выполняется главным образом мышцами-разгибателями, а задача «равновесия» – мышцами-сгибателями. ЧССМ на уровне L1-L2 преимущественно активирует разгибатели, а на уровне T11-T12 – преимущественно сгибатели. Мы показали, что ЧССМ на уровне позвонков L1-L2 увеличивает постуральные колебания во время спокойного стояния, когда задача «равновесия» практически отсутствует. I. Omofuma и коллеги применили стимуляцию на аналогичном уровне спинного мозга и тестировали контроль баланса во время возмущений туловища, когда задача «равновесия» решалась одновременно с задачей «позы» (Omofuma et al., 2024). Они обнаружили, что баланс ухудшался. В обоих исследованиях ЧССМ влияла на контроль антигравитационных тонических мышц.

Выявлено, что участие постуральной компоненты спинальных двигательных центров на уровне T11-T12 позвонков возрастает при дестабилизирующих факторах, действующих на супраспинальном уровне (аффективная звуковая стимуляция). Напротив, ЧССМ на уровне L1-L2 позвонков не модифицировала постуральный ответ на звуковую стимуляцию. Это может указывать на то, что спинальные сети на уровне T11-T12 позвонков способны интегрировать нисходящие влияния и сенсомоторные возмущения, обеспечивая приоритетное удержание позы. Вероятно, что отсутствие значимого результата стимуляции на уровне L1-L2 на спокойную позу в настоящем исследовании связано с пост-активационным эффектом от предшествующей стимуляции на уровне T11-T12 (10 из 20 испытуемых начинали исследование с T11 ЧССМ). Модуляция кортикоспинальной возбудимости, вызванная ЧССМ, может сохраняться от 15 до 75 минут после окончания стимуляции (Benavides et al., 2020, Massey et al., 2023).

Разработанная и апробированная бесконтактная оптоэлектронная пletизмография показала сопоставимость с клинической спирометрией как в положении сидя, так и стоя. Модуляция спинальных сетей методом ЧССМ в положении сидя и стоя не изменяла частоту естественного дыхания и длительность фаз дыхательного цикла ни при стимуляции на уровне T11-T12 позвонков, ни при L1-L2. Следовательно, постуральные эффекты обусловлены селективной модуляцией двигательных, а не дыхательных центров или дыхательной мускулатуры. Это может быть связано с применением ЧССМ на других уровнях (T5 и T10) в задачах регуляции внешнего дыхания (Ovechkin et al., 2023, Ovechkin et al., 2024).

Дополнительно установлено, что индивидуальные различия в сенсорно-когнитивном стиле определяют постуральную стратегию. У полезависимых участников стабильность спокойной вертикальной позы обеспечивалась ограничением сегментарной подвижности и активацией сгибателей бедра, тогда

как у поленезависимых – перераспределением степеней свободы между сегментами тела.

В целом, проведённые исследования показали, что ЧССМ с интенсивностью, не вызывающей мышечных ответов, является эффективным инструментом неинвазивной модуляции активности постуральной компоненты спинальных двигательных центров. Выявлены сегментарные особенности спинальных сетей, локализованных на уровнях позвонков T11–T12 и L1–L2 в регуляции вертикальной устойчивости. Кроме того, при супраспинальной дестабилизации именно модуляция активности спинальных сетей на уровне позвонков T11–T12 обеспечивает стабилизацию позы, вероятно, за счёт интеграции супраспинальных влияний и активации постуральной компоненты спинальных двигательных центров.

Полученные результаты расширяют фундаментальные представления об организации спинального постурального контроля у человека.

ВЫВОДЫ

1. Методом чрескожной электрической стимуляции спинного мозга показано, что в норме у человека спинальные сети, локализованные на уровне позвонков T11–T12 и L1–L2, участвуют в постуральном контроле и выполняют различную функциональную роль в обеспечении вертикальной позы при спокойном стоянии и при дестабилизирующих супраспинальных воздействиях.
2. В условиях ограничения зрительной и слуховой информации, стимуляция с интенсивностью, не вызывающей мышечных ответов, оказывает разное влияние на вертикальную позу у людей с разной зависимостью от сенсорной информации при ориентации в пространстве.
3. При спокойном стоянии, в условиях ограничения внешних сенсорных стимулов, у людей с доминирующей зависимостью пространственной ориентации от зрительной и слуховой информации (полезависимых) стимуляция на уровне позвонков T11–T12 уменьшает постуральные колебания, а на уровне позвонков L1–L2 увеличивает постуральные колебания. У людей независимых от внешних сенсорных стимулов при ориентации в пространстве (поленезависимых) такая стимуляция не оказывает влияния на вертикальную устойчивость.
4. При дестабилизирующем вертикальную позу звуковом воздействии, у полезависимых людей стимуляция на уровне позвонков T11–T12 оказывает стабилизирующий эффект.
5. Кинематический анализ показал, что при стимуляции на уровне позвонков T11–T12 у полезависимых людей вертикальная устойчивость достигается за счёт ограничения движений сегментов тела в сагиттальной и фронтальной плоскостях, тогда как у поленезависимых людей вертикальная устойчивость не меняется, при этом происходит увеличение диапазона движений сегментов тела в обеих плоскостях.
6. Стимуляция, не вызывающая мышечных ответов, на уровне позвонков T11–T12 и L1–L2 не влияет на дыхательные движения в положениях стоя и

сидя и не влияет на постурально-респираторную синхронизацию. Это демонстрирует, что зарегистрированные при стимуляции изменения вертикальной позы отражают позные перестройки, не зависящие от дыхательных движений.

7. Изменения позы во время стимуляции связаны с опосредованной модуляцией активности спинальных двигательных центров, а не с прямой активацией мышц ног. Это подтверждается следующими фактами: использована интенсивность стимуляции, не вызывающая мышечных ответов, зарегистрировано уменьшение активности мышц ног во время стимуляции и изменение координации сегментов тела выше уровня стимуляции.

8. В норме стимуляция на уровне T11–T12, не вызывающая мышечных ответов, приводит к стабилизации позы, что вероятно связано с опосредованной модуляцией активности нейронных сетей спинного мозга и их взаимодействием с супраспинальными структурами.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Мошонкина Т. Р., Шандыбина (Шаманцева) Н.Д., Моисеев С.А., Гришин А.А., Герасименко Ю.П. Феномен коактивации мышц при модуляции ходьбы с помощью электрической стимуляции спинного мозга // Физиология человека. 2021. Т. 47. № 2. С. 63–71. [Moshonkina T.R., Shandybina (Shamantseva) N.D., Moiseev S.A., Grishin A.A., Gerasimenko Yu.P. Muscle Coactivation Phenomenon in the Modulation of Walking by Electrical Stimulation of the Spinal Cord // Human Physiology – 2021. – V. 47. – P. 175-182.]

2. Шандыбина (Шаманцева) Н. Д., Куропатенко М. В., Мошонкина Т. Р. Регуляция дыхания человека с помощью электрической стимуляции // Российский физиологический журнал им. ИМ Сеченова. 2022. Т. 108. № 11. С. 1410-1425-1410–1425. [Shandybina (Shamantseva), N.D., Kuropatenko M.V., Moshonkina T.R. Regulation of Human Respiration by Electrical Stimulation // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology – 2022. – V. 58., P. 1879–1891.]

3. Shandybina (Shamantseva) N.D., Ananov S.S., Klishkovskaia T.A., Aksenov A.Yu., Moshonkina T.R. Breathing Parameters in Healthy Men and Women in Supine, Sitting, and Standing Positions // Integrative Physiology – 2023, – V. 4. P. 122-127.

4. Shamantseva N., Timofeeva O., Gvozdeva A., Andreeva I., Moshonkina T. Posture of Healthy Subjects Modulated by Transcutaneous Spinal Cord Stimulation // Life – 2023. – V.13. – P. 1909

5. Shamantseva N.D., Klishkovskaia T.A., Ananyev S.S. Aksenov A.Y., Moshonkina T.R. Efficacy of Marker-Based Motion Capture for Respiratory Cycle Measurement: A Comparison with Spirometry // Sensors – 2023. V. – 23. P. – 9736.

6. Timofeeva O.P., Gvozdeva A.P., Shamantseva N.D., Moshonkina T.R., Andreeva I.G. Destabilization of Human Vertical Posture by Affective Auditory Stimuli // *Human Physiology* – 2023. V. – 49. Suppl. 1. P. 28-41.
7. Shamantseva N., Timofeeva O., Semenova V., Andreeva I., Moshonkina T. Transcutaneous Spinal Cord Stimulation Modulates Quiet Standing in Healthy Adults: Stimulation Site and Cognitive Style Matter // *Frontiers in Neuroscience* – 2024. V. – 18. P. – 1467182.
8. Shamantseva N., Semenova V., Timofeeva O., Andreeva I., Moshonkina T. Spinal Regulation of Posture: Effects of Transcutaneous Spinal Cord and Affective Sound Stimulation // *Life* – 2024. V. – 14. P. – 1569.
9. Shamantseva N., Moshonkina T. On carrier frequency in transcutaneous spinal cord electrical stimulation: a narrative review // *Journal of Neural Engineering*. – 2025. – V. 22. – № 5. – P. 051002.
10. Shamantseva N., Sakun I., Klishkovskaia T., Aksakov A., Lyakhovetskii V., Moshonkina T. Postural control in humans: a study using transcutaneous spinal cord stimulation // *Experimental Physiology*. - 2025. Accepted 28/10/2025. DOI: 10.1113/EP093385